

Distribución de los ataques del parasitoide *Trichopoda giacomellii* (Diptera: Tachinidae) sobre una población de *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae)

Gerardo Liljestrom

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), Calle 2 N° 584, 1900 La Plata, Argentina

Resumen. En el noreste de la provincia de Buenos Aires, el parasitismo por *Trichopoda giacomellii* es uno de los factores de mortalidad más importantes de *Nezara viridula*. La distinta susceptibilidad al parasitismo entre los hospedadores y la disposición espacial agrupada de éstos y/o los parasitoides son dos importantes mecanismos potencialmente capaces de explicar la persistencia y estabilidad del sistema, ya que provocan una distribución sesgada de los ataques. En este trabajo se estudió (1) la proporción de ataques que se canaliza sobre grupos de hospedadores que difieren en densidad relativa y en la susceptibilidad al parasitismo (ninfas, hembras adultas y machos adultos) y 2) la distribución de los huevos entre los hospedadores de cada grupo. En el primer caso, mostraron que la mayor parte de los ataques se concentraron sobre los individuos adultos respecto de estadios ninfales, y en los machos respecto de las hembras. Respecto de la distribución de los ataques dentro de cada grupo, los resultados mostraron que las distribuciones del número de huevos/hospedador fueron bien ajustadas por distribuciones binomiales negativas. El parámetro de agregación k era en general < 1 , indicando que mientras la mayoría de los hospedadores no fueron atacados sólo unos pocos fueron atacados 8 ó más veces. Por otro lado, la relación entre k y la densidad sugiere que los ataques tenderían a distribuirse más aleatoriamente a medida que la densidad de hospedadores aumenta. A pesar del intenso parasitismo de *Trichopoda giacomellii*, la acción de ambos mecanismos produce una distribución de ataques suficientemente sesgada que brinda un refugio parcial a aquellos hospedadores con escasa preferencia por parte del parasitoide y/o ubicados en manchones de baja densidad. De esta manera, son atacados suficientemente tarde como para alcanzar a ovipositar al menos una vez, asegurando la persistencia del sistema.

Abstract. In the northeast of the Buenos Aires province, parasitism by *Trichopoda giacomellii* is one of the most important mortality factors for *N. viridula*. Different relative densities and different susceptibility to parasitism among hosts, and a clumped spatial distribution of hosts and/or parasitoids are mechanisms that could account for the observed persistence and stability of the system, since they would generate a skewed distribution of attacks among hosts. In order to analyze the distribution of attacks among hosts as a function of both mechanisms this work studied (1) the proportion of parasitoid eggs stuck on hosts with different susceptibility to parasitism (grouped as nymphs, adult females, adult males) and (2) the distribution of eggs among hosts of each group. In the first case, the results showed that a greater proportion of attacks were concentrated on adults, rather than other developmental stages, and males rather than females. In the second case, showed that the distribution of the number of eggs/host fitted a negative binomial distribution. The aggregative parameter k was in general < 1 , indicating that while the majority of hosts were not parasitized, only a small number was attacked 8 or more times. The relationship between k and host density also suggest that the attacks tend to be more randomly distributed when host density increases. Despite the intense parasitism by *Trichopoda giacomellii*, both mechanisms will produce a well skewed distribution of attacks among hosts acting as a partial refuge for hosts with a lesser preference by the parasitoid or those located in patches of low density. In this way, these hosts would be attacked sufficiently late as to oviposit at least once; this would explain the persistence of the system.

Introducción

Es un tema de discusión en ecología la interpretación de la estabilidad y persistencia observadas en numerosos sistemas hospedador - parasitoide. Una línea de pensamiento sugiere la existencia de dos mecanismos capaces de regular el sistema al provocar una distribución de ataques entre los hospedadores suficientemente sesgada, de manera que cierta proporción no resulten atacados (Chesson y Murdoch 1986, Hassell y May 1988): la distinta susceptibilidad al parasitismo entre los hospedadores (Bailey et al. 1962), y la disposición espacial agregada de hospedadores y/o parasitoides (Hassell y May 1973, 1974, 1988, May 1978). Otra línea de pensamiento, basada en el análisis del efectivo control biológico de las plagas *Parlatoria oleae* y *Aonidella auranti* en California, sostiene que los sistemas hospedador-parasitoide tienden a ser localmente inestables, pero que persisten a escala regional debido a recolonizaciones aleatorias de otras porciones del hábitat; otra posibilidad contemplada por esta línea de pensamiento es que la estabilidad y persistencia resultan de la amplia superposición de sucesivas generaciones del hospedador y de la ausencia de parasitismo sobre adultos (Murdoch et al. (1984), Reeve y Murdoch 1985, Murdoch et al. 1987).

Nezara viridula es un hemíptero fitófago y polífago y se comporta como hospedador de *Trichopoda giacomellii*, un parasitoide casi específico que ataca individuos de los dos últimos estadios ninfales y a los adultos, adhiriéndoles huevos en el cuerpo. En el noreste de la provincia de Buenos Aires, el sistema *N. viridula* - *T. giacomellii* mostró su persistencia y relativamente alta estabilidad durante las 26 generaciones del hospedador y las 20 del parasitoide abarcadas por un estudio reciente (Liljestrom y Bernstein 1990). A partir de la confección de tablas de vida para 9 generaciones del hospedador, se identificó al parasitismo por *T. giacomellii* como uno de los más importantes factores de mortalidad, capaz de regular el sistema (Liljestrom y Bernstein 1990). Resultados complementarios pusieron en evidencia los dos mecanismos mencionados. Por un lado, existe una distinta susceptibilidad al parasitismo entre los hospedadores (ninfas < hembras adultas < machos adultos), que aparentemente es independiente del fenotipo y del sexo de las ninfas y del fenotipo y edad de los adultos (Liljestrom 1991). Por otro lado, el porcentaje de parasitismo es espacialmente dependiente directo, sugiriendo una mayor concentración de parasitoides y/o un mayor tiempo de búsqueda en aquellos manchones donde los hospedadores son más densos (Liljestrom 1987).

En este trabajo se analiza la distribución de los ataques entre los hospedadores, en función de los mecanismos mencionados y en respuesta a cambios estructurales de la población de *N. viridula*. Para ello, además de estimar el número de huevos depositados a intervalos semanales por *T. giacomellii*, se describe, en un primer paso, qué proporción de huevos se deposita sobre clases de hospedadores que difieren en densidad relativa y en la susceptibilidad al parasitismo: ninfas, hembras adultas y machos adultos. En un segundo paso, y dentro de cada clase de hospedadores, se describe cómo fueron distribuidos los ataques entre éstos, debido posiblemente a su disposición espacial y/o la de los parasitoides.

Materiales y Métodos

Área de estudio y muestreos

El área de estudio está situada en el partido de Berisso, provincia de Buenos Aires. Es una comunidad altamente modificada dominada por especies ruderales, de aproximadamente 2 Ha, en la cual se delimitó un área rectangular de 450 m². La población de *N. viridula* fue muestreada semanalmente durante los períodos de actividad (septiembre - abril) comprendidos entre septiembre de 1981 y abril de 1984. En cada oportunidad se contó el número de adultos y de ninfas del 4° y 5° estadios en 30 cuadrados de 1 m² cada uno, distribuidos al azar. El sexo de los adultos y el número de huevos de *T. giacomellii* pegados sobre cada hospedador fueron registrados. A fin de coleccionar los hospedadores adultos muertos, se distribuyeron al azar 20 unidades cuadradas de 0.5 m² cada una, que se fijaron al suelo desde el principio del período de actividad y se revisaron cada 2 días. En el

laboratorio se diafanizaron en hidrato de cloral durante 48 h y se disecaron bajo la lupa, determinando el número de larvas de *T. giacomelli*.

El conjunto de hospedadores muertos colectados desde el principio y hasta el final de una generación dada permitió determinar la distribución del número de ataques sufridos por cada hospedador. La fijación de los límites de una generación se basó en que hacia el final de la misma, la densidad relativa de ninfas es bastante mayor y los adultos son escasos, poco activos, de color verde grisáceo con manchas negras y generalmente presentan 5 o más huevos pegados de *T. giacomelli*. El primer muestreo en que estas características no se observaban, se consideró el inicio de la siguiente generación.

Estimación del número y la proporción de huevos depositados a intervalos semanales sobre grupos de hospedadores con distinta susceptibilidad al parasitismo

Se consideraron hospedadores que diferían en el estado de desarrollo y el sexo de los adultos, y los resultados se expresaron como la proporción de ataques sobre adultos y machos adultos, respectivamente (eje y), en función de la densidad relativa de cada grupo de hospedadores (eje x), (Murdoch 1969). Una primera estimación se efectuó a partir de los muestreos en el campo. La proporción del *i*-ésimo estado de desarrollo de *N. viridula*, E_i , durante el intervalo q entre dos muestreos sucesivos (t) y ($t+1$), es:

$$E_i = \frac{N(t)_i + N(t+1)_i}{2 \Sigma(N(t)_i + N(t+1)_i)}$$

donde $N(t)_i$ y $N(t+1)_i$ representan la densidad de hospedadores en los muestreos (t) y ($t+1$), respectivamente, y el índice $i = 1, 2, 3$, representa a los hospedadores en el 4° y 5° estadíos ninfales y al adulto, respectivamente. La proporción de huevos de *T. giacomelli* depositados sobre el *i*-ésimo estado de desarrollo durante q , P_i , es: $P_i = H_i / \Sigma H_i$, donde H_i (expresado como número de huevos/m²) está definido por la expresión:

$$H_i = (N(t+1)_i X(t+1)_i - (N(t)_i - M_i) X(t)_i) + \frac{M_i (X(t+1)_i - X(t)_i)}{2}$$

donde $X(t)_i$ y $X(t+1)_i$ representan el número medio de huevos sobre cada hospedador en el *i*-ésimo estado de desarrollo en los muestreos (t) y ($t+1$), respectivamente, y M_i representa al número de individuos en el *i*-ésimo estado de desarrollo que mueren o mudan durante q . El primer sumando estima el número de huevos depositados sobre hospedadores que permanecen en un mismo estado de desarrollo o ingresan a él durante q , en tanto el segundo sumando lo estima en referencia a los hospedadores que abandonan el mismo. Si alguno de los sumandos era negativo se lo consideraba nulo. En el caso de hospedadores adultos, M_i se estimó a partir de los muestreos en el campo; en el caso de ninfas, M_i se estimó como $N(t)_i q / T_i$, donde T_i es la duración del estadío y q/T_i la proporción de ninfas del *i*-ésimo estadío que mudan al siguiente durante q (Hokyo y Kiritani 1962). De acuerdo a los valores de T_i obtenidos previamente (Liljestrom 1983), 100% de las ninfas del 4° estadío y 73% de las del 5° mudarán al siguiente durante el intervalo. Además, como se supone que mueren o mudan en el medio del mismo, el número de huevos depositados sobre ellos sería igual al promedio de los recibidos al comienzo y fin del intervalo: $(X(t) + X(t+1))/2$.

Estimaciones complementarias fueron realizadas a partir de experiencias con individuos en cautiverio, en los que se registraba el número de huevos depositados por el parasitoide sobre hospedadores que diferían en el estado de desarrollo y el sexo de los adultos. Los experimentos se efectuaron durante Febrero de 1985 en el campo de la Facultad de Agronomía de La Plata. Los

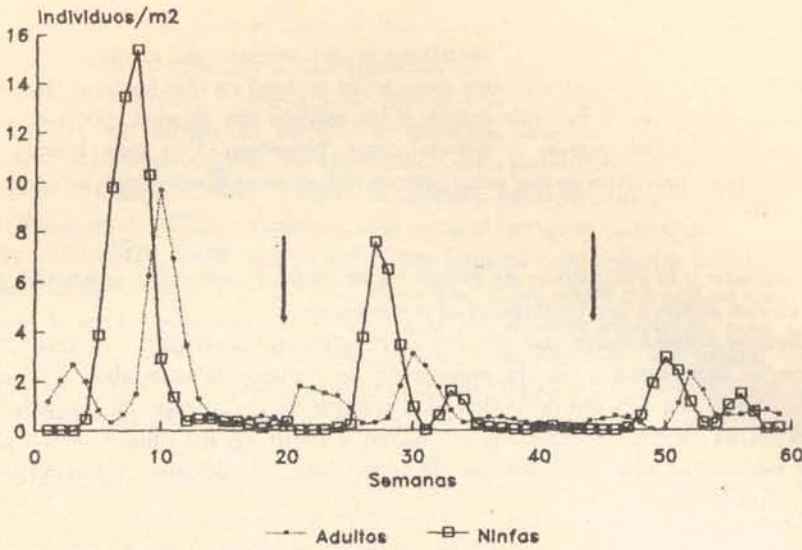


Figura 1. Densidad promedio de ninfas 4 y 5 y adultos de *N. viridula* a intervalos semanales y durante las 9 generaciones estudiadas. Los períodos de receso invernal están marcados por flechas.

Figure 1. Mean density of 4th and 5th instar nymphs and adults of *N. viridula* at week intervals and during the 9 generations studied. The hibernating periods are shown by arrows.

hospedadores fueron criados desde el estado de huevo o ninfa 1, y alimentados con frutos de *Phaseolus vulgaris* y *Ricinus communis*. Una vez que se obtuvieron individuos en el 5° estadio ninfal y el estado adulto, se mantuvieron 5 h junto a una pareja de parasitoides colectados el mismo día de la experiencia. Las jaulas eran de 0.5 m² x 0.7 m, cubiertas con una malla de material plástico de 2x2 mm (Liljestrom 1991). Respecto de la proporción de ataques distribuidos entre hospedadores que difieren en el estado de desarrollo, se consideraron las siguientes densidades relativas de adultos: 18%; 50%; y 86% (50 hospedadores por jaula; 4 réplicas en los dos primeros y 3 en el tercero). Respecto de la proporción de ataques distribuidos entre hospedadores adultos que difieren en el sexo, se consideraron las siguientes densidades relativas de machos: 9%; 42%; 50%; 87% (12 individuos por jaula y 3 réplicas en cada caso).

Estimación de la distribución de los ataques entre hospedadores homogéneos respecto de la susceptibilidad al parasitismo

En el modelo fenomenológico propuesto por May (1978), la disposición espacial de los parasitoides está estrechamente vinculada a la distribución de los ataques entre los hospedadores. Esta última puede, en general, ser convenientemente descrita por una distribución binomial negativa, cuyo parámetro de agregación k es identificado con el coeficiente de variación de la disposición en el espacio de los parasitoides (CV), $k = (1/CV)^2$ (May 1978).

Para tener en cuenta sólo el posible efecto de la disposición espacial de los hospedadores y/o los parasitoides en la distribución de los ataques, se consideraron hospedadores "homogéneos" respecto de la selectividad de *T. giacomellii*, es decir ninfas y hembras adultas. Sin embargo, aún hospedadores "homogéneos" parasitados en un momento dado, sobreviven entre sólo 1 semana a más de 30 días (datos no publicados), por lo cual al pasar el tiempo, los que más sobreviven podrían recibir más ataques, sugiriendo una mayor probabilidad de ser parasitados que los que mueren antes, independientemente de su posición en el espacio. Para evitar esto, se consideraron sólo colectas realizadas en los primeros 7-15 días del inicio de cada generación. Las mismas (no menos de 40 individuos) correspondieron a las 2 primeras generaciones de cada uno de los 3 períodos de

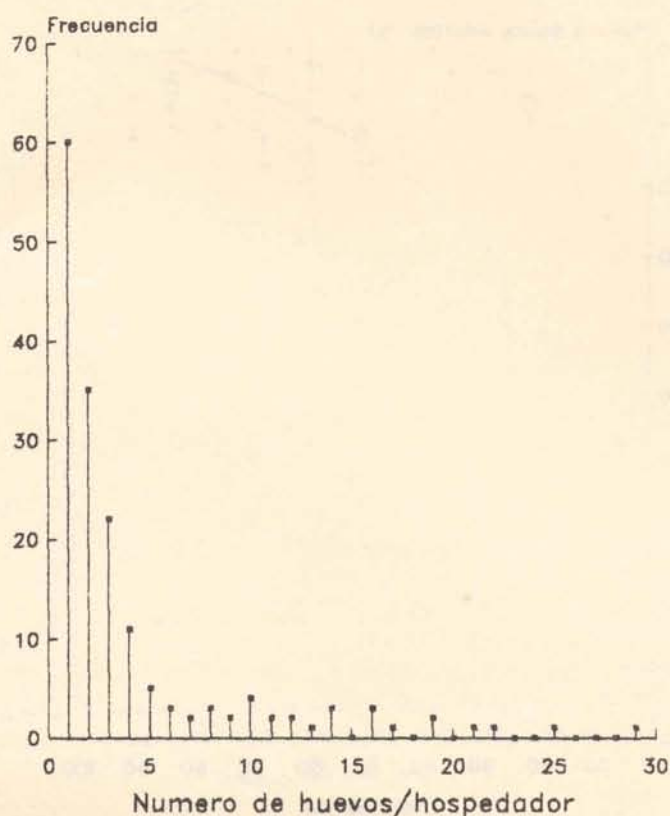


Figura 2. Distribución del número de huevos/hospedador correspondiente a la segunda generación del período de actividad 1982-1983 (semanas 25 a 35 de la Fig. 1).

Figure 2. Distribution of the number of eggs/host corresponding to the second host generation of the activity period 1982-1983 (weeks 25 to 35 from Fig. 1).

actividad estudiados, y se confeccionaron otras tantas distribuciones del número de huevos/hospedador. Para comparar una distribución de ataques distinta de lo que sería al azar, las distribuciones observadas se ajustaron con la distribución binomial negativa, siguiendo el método iterativo de Bliss y Fisher (1953). Los tests de bondad de ajuste se efectuaron con la prueba de X^2 .

Resultados

Durante las primeras 4-5 semanas del período de actividad, la población de *N. viridula* presenta la estructura más simple ya que sólo se encuentran adultos post invernantes, que son los sobrevivientes de la última generación del ciclo de actividad previo. Las sucesivas generaciones, en cambio, exhibieron variaciones en la densidad relativa de ninfas y adultos encontrándose en 85% de los muestreos un porcentaje de adultos no menor al 30% (Fig. 1). En todos los casos la relación de sexos al llegar al estado adulto fue 1:1.

La intensidad de los ataques en las distintas generaciones de *N. viridula* era tal, que en sólo 2 ó 3 semanas el número de huevos/m² de *T. giacomelli* igualaba a la densidad de hospedadores. La distribución del número de huevos que cada hospedador recibió desde el inicio al fin de la generación (aproximadamente 7 semanas), considerada en la Fig. 2, es representativa respecto de lo observado en las restantes generaciones. La distribución observada difiere significativamente de una distribución

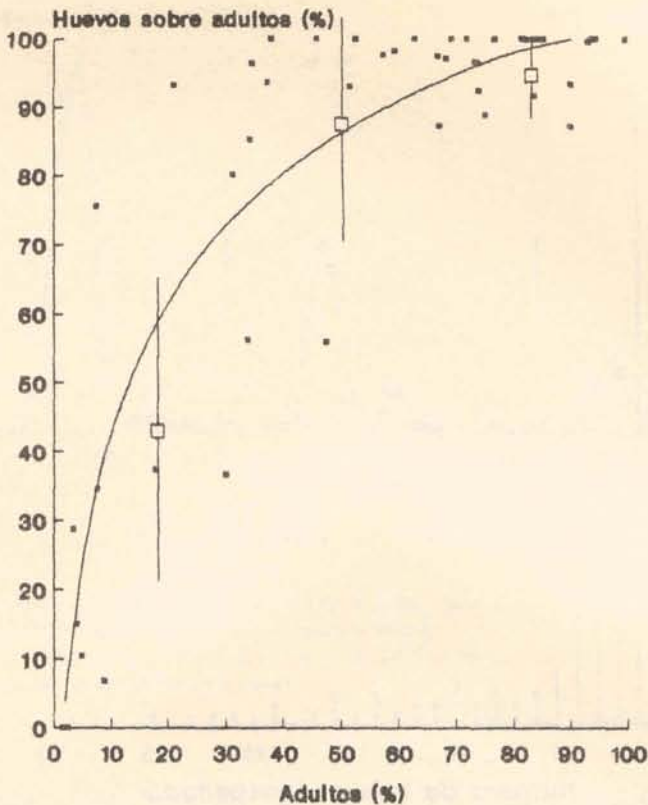


Figura 3. Porcentaje relativo de ataques sobre adultos de *N. viridula* (y), en función a la densidad relativa de los mismos (x, en %): $y = -13.87 + 25.64 \ln(x)$; $r = 0.89$. Los cuadrados negros corresponden a las estimaciones de datos de campo, y los blancos a los resultados con individuos en cautiverio (intervalo de confianza calculado al 95%).

Figure 3. Relative percentage of attacks on adult hosts (y) as a function of its relative density (x in %): $y = -13.87 + 25.64 \ln(x)$; $r = 0.89$. Black squares correspond to estimations from field data and white ones to results from experiments with caged individuals (confidence intervals calculated at 95%).

de ataques al azar ($P < 0.001$). La relación varianza/media (s^2/m) = 6.38 sugiere una distribución agrupada. El 70.91% de los individuos recibió 1, 2, ó 3 huevos (28.83% del total); 23% recibió entre 4 y 15 ataques (41.76% del total), en tanto sólo 6% de los hospedadores concentró 29.41% de los huevos (16 a 33 huevos). El promedio general fue de 4.12 huevos/hospedador y el coeficiente de variabilidad (CV) = 1.55.

Respecto a la proporción de huevos de *T. giacomellii* depositados sobre grupos de hospedadores que difieren en el estado de desarrollo, los resultados experimentales y de campo sugieren una curva de saturación, que relaciona el porcentaje de ataques sobre adultos en función del porcentaje de adultos en la población del hospedador (Fig. 3). Cuando la proporción de adultos y ninfas es 1:1, los primeros reciben alrededor del 90% de los ataques, y aún cuando representen sólo 20% de la "oferta" total, reciben más del 50% de los ataques.

Considerando dentro del grupo de adultos de *N. viridula* los subgrupos de machos y hembras, los resultados experimentales y de campo sugieren una respuesta parecida a la anterior aunque con un incremento bastante más moderado: el 50% de los ataques se canalizarían sobre el 30% de machos, aproximadamente, en tanto casi 62% de los ataques se canalizan sobre aquellos cuando se encuentran en igual proporción que las hembras (Fig. 4). Los datos de campo referidos a los hospedadores adultos sobrevivientes no exhiben un porcentaje relativo de machos mayor al 60%

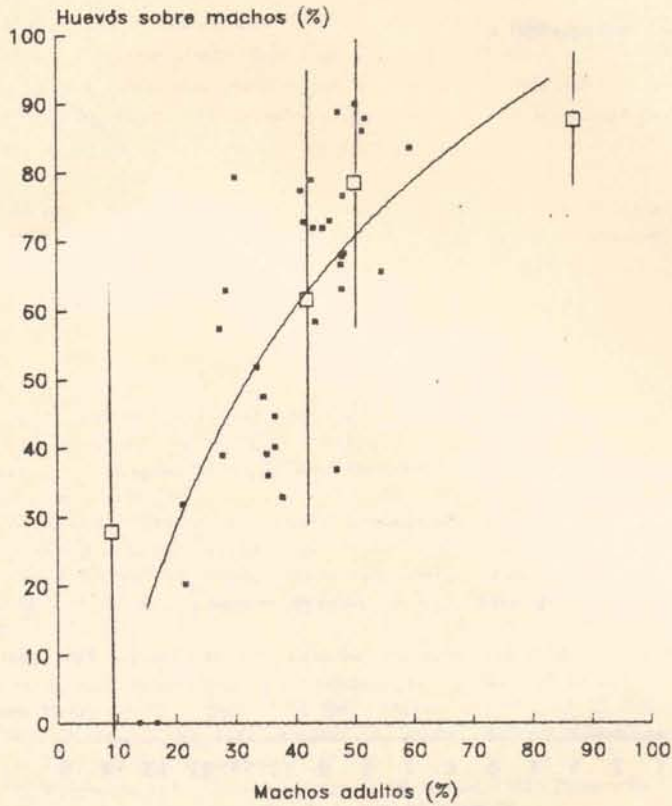


Figura 4. Porcentaje relativo de ataques sobre machos adultos de *N. viridula* (y) en función de la densidad relativa de los mismos (x, en %), obtenidos a partir de experiencias con individuos en cautiverio; $y = -104.24 + 44.76 \ln(x)$; $r = 0.79$ (intervalos de confianza calculados al 95%).

Figure 4. Relative percentage of attacks of *N. viridula* adult males (y) as a function of their relative density (x, in %), obtained from experiments with caged individuals; $y = -104.24 + 44.76 \ln(x)$; $r = 0.79$. (confidence intervals calculated at 95%).

debido a la mortalidad más temprana de éstos causada por un ataque más intenso desde el inicio del estado adulto. El incremento de la dispersión de los datos de campo, así como de la variancia de los resultados de laboratorio, ocurría fundamentalmente en los casos en que había una baja densidad absoluta y/o una baja densidad relativa de los hospedadores más susceptibles.

Respecto del posible efecto de la disposición espacial de los hospedadores y/o parasitoides en la distribución de los ataques, todas las colectas de hospedadores estuvieron bien ajustadas por la distribución binomial negativa. El valor del parámetro k fue en general menor que 1, indicando una distribución de riesgo muy sesgada, es decir un bajo porcentaje es atacado y dentro de este grupo unos pocos reciben muchos ataques, sugiriendo además una disposición espacial agrupada de los parasitoides ($CV > 1$). Parecería además ser una función creciente de la densidad de hospedadores, sugiriendo que los ataques tienden a estar distribuidos más al azar cuando la densidad de aquellos aumenta (Fig. 5).

Discusión

En este trabajo se evaluó la distribución de los ataques del parasitoide *T. giacomelli* en relación con dos mecanismos que explicarían la estabilidad del sistema, y en respuesta a cambios en la proporción de estados de desarrollo, densidad y disposición espacial de los hospedadores. El primer mecanismo

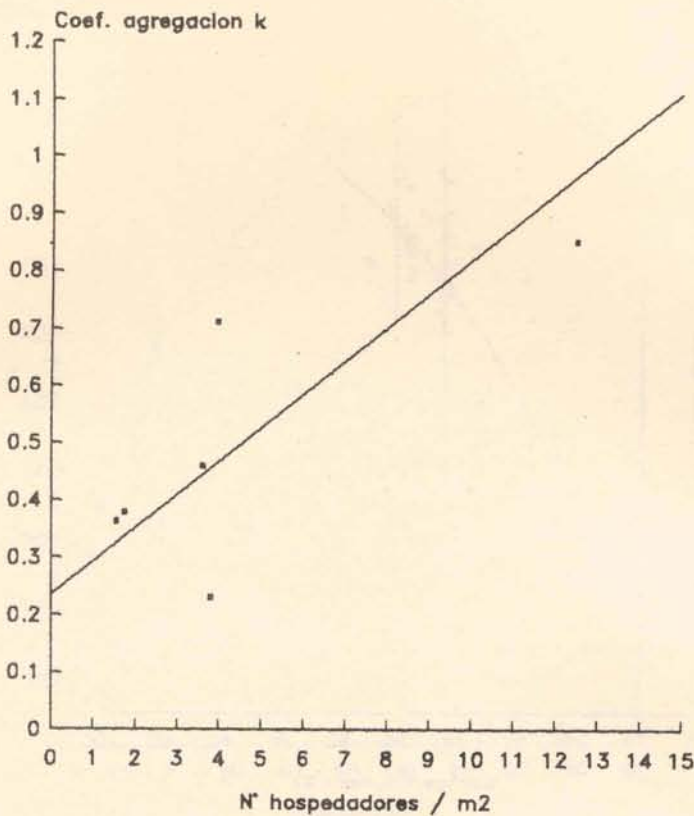


Figura 5. Relación entre el coeficiente de agregación k de la distribución binomial negativa, que describe la distribución del número de huevos de *T.giacomellii* entre hospedadores "homogéneos", y su densidad: $k = 0.2341 + 0.0584 x$, (límites de confianza al 95%: $L1=0.0053$; $L2=0.1115$; ecuación calculada por el método del eje principal).

Figure 5. Relationship between the aggregative coefficient k of the negative binomial distribution fitted to the observed distribution of the number of eggs between "homogeneous" hosts, and their densities: $k = 0.2341 + 0.0584 x$; (95% confidence limits: $L1=0.0053$; $L2=0.1115$; equation calculated by principal axis method).

es la distinta susceptibilidad al parasitismo, determinado por la diferente selectividad del parasitoides según el estado de desarrollo y el sexo de los hospedadores adultos (Liljestrom 1991). Algunos estados de desarrollo del hospedador concentraron una gran proporción de ataques aún en baja densidad relativa, exhibiendo en esos momentos un elevado grado de superparasitismo.

El segundo mecanismo es la disposición espacial agrupada de los parasitoides, que puede a su vez producir una distribución de ataques más o menos agrupada. Según distintos modelos, la disposición espacial de los parasitoides puede ser independiente (May 1978) o responder a la disposición espacial de los hospedadores (Hassell y May 1973, 1974). En este caso, los resultados previos indican que *T.giacomellii* responde a la disposición espacial de los hospedadores (Liljestrom 1987 y datos no publicados). Los resultados mostraron que en las primeras dos semanas de duración de cada generación de *N.viridula*, la distribución de ataques dentro de un estado particular de los hospedadores resultó sumamente agregada. Sin embargo, un aumento de la densidad provocaría una distribución de ataques que tendería a ser cada vez más aleatoria (un fenómeno análogo estudiado en otro parasitoides taquínido es descripto y analizado por Hassell (1980)).

Por último, *T.giacomellii*, al igual que *Trichopoda pennipes* (Shahjahan 1968), parece no discriminar entre hospedadores previamente parasitados o no (datos no publicados), y al no haber disminución del tiempo de búsqueda debido al rechazo de hospedadores ya parasitados, no existiría interferencia entre los parasitoides (Rogers 1972). De esta manera podría suponerse que la distribución de los ataques en semanas sucesivas serían eventos independientes, y que al cabo de 40 - 45 días

desde el inicio de cada generación de *N. viridula* prácticamente todos los individuos resultarían parasitados (Liljestrom y Bernstein 1990), exhibiendo una distribución de huevos entre los hospedadores como la representada en la Fig. 2. A pesar de ello, cierto número de hospedadores con escasa preferencia por parte del parasitoide y situados en manchones de baja densidad, estarían parcialmente protegidos siendo parasitados suficientemente tarde, como para alcanzar a reproducirse al menos una vez y asegurar la persistencia del sistema.

Agradecimientos. El autor agradece a los Drs. N. Sánchez, L. de Wysiecki, M. Oesterheld y revisores anónimos por las críticas y correcciones, y a los Drs. C. Bernstein y N. Mills por sugerencias a versiones previas de este trabajo.

Bibliografía

- Bailey, V., A. Nicholson y E. Williams. 1962. Interaction between hosts and parasites when some host individuals are more difficult to find than others. *J. Theor. Biol.* 3:1-18.
- Bliss, B. y R. Fisher. 1953. Fitting the binomial distribution to biological data and a note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics* 9:176-200.
- Chesson, P. y W. W. Murdoch. 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127:696-715.
- Hassell, M. 1980. Foraging strategies, population models and biological control: a case study. *J. Anim. Ecol.* 49:603-628.
- Hassell, M. y R. May. 1973. Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.* 42:693-736.
- Hassell, M. y R. May. 1974. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43:567-594.
- Hassell, M. y R. May. 1988. Spatial heterogeneity and the dynamics of parasitoid-host systems. *Ann. Zool. Fennici* 25:55-67.
- Hokyo, N. y K. Kiritani. 1962. Sampling design for estimating the population of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (Pentatomidae, Hemiptera) in the paddy field. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 12: 228-235.
- Liljestrom, G. 1983. Algunos aspectos de la demografía de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) en condiciones de laboratorio. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 42:383-396.
- Liljestrom, G. 1987. Respuestas de *Trichopoda giacomelli* (Blanchard, 1966) (Diptera:Tachinidae) a variaciones en densidad de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera:Pentatomidae). *Rev. Soc. Ent. Argentina* 44:161-167.
- Liljestrom, G. 1991. Selectividad del parasitoide *Trichopoda giacomelli* (Blanchard) (Diptera:Tachinidae) hacia individuos de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera:Pentatomidae) que difieren en el estado de desarrollo, sexo, edad y patrones de coloración. *Ecología Austral* 1:41-49.
- Liljestrom, G. y C. Bernstein. 1990. Density dependence and regulation in the system *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera:Pentatomidae), host and *Trichopoda giacomelli* (Blanchard) (Diptera:Tachinidae), parasitoid. *Oecologia* 84:45-52.
- May, R. 1978. Host-parasitoids systems in patchy environments: a phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47:833-843.
- Murdoch, W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monographs* 39:335-354.
- Murdoch, W., J. Reeve, C. Huffaker y C. Kennett. 1984. Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory. *Am. Nat.* 123:371-392.
- Murdoch, W., R. Nisbet, S. Blythe, W. Gurney y J. Reeve. 1987. An invulnerable age class and stability in delay-differential parasitoid-host models. *Am. Nat.* 129:263-282.
- Reeve, J. y W. Murdoch. 1985. Aggregation by parasitoids in successful control of the California red scale: a test of theory. *J. Anim. Ecol.* 54:797-816.
- Rogers, D. J. 1972. The ichneumon wasp *Venturia canescens*: oviposition and avoidance of superparasitism. *Entomol. Exp. Appl.* 15:190-194.
- Shahjahan, M. 1968. Superparasitization of the southern green stink bug by the tachinid parasite *Trichopoda pennipes pilipes* and its effect on the host and parasite survival. *J. Econ. Ent.* 61:1088-1091.

Recibido: 17/9/91