

Tesis de Posgrado

Estudios básicos sobre aphidios ervi Haliday, (Hymenoptera : Aphidiidae) y análisis de su potencial biológico como agente de control de afidos plaga

Botto, Eduardo Norberto

1990

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Botto, Eduardo Norberto. (1990). Estudios básicos sobre aphidios ervi Haliday, (Hymenoptera : Aphidiidae) y análisis de su potencial biológico como agente de control de afidos plaga. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2339_Botto.pdf

Cita tipo Chicago:

Botto, Eduardo Norberto. "Estudios básicos sobre aphidios ervi Haliday, (Hymenoptera : Aphidiidae) y análisis de su potencial biológico como agente de control de afidos plaga". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1990.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2339_Botto.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD NACIONAL DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESTUDIOS BÁSICOS SOBRE Aphidius ervi HALIDAY
(HYMENOPTERA: APHIDIIDAE) Y ANÁLISIS DE SU POTENCIAL BIOLÓGICO
COMO AGENTE DE CONTROL DE AFIDOS PLAGA.

AUTOR: Lic. Cs. Biológicas Eduardo N. Botto

DIRECTOR: Dr. Juan A. Schnack. Univ. Nac. De La Plata
República Argentina.

CO-DIRECTOR: Dr. Daniel González. Univ. California,
Riverside. Estados Unidos De Norteamérica.

LUGAR DE TRABAJO: Departamento de Entomología.
Universidad de California, Riverside, E.U.A. e
Instituto de Patología Vegetal, C.I.C.A - I.N.T.A,
Castelar, Buenos Aires, Argentina.

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS. FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES. U.N.B.A.

23 39
y 2

.....lo importante de alcanzar una meta es comprender
que existen otras esperando por ti.....

AGRADECIMIENTOS

Agradezco muy especialmente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por posibilitar con su inestimable ayuda y consideración, la concreción de muchos de los estudios aquí presentados en la Universidad de California, Riverside, Estados Unidos de Norteamérica.

Deseo expresar mi agradecimiento a los Profesores: Dr. J. A. Schnack y Dr. Daniel González, Director y Co-Director de mis estudios respectivamente, por sus valiosas sugerencias y apoyo constante durante el desarrollo de esta Tesis.

Finalmente, agradezco a todos aquellos compañeros del Instituto de Patología Vegetal del INTA, Castelar que oportunamente supieron alentarme a lo largo de este trabajo.

Dedico esta Tesis a:

Mi mujer y mis hijos por saber comprender
y valorar este esfuerzo compartido.

A mis padres, por su ayuda desde el primer
momento.

INDICE

	<u>Página</u>
AGRADECIMIENTOS.....	i
DEDICATORIA.....	
INDICE.....	
INDICE (continuación).....	
LISTA DE TABLAS.....	
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE FIGURAS (continuación).....	vii
INTRODUCCION GENERAL.....	1-6
CAPITULO I - Tasa de desarrollo y requisitos térmicos de <u>Aphidius ervi</u> Haliday (Hymenóptera: Aphididae)....	7
INTRODUCCION	7
MATERIALES Y METODOS	8-12
RESULTADOS Y DISCUSION	13-19
CONCLUSIONES	20-22
TABLA 1	23
TABLA 2	24
FIGURAS 1; 2 a,b; 3.	25-27
CAPITULO II - Fertilidad, sobrevivencia, longevidad y tasa sexual de dos poblaciones del parasitoide de áfidos <u>Aphidius ervi</u> Haliday (Hymenoptera:Aphididae)..	28-29
INTRODUCCION	28-29
MATERIALES Y METODOS.....	30-33
RESULTADOS Y DISCUSION.....	34-42
CONCLUSIONES.....	43-45

INDICE (continuación).

TABLAS 1 y 2.....	46
TABLAS 3 y 4.....	47
FIGURAS 1; 2; 3 a,b; 4.....	48-51
CAPITULO III - Aspectos de la interacción huésped - parásito en el modelo biológico <u>Aphidius ervi</u> Haliday - <u>Acyrtosiphon pisum</u> Harris. (Hymenóptera: Aphididae; Homóptera: Aphididae).....	52
INTRODUCCION.....	52-53
MATERIALES Y METODOS.....	54-56
RESULTADOS Y DISCUSION.....	57-62
CONCLUSIONES.....	63-64
TABLA 1.....	65
FIGURAS: 1; 2; 3 a,b.....	66-69
CAPITULO IV - Regulación de la tasa sexual de <u>Aphidius</u> <u>ervi</u> Haliday. Importancia del tamaño del huésped.....	70
INTRODUCCION.....	70-72
MATERIALES Y METODOS.....	73-74
RESULTADOS Y DISCUSION.....	75-82
CONCLUSIONES.....	83-84
TABLAS 1 y 2.....	85
FIGURAS 1; 2 y 3.....	86-88
CONCLUSION GENERAL.....	89-91
B.BLIOGRAFIA.....	92-104

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
1. Tiempo de desarrollo de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	23
2. Umbrales de desarrollo y constantes térmicas de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	24
3. Parámetros de la tabla de vida para dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	46
4. Tiempo de desarrollo de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	46
5. Tasa sexual de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	47
6. Hembras-Días de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	47
7. Parámetros de la respuesta funcional de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	65
8. Proporción de progenie adulta producida por <u>Aphidius ervi</u> Haliday según el tamaño del huésped	85
9. Proporción de progenie adulta producida por <u>Aphidius ervi</u> Haliday para los tamaños mediano y grande del huésped	85

LISTA DE FIGURAS

Figuras	Página
1. Velocidad promedio de desarrollo de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	25
2. Regresión de la velocidad de desarrollo sobre la temperatura para dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	26
3. Comparación entre los días-grados acumulados para las localidades de Bishop y Santa Ynez.....	27
Curvas $l_x - m_x$ para dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	48
5. Fertilidad total de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	49
6. Fertilidad diaria de dos poblaciones de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	50
7. Tasa sexual de <u>Aphidius ervi</u> durante los primeros días del período reproductivo.....	51
8. Respuesta funcional de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	66
9. Eficiencia de búsqueda de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	67
10. Porcentaje de áfidos parasitados y superparasitados durante un tiempo de exposición de 2hs.....	68

LISTA DE FIGURAS (continuacon)

Figuras	Página
11. Porcentaje de áfidos parasitados y superparasitados durante un tiempo de exposición de 24 hs.....	69
12. Proporción de progenie adulta producida durante los primeros días del período reproductivo por <u>Aphidius ervi</u> Haliday para distintos tamaños del huésped.....	86
13. Proporción de progenie adulta producida durante los primeros días del período reproductivo por <u>Aphidius ervi</u> Haliday para los tamaños mediano y grande del huésped.....	87
14. Proporción de progenie femenina producida durante los dos primeros días del período reproductivo de <u>Aphidius ervi</u> Haliday.....	88

INTRODUCCION GENERAL

El empleo irracional e indiscriminado de los insecticidas orgánicos de postguerra (organoclorados, organofosforados, etc.) en procura de una mayor y mejor productividad agrícola, lejos de lograr su objetivo ha generado dos serios problemas 1- una creciente contaminación ambiental por acumulación de residuos orgánicos en la biosfera con sus consecuencias ecológicas y económicas (Metcalf, 1980; Dover y Croft, 1986) y 2- la frecuencia cada vez mayor del desarrollo de resistencia fisiológica a los insecticidas por parte de los insectos.

Estos inconvenientes, entre otros, han determinado la necesidad de desarrollar técnicas alternativas de control de plagas que contribuyan a una mejor productividad agrícola sin deterioro ambiental y sus consecuencias socioeconómicas.

Entre esas alternativas se encuentra el Control Biológico (CB), método empleado desde hace mas de 100 años en el control de plagas agrícolas. El CB puede definirse como el empleo de enemigos naturales (parasitoides, predadores y patógenos) para el control de un organismo plaga (Smith, 1919). Su aplicación racional asegura en la mayoría de los casos dos ventajas de fundamental importancia dentro de la moderna filosofía de la producción agrícola: eficiencia económica y seguridad ecológica.

Independientemente de la estrategia empleada para la implementación del CB sea esta , clásica, por aumento o por

conservación, el éxito o fracaso del CB depende en gran medida del desarrollo apropiado de estudios básicos sobre los enemigos naturales a ser utilizados (De Bach, 1964; Greathead, 1985; van Lenteren 1985, 1988; Messenger et al., 1976).

Estos estudios comprenden aspectos biológicos, fisiológicos, genéticos y ecológicos de los enemigos naturales cuyo conocimiento es esencial para explicar su desenvolvimiento.

La selección de enemigos naturales para su empleo en CB es un proceso generalmente lento y difícil, y hasta el momento no existen métodos de evaluación del desenvolvimiento de éstos que permitan predecir su éxito o su fracaso (van Lenteren, 1988).

Los estudios básicos, a priori o a posteriori del empleo de los enemigos naturales, son de fundamental importancia para disponer, entre otras cosas, de una base de juicio mas racional para interpretar los resultados que podrían surgir de la práctica del CB (Price, 1972).

La investigación que se presenta a continuación, considera lo antedicho y tiene por objeto evaluar atributos biológicos fundamentales del parasitoide Aphidius ervi Haliday, [Hymenóptera: Aphidiidae], uno de los enemigos naturales de mas amplio empleo en el CB de importantes áfidos plaga de la alfalfa y de los cereales en el mundo.

Antecedentes sobre A. ervi:

Los parasitoides de la familia Aphidiidae constituyen uno de los grupos de enemigos naturales entomófagos de mayor potencial en CB (Stary, 1974; 1976). Su empleo en algunos proyectos de CB aplicado ha producido éxitos espectaculares (Caltagirone, 1981).

Entre las características biológicas que hacen de los afidiidos un grupo exitoso pueden mencionarse: elevada fecundidad, alta capacidad de búsqueda de huéspedes a diferentes densidades de estos, espectro de huéspedes relativamente circunscripto, etc., (Hagen y van den Bosch, 1968; Stary, 1976).

Aphidius ervi es uno de los Aphidiidae de mas amplio uso a nivel mundial en programas de CB de áfidos plaga de la alfalfa (Acyrtosiphon pisum Harris y A. kondoi Shinji) y de los cereales (Sitobion avenae F. y Metopolophium dirhodum Walker) (Stary, 1976; Mackauer y Kambhampati, 1986; Milne, 1986; Botto, 1988). Introducido en la Argentina en 1972 desde California, Estados Unidos de Norteamérica, conjuntamente con el parasitoide Aphidius smithi Sharma y Suba Rao para el CB del pulgón verde de la alfalfa (A. pisum), A. ervi se estableció rápidamente alcanzando una amplia distribución en las diferentes áreas productoras de alfalfa del país.

Una segunda introducción, constituida por individuos de varias

poblaciones de A. ervi de distinto origen geográfico (= gran variabilidad genética) fue efectuada en 1978 por intermedio de la Universidad de California, Riverside, para el CB del pulgón azul de la alfalfa, A. kondoi.

Si bien la eficiencia de A. ervi como agente de CB de los áfidos plaga mencionados no fue evaluada cuantitativamente, el rápido establecimiento y la amplia dispersión alcanzada por el parasitoide en todas las áreas de distribución de los mencionados huéspedes, parecerían indicar una alta capacidad adaptativa del parasitoide, así como un excelente grado de interrelación huésped-parasitoide. A esto debe sumarse el hecho de que A. ervi se constituyó, en unos 10 años a partir de su introducción en 1972, en la especie dominante dentro del complejo de parasitoides de áfidos que atacan a la alfalfa habiendo desplazado competitivamente a A. smithi, especie que inicialmente era la más frecuentemente observada en agroecosistemas semejantes (Botto, datos no publicados). Una situación semejante a la referida ha sido observada en otros países donde se introdujeron las mismas especies de parasitoides (Botto, 1988).

Estudios efectuados sobre el complejo de enemigos naturales que atacan a los áfidos plaga de los cereales en la República Argentina (Botto, 1989 datos no publicados), permitieron registrar la presencia de A. ervi parasitando a los áfidos M. dirhodum y S. avenae. Esto indicaría que el espectro inicial de

huéspedes conocidos para el parasitoide en nuestro país (es decir los del agroecosistema alfalfa) se ha ampliado (agroecosistema cereales), lo que aumenta considerablemente la potencialidad del parasitoide como agente de control biológico.

La importancia de A. ervi como agente de biocontrol de los áfidos plaga de los cereales y de la alfalfa ha sido convenientemente tratada por Stary (1976), quien propone el empleo del parasitoide dentro del marco de lo que el autor ha definido como "Control Multilateral".

A pesar de los muchos estudios efectuados sobre A. ervi, tanto en relación con su empleo en el campo (Stary, 1962; González et al., 1978; Cameron et al., 1984; Mackauer y Kambhampati, 1986; Milne, 1986) como en el laboratorio (Stary, 1962; Campbell et al., 1974; Campbell y Mackauer, 1975; Hofsvang y Hagvar, 1975; Unruh et al., 1983), los principales atributos biológicos de esta especie no han sido lo suficientemente evaluados.

En consecuencia, muchas de las razones biológicas que fundamentan el desempeño exitoso de este enemigo natural permanecen aún sin una explicación adecuada (Botto, 1988).

De acuerdo con lo antedicho, la investigación que se propone posibilitara, entre otras cosas : 1- analizar las causas (poco estudiadas) del éxito aparente de esta especie como agente de CB y 2- recabar información básica esencial para hacer mas eficiente el manejo de A. ervi en el CB de los áfidos plaga de

la alfalfa y los cereales en la República Argentina.

Los aspectos básicos que se estudian en procura del objetivo planteado son los siguientes: I- requisitos térmicos de la especie; II- parámetros vitales (capacidad intrínseca de crecimiento poblacional, supervivencia, fertilidad, etc.; III- respuesta funcional (capacidad de búsqueda); IV- regulación de la tasa sexual (proporción de progenie hembra producida) en función del tamaño del huésped.

Las investigaciones referidas, se han desarrollado en el Departamento de Entomología de la Universidad de California, Riverside, Estados Unidos de Norteamérica, y en el Laboratorio de Lucha Biológica del Instituto de Patología Vegetal del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (I.N.T.A), Castelar, Buenos Aires, Argentina.

I - VELOCIDAD DE DESARROLLO Y REQUISITOS TERMICOS DE
Aphidius ervi HALIDAY (HYMENOPTERA: APHIDIIDAE).

INTRODUCCION

La temperatura influye sobre muchos de los atributos biológicos de un enemigo natural, como ser: la supervivencia, fecundidad, capacidad de búsqueda, tasa sexual, etc. Consecuentemente, la temperatura también influye sobre el desenvolvimiento y la efectividad de los enemigos naturales.

La importancia de los estudios bioclimáticos para evaluar el efecto de la temperatura y otros factores ambientales sobre el tiempo de desarrollo, supervivencia, fecundidad y tasa sexual de los enemigos naturales fue destacada por Force and Messenger (1964) y Messenger (1964; 1970). La velocidad del desarrollo, las temperaturas umbrales para el desarrollo y la constante térmica (días-grado para el desarrollo), han sido empleadas con éxito en la comparación de atributos biológicos tanto a nivel específico como infraespecífico (es decir, razas, biotipos, etc.) (Messenger, 1964; Orphanides et al., 1971; Campbell et al., 1974; Liu and Hughes, 1984).

En esta etapa de la investigación se procuran dos objetivos principales: 1- determinar la tasa de desarrollo y los requerimientos térmicos que caracterizan a A. ervi y 2- la utilización de dichos parámetros como elementos para la discriminación de posibles biotipos dentro de la especie.

MATERIALES Y METODOS

Los estudios que se describen a continuación se efectuaron íntegramente en el Departamento de Entomología de la Universidad de California, Riverside, U.S.A.

Individuos de A. ervi, pertenecientes a dos poblaciones geográficamente aisladas (alopátridas) fueron empleados en este estudio. Una de las poblaciones estudiadas procedió de la localidad de Bishop (B), un valle desértico de altura, ubicado en la región centro-este de California, mientras que la población restante se obtuvo en Santa Ynez (SY), un valle costero con clima mediterráneo, en el sudoeste de California. El aislamiento geográfico y agroecológico de las poblaciones en cuestión, permitió suponer que las presiones de selección actuantes sobre ellas podrían producir poblaciones de características genéticas diferentes.

Los Hymenóptera generalmente presentan un nivel de variabilidad genética más bajo que insectos de otros órdenes (Crozier, 1971, 1975, 1977; Metcalf et al., 1975; Kawooya, 1983). Estudios electroforéticos efectuados sobre parasitoides Hymenóptera mantenidos por cierto tiempo en condiciones de laboratorio, han revelado niveles extremadamente bajos de variabilidad genética, comparado con material obtenido recientemente del campo (Kawooya, 1983). Los adultos parasitoides empleados para iniciar los planteles de laboratorio representan tan solo una fracción del pool

genético de la población parental salvaje, motivo por el cual es necesario iniciar dichos planteles con el mayor número posible de adultos parasitoides para evitar problemas genéticos ulteriores.

Las "colonias" fundadoras empleadas en esta investigación fueron iniciadas con 160 y 107 hembras de las poblaciones de SY y B respectivamente. Estas hembras se obtuvieron de áfidos parasitados (momias), recolectados en varios campos en cada una de las áreas referidas con el fin de representar genéticamente, al menos en parte, a las "colonias" fundadoras y evitar de este modo los subsecuentes cuellos de botella genéticos que suelen afectar a las "colonias" mantenidas en el laboratorio (Mackauer, 1972; Unruh et al., 1983). Las "colonias" subsiguientes fueron mantenidas siempre con, por lo menos, 100-150 hembras por cada 5000 áfidos huéspedes en cada jaula de cría. Ejemplares adultos provenientes de cada una de las áreas en estudio, fueron agregados periódicamente con el fin de minimizar posibles problemas de endocría, tal cual lo sugerido por Unruh et al. (1983), y Legner y Warkentin (1985).

Los adultos parasitoides fueron criados a temperatura ambiente ($T: 24^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$) sobre el pulgón verde de la alfalfa A. pisum alimentado con plantines de habas (Vicia faba L.). El fotoperíodo empleado fue de L:14 / O:10 y la humedad relativa varió entre 40% y 60%.

Previo a los estudios de temperatura, la coespecificidad de

las poblaciones de A. ervi fue verificada por medio de analisis morfológicos y por cruzamientos recíprocos hasta la F_2 , dirigidos a detectar posibles aislamientos reproductivos (Botto, 1988).

Los experimentos para medir el efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrollo y los requerimientos térmicos de ambas poblaciones se desarrollaron como sigue: 15 hembras del parasitoide, previamente apareadas, de no mas de 48 hs de edad fueron escogidas aleatoriamente de cada población y expuestas individualmente a aproximadaente 100 ninfas de segundo y tercer estadios de A. pisum por el término de 2 hs. De estos áfidos expuestos a los parasitoides (mas de 95% son normalmente parasitados), se escogieron aleatoriamente 3 réplicas de 15 individuos, por cada población en estudio. Los áfidos fueron transferidos con un pincel de pelo de camello (N^o 00) sobre plantines de habas inmersos en una solución nutritiva dentro de un pequeño envase de plástico. Los plantines se renovaron dos veces por semana.

El desarrollo de A. ervi desde el estado de huevo hasta la formación de las "momias" y desde la momificación hasta el nacimiento de los adultos parasitoides fue registrado diariamente a la misma hora a seis temperaturas constantes: 7,2^oC, 10^o,0^oC, 15,5^oC, 21,1^oC, 26,6^oC y 29,4^oC. Estas temperaturas fueron mantenidas por pequeñas cámaras de cría (Platner et al., 1973). Dentro de estas cámaras, el fotoperíodo

fue de L14:010 (tubo de luz fluorescente de 20W), mientras la humedad relativa varió entre 50% y 70%. El término "momia" generalmente se refiere al aspecto que presenta el áfido parasitado después de que la larva del último estadio del parasitoide teje su capullo pupal adentro del cuerpo del huésped (Stary, 1970). De todos modos, en este estudio el término "momia", es empleado para indicar el último estado larval la pupa del parasitoide. Estos estados fueron verificados por medio de disección de los áfidos momificados al momento en que la larva del parasitoide no es mas visible por transparencia. Esto permitió una estimación mas precisa del tiempo de desarrollo de huevo a "momia" ya que no considera el tiempo, generalmente variable, que emplea la larva en tejer el capullo pupal.

El tiempo de desarrollo (Y) para machos y hembras de ambas poblaciones fue medido en cada etapa del desarrollo. Los resultados fueron analizados por medio de analisis de varianza (ANOVA) empleando la prueba de Duncan (1955) para la separación de medias del tiempo de desarrollo, excepto para el período huevo-momia a 29,4 °C, en que se utilizó una prueba t de Student.

El umbral mínimo de desarrollo (t), la constante térmica (K) y sus respectivos errores standard fueron estimados por análisis de regresión lineal de la velocidad de desarrollo (1/Y) sobre la temperatura (Campbell et al., 1974).

Las ecuaciones de regresión fueron comparadas utilizando una prueba de t (Zar, 1974). Los análisis estadísticos se efectuaron por medio del paquete estadístico Statistical Analysis System (SAS Institute, 1985).

Los porcentajes de mortalidad de los parasitoides durante el período de desarrollo huevo-adulto fueron determinados por disección de los áfidos muertos un día después de observarse la muerte de estos.

RESULTADOS Y DISCUSION

Las dos poblaciones de A. ervi estudiadas presentaron idénticas características morfológicas respecto del área anterolateral del pecíolo, siendo ésta del tipo rugoso. Este carácter de valor taxonómico para las especies del género Aphidius (Eady, 1969), fue consistente en ambas poblaciones, no observandose la variabilidad registrada por Pungertl (1983) para el citado carácter.

Los resultados de los cruzamientos recíprocos (machos de una especie con hembras de la otra especie y viceversa), entre individuos de ambas poblaciones produjeron híbridos interfértiles hasta la generación analizada (F_2) con una producción de machos y hembras semejante tanto en número como en tasa sexual a la registrada en las respectivas poblaciones parentales.

Estos resultados indican que no hay aislamiento reproductivo entre ambas poblaciones. Si bien los cruzamientos interespecíficos suelen ocurrir en condiciones de laboratorio, se considera que la cifra de 100% de fertilidad en los cruzamientos recíprocos, así como la consistencia de los análisis morfológicos, apoyan el concepto de coespecificidad de las poblaciones en estudio.

La temperatura tuvo un efecto marcado sobre el tiempo de desarrollo (Y), y consecuentemente sobre la velocidad de

desarrollo ($1/Y$), figura 1). No se registraron diferencias significativas ($P > 0,05$) en Y entre sexos. Esto permitió amalgamar los datos de ambos sexos para las comparaciones de Y entre poblaciones. Se hallaron diferencias significativas en Y entre poblaciones a 10,0 y 15,5 °C ($P < 0,05$) (tabla 1). No se registraron diferencias significativas para las restantes temperaturas (7,2; 21,2; 26,6; y 29,4 °C).

La velocidad de desarrollo ($1/Y$) para el período huevo-adulto, aumentó con el incremento de la temperatura entre 7,2 y 26,6 °C, para ambas poblaciones (figura 1) notándose una gran reducción en ($1/Y$) para temperaturas superiores a 26,6 °C, y el cese del desarrollo a 29,4 °C.

A temperaturas de 10,0 y 15,5 °C, la población de B desarrolló más rápido (3,20% / día y 5,22% / día) que la de SY (2,81% / día y 4,39% / día) respectivamente. Las diferencias observadas entre las poblaciones para el período de desarrollo huevo-adulto se dieron particularmente durante el lapso momia-adulto (figura 1) ya que la velocidad de desarrollo registrada para el lapso huevo-momia no contribuyó significativamente para las diferencias observadas.

La velocidad de desarrollo estimada para el período huevo-adulto con los datos amalgamados para ambas poblaciones de A. ervi, resultó comparable a la obtenida por Stary (1962) trabajando con el mismo sistema huésped-parasitoide bajo condiciones de laboratorio semejantes a las aquí empleadas.

No obstante, los valores de (1/Y) obtenidos en este estudio son mayores que los informados por Hofsvang y Hagvar (1975). Estas diferencias podrían deberse al hecho de que los referidos autores emplearon como huésped de A. ervi al áfido Myzus persicae (Sulzer), un huésped menos preferido por el parasitoide, comparado con A. pisum.

Dentro del intervalo de temperaturas estudiadas, la relación entre la velocidad de desarrollo y la temperatura para ambas poblaciones de A. ervi en el período de huevo a adulto siguió la típica curva sigmoide que se indica en la literatura para la mayoría de los organismos poikiloterms (insectos, ácaros, etc.), (Campbell et al., 1974 Wagner et al., 1984).

A 29,4 °C los adultos no nacieron de las momias (tabla 1). Disecciones de estas momias revelaron que los individuos habían desarrollado completamente hasta el estado adulto antes de morir. A. ervi puede completar su desarrollo desde huevo hasta adulto en condiciones de campo a temperaturas entre 25 y 34 °C (Botto datos no publicados). No obstante esta observación, la exposición continua a temperaturas cercanas a 29,4 °C, combinada con bajos niveles de HR (< 55%) serían nocivos para A. ervi, impidiendo el nacimiento de los adultos.

La estivación, una respuesta adaptativa a las condiciones imperantes en el verano, observada en otros Aphidiidae (ej., Troxys sp., Schlinger y Hall, 1959) fue observada también en poblaciones de A. ervi procedentes de Argentina (Botto, datos

no publicados), pero nunca registrada en las poblaciones californianas en estudio. Sin estivacion para la citadas poblaciones, los resultados sobre el tiempo de desarrollo a temperaturas constantes entre 26,6 y 29,4 °C sugieren la existencia de una temperatura umbral para el desarrollo de A. ervi dentro de ese intervalo de valores. Experimentos efectuados posteriormente con individuos de estas poblaciones bajo condiciones ambientales semejantes (excepto la temperatura), permitieron comprobar que A. ervi completó el desarrollo de huevo a adulto a 28,8 +/- 0.5 °C. No obstante, el porcentaje de mortalidad registrado en esta oportunidad fue mayor que 95%. Campbell y Mackauer (1975) sugieren que la temperatura umbral superior para A. ervi pulcher (= A. pisivorus Smith) y A. smithi esta alrededor de los 26 °C. Fox et al. (1967) indicaron resultados similares para A. smithi. Stary (1962) obtuvo para A. ervi una velocidad de desarrollo menor a 31° que a 27 °C, pero no menciona el efecto de la temperatura sobre la sobrevivencia. Bajo las condiciones experimentales empleadas aquí se puede decir que la temperatura umbral superior para el desarrollo de A. ervi estaría entre 28,5 y 29,4 °C.

En relación con la temperatura umbral mínima para el desarrollo (t), la constante térmica de la especie (K) expresada en días grado (°C) por encima de t así como los parámetros de las regresiones empleadas para estimar los

valores de t y K para ambas poblaciones, se presentan en la tabla 2. La población de B tuvo un valor de t consistentemente menor que el registrado para la población de SY en todos los períodos de desarrollo, con t variando entre períodos para ambas poblaciones (tabla 2).

Las diferencias entre los valores de t de ambas poblaciones fue significativa tan sólo durante el período momia-adulto y huevo-adulto (prueba t de 5%) (tabla 2; figura 2 a,b). Estos resultados respecto de t avalan la hipótesis de que si la población de B estuviera mejor adaptada a bajas temperaturas que la de SY, la primera debería tener un valor de t menor.

Las fluctuaciones de temperatura en el área de B son muchos mas marcadas que las registradas en el área de SY (figura 3). También la transición de bajas a altas temperaturas ocurre mucho mas temprano en la estación en B que en SY (figura 3). Estas características indicarían que la población de B tiene un período de tiempo mas breve que la población de SY para crecer en número.

Los valores de t mas bajos para la población de B podrían indicar una respuesta adaptativa para un mejor fitness de esta población a las características ambientales del medio. Este menor valor de t le permite a la población de B, entre otras cosas, acumular unidades fisiológicas de calor (= calor efectivo para el desarrollo) a temperaturas mas bajas que la población de SY. Esto significa que, puestas ambas poblaciones

en condiciones semejantes de bajas temperaturas, la población de B podría crecer en número mas rápido que la de SY.

Campbell et al. (1974) demostraron que los requerimientos térmicos en algunas especies pueden diferir de lugar en lugar como respuesta adaptativa a las condiciones climáticas locales. Para poblaciones de A. ervi ervi de Kamloops y Vancouver, Canadá, registraron valores de t para el período huevo-adulto de 6 y 4,2 °C, respectivamente. Campbell y Mackauer (1975) encontraron valores de $t = 6,1$ °C para el período de huevo-adulto de poblaciones de A. ervi ervi y A. ervi pulcher (= A. pisivorus Smith) en Kamloops, Canadá.

En este trabajo, los valores de (t) obtenidos para el período de desarrollo de A. ervi de huevo a adulto, fueron menores para la población de B (2,96 °C) que para la de SY (3,56 °C). Estos valores son a su vez menores que los indicados por los autores mencionados anteriormente (tabla 2).

La constante térmica (K) expresada en días grados acumulados por encima de t fue similar para ambas poblaciones (tabla 2). Ambas poblaciones acumulan unidades fisiológicas de calor a igual tasa (las pendientes de las rectas de regresión (b) no difieren estadísticamente; prueba t de 5%), (tabla 2; figura 2 a,b). Como quiera que sea, la población de B acumula unidades efectivas de calor (las que permiten el desarrollo) a temperaturas mas bajas que la población de SY.

La extrapolación de la recta de regresión para estimar las

temperaturas umbrales mínimas para el desarrollo requiere de varias suposiciones biológicas y estadísticas. Aunque la aproximación lineal introduce cierto error en la estimación de t , el método es aceptable si las temperaturas consideradas caen dentro de la porción lineal de la curva de desarrollo vs temperatura analizada (Campbell, 1974; Highley et al., 1986).

Las temperaturas usadas en este estudio satisfacen las condiciones anteriormente citadas (tabla 2).

La mortalidad durante el período huevo-adulto no excedió de 10% excepto a temperaturas por encima de 26,6 °C a las que se registró un rápido aumento de la mortalidad hasta alcanzar 100% a 29,4 °C.

CONCLUSIONES

La velocidad de desarrollo y la temperatura umbral mínima para el desarrollo fueron significativamente diferentes para las poblaciones de A. ervi de B y de SY. La población de B se desarrolló mas rápido que la de SY durante el período de huevo a adulto tanto a 10,0 como a 15,5 °C.

La regresión de la velocidad de desarrollo sobre la temperatura produjo una temperatura umbral mínima mas baja para la población de B que para la de SY. Aunque no hubo diferencias significativas entre los valores estimados para las constantes termicas de ambas poblaciones, la población de B acumuló unidades fisiológicas de calor (calor efectivo) a temperaturas mas bajas que la de SY. Estos resultados difieren de los registrados por Campbell y Mackauer (1975) y Campbell et al. (1974) para la misma especie. No obstante sus resultados coinciden con los aquí obtenidos en el sentido de avalar la idea general de que poblaciones coespecificas que habitan áreas con características climáticas diferentes, pueden tener requerimientos térmicos distintos como respuesta adaptativa a las condiciones locales.

Poblaciones coespecificas que pueden ser separadas sobre la base de cualquier carácter, (fisiológico, bioquímico, de comportamiento, etc.), se han denominado biotipos (Caltagirone 1985, González et al., 1979).

Considerando las diferencias significativas observadas entre las poblaciones de A. ervi aquí estudiadas respecto de los requerimientos térmicos, así como las diferencias observadas para las mismas poblaciones respecto de otros parámetros biológicos, (fertilidad, supervivencia, etc.), (Botto, 1988), hay suficiente evidencia como para considerar que estas dos poblaciones de A. ervi son biologicamente diferentes, es decir, representan biotipos distintos (Caltagirone, 1985; González et al., 1979). Las diferencias entre poblaciones coespecíficas respecto de sus requerimientos térmicos, tienen importantes implicancias en la practica del control biológico de plagas tal como fue mostrado con la evaluación de los ecotipos climáticos del parasitoide Trioxys complanatus Quilis utilizado para el control biológico del áfido Therioaphis trifolii (Monell), (Flint , 1980).

DiheI and Bush (1984) consideran que el término biotipo es poco descriptivo, por cuanto se lo ha empleado en forma indiscriminada en la literatura. Estos autores sugieren el uso de términos mas precisos cuando se conoce la naturaleza intrínseca de las diferencias observadas.

En este trabajo se coincidió con la opinión de Caltagirone (1985) en el sentido de que por el momento el término "biotipo" sigue siendo de valor tanto desde el punto de vista teórico como el aplicado del control biológico.

De acuerdo con Diehl y Bush (1984), las poblaciones de B y SY podrían ser consideradas razas geográficas por ser coespecíficas y alopátridas.

De todos modos, se prefiere el término biotipo por cuanto no se conoce la naturaleza de las diferencias observadas. Tampoco se conoce que podría ocurrir con ambas poblaciones si estas estuvieran en simpatria.

Considerando la gran diversidad biológica que caracteriza a las diferentes poblaciones de enemigos naturales, diversidad que puede expresar diferentes comportamientos biológicos, se estima que estudios como el presentado en esta investigación son de importancia para la discriminación y evaluación de biotipos, un aspecto fundamental para el correcto manejo de los enemigos naturales.

Tabla 1: Tiempo de desarrollo (promedio en días) de dos poblaciones de A. ervi durante tres periodos de desarrollo huevo-momia; momia-adulto; huevo-adulto, a seis temperaturas constantes. Dentro de los periodos, los números con letras diferentes en la misma fila, difieren significativamente entre si (Duncan, 1955, nueva prueba del rango multiple; $P < 0.05$). (*) No difieren significativamente, prueba de t, 5%. (n): tamaño de muestra. Errores standard entre paréntesis. (+) Adultos no nacidos de las momias.

TEMPERATURA (°C)	PERIODO					
	HUEVO-MOMIA		MOMIA-ADULTO		HUEVO-ADULTO	
	B	SY	B	SY	B	SY
7,2	32,84a (0,208) n:64	32,93a (0,173) n:62	25,56a (0,924) n:61	27,71a (1,002) n:61	59,40a (1,134) n:61	60,64a (1,174) n:54
10,0	21,96a (0,321) n:37	21,01a (0,191) n:34	9,35a (0,561) n:37	14,59b (0,095) n:34	31,25a (0,916) n:35	35,63b (0,273) n:34
15,5	13,18a (0,237) n:37	12,84a (0,262) n:22	6,05a (0,209) n:37	9,78b (0,326) n:22	19,17a (0,108) n:35	22,79b (0,327) n:22
21,2	7,32a (0,053) n:36	7,19a (0,062) n:40	5,87a (0,276) n:31	5,06a (0,242) n:25	12,92a (0,358) n:31	12,20a (0,333) n:25
26,6	7,06a (0,216) n:37	6,38a (0,431) n:39	4,14a (0,353) n:15	4,21a (0,125) n:14	11,38a (0,338) n:14	10,48a (0,396) n:13
29,4	5,20* (0,167) n:95	6,30* (0,153) n:95	+	+	+	+

Tabla 2: Umbral de desarrollo (t), promedio en °C. Constante térmica (K) expresada en días-grado por encima de t, parámetros de la regresión (a: intercepción y b: pendiente de la línea de regresión) y r² coeficiente de regresión de dos poblaciones de A. ervi. Períodos: H-M: huevo-momia; M-A: momia-adulto; H-A: huevo-adulto. se: error standard. PAR: parámetros; N: tamaño de muestra. OSL: nivel de significancia observado.

PAR.	PERIODO					
	H - M		M - A		H - A	
	SY	B	SY	B	SY	B
t	3,06	2,39	4,10	2,29	3,56	2,96
se	0,25	0,27	0,23	0,33	0,16	0,14
K	142,62	158,95	91,11	92,96	232,68	238,06
se	2,54	2,93	1,86	3,34	3,17	2,86
b	0,007012	0,006293	0,010978	0,010756	0,004298	0,004201
se	0,000125	0,000116	0,000225	0,000369	0,000059	0,000050
a	0,021502	-0,015069	-0,045031	-0,024598	-0,015295	-0,012472
se	0,002092	0,001948	0,003344	0,005638	0,000877	0,000735
r ²	0,9419	0,9411	0,9365	0,8339	0,9705	0,9782
N	197	186	165	156	165	156
OSL	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

Figura 1: Velocidad promedio del desarrollo expresada en porcentaje (100/Y), de dos poblaciones de A. ervi a diferentes temperaturas ($^{\circ}\text{C}$). Período momia-adulto (M-A) y huevo-adulto (H-A) para las poblaciones de Santa Ynez y Bishop.

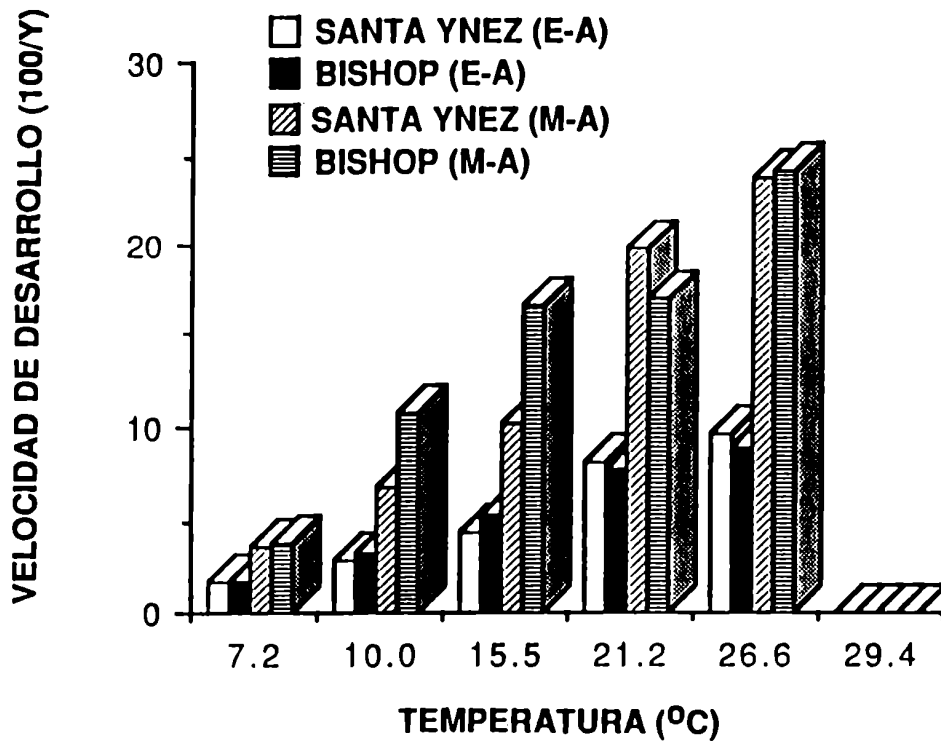


Figura 2: Regresión de la velocidad de desarrollo sobre la temperatura para *A. ervi*. Período huevo-adulto. Santa Ynez (a) y Bishop (b).

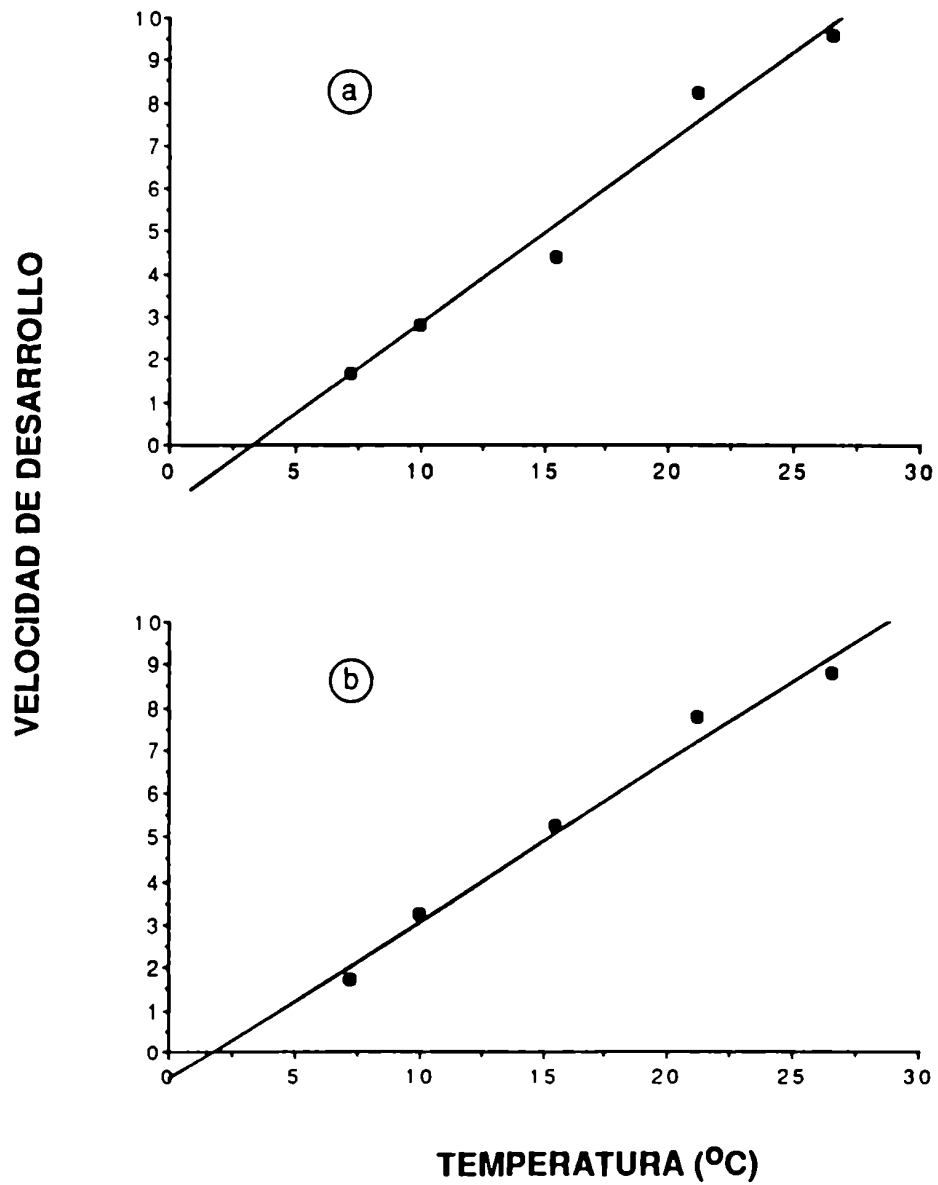
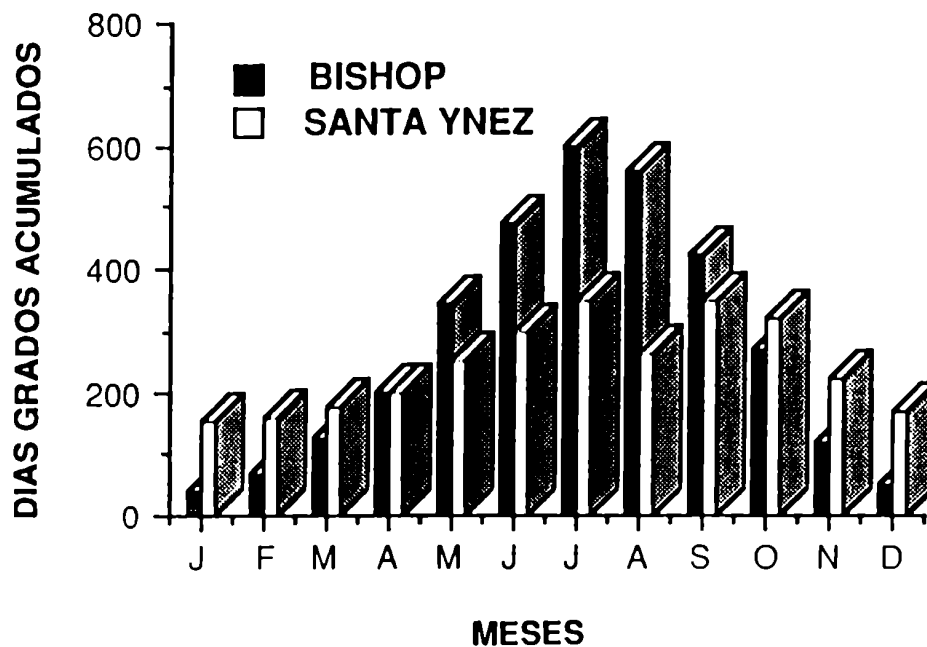


Figura 3: Comparación entre los días-grados acumulados ($^{\circ}\text{C}$) por encima de 5°C para las localidades de Bishop y Santa Ynez, California, U.S.A.



II- FERTILIDAD, SOBREVIVENCIA, LONGEVIDAD Y TASA SEXUAL DE DOS
POBLACIONES DEL PARASITOIDE DE AFIDOS Aphidius ervi HALIDAY
(HYMENOPTERA: APHIDIIDAE)

INTRODUCCION

El conocimiento de los atributos biológicos de los enemigos naturales es esencial no sólo para poder evaluar la efectividad potencial de un enemigo natural como agente de control biológico sino para comprender las posibles causas que suelen llevar al éxito o al fracaso del empleo de estos (van Lenteren, 1988).

No obstante, la mayoría de los enemigos naturales empleados en control biológico clásico (CB) son aún seleccionados sobre la base de "prueba y error" a pesar de la disponibilidad de algunos criterios y métodos desarrollados para evaluar la eficiencia de los enemigos naturales (De Bach, 1964; Waage and Hassell, 1982; van Lenteren, 1986).

Entre las técnicas mas empleadas para evaluar atributos biológicos de enemigos naturales se encuentran las tablas de vida y las tablas de fertilidad. Force and Messenger (1964b); Messenger (1964, 1970); Orphanides and González (1971) utilizaron satisfactoriamente estas técnicas para estimar el índice intrínseco de crecimiento (r_m), tanto a nivel de especie como por debajo de esta (subespecies, razas, etc.).

El objetivo de esta investigación es estimar el índice intrínseco de crecimiento (r_m), fertilidad, longevidad, sobrevivencia y tasa sexual de dos poblaciones geográficamente aisladas de Aphidius ervi Haliday, empleando las técnicas de tablas de vida y de fertilidad.

Los resultados que se obtengan serán empleados para comparar las dos poblaciones del parasitoide como posibles biotipos de la misma especie. Los datos cuantitativos que se obtengan han de proporcionar, entre otras cosas, un conocimiento adicional sobre los atributos biológicos de A. ervi que se espera contribuirán al manejo más eficiente de esta especie en programas de CB.

MATERIALES Y METODOS

Las tablas de vida y de fertilidad presentadas en este estudio, se construyeron para las mismas poblaciones de A. ervi (Bishop y Santa Ynez), descritas en el capítulo I.

Los procedimientos empleados en el laboratorio para la cría de las plantas hospederas, los áfidos huéspedes y los parasitoides estudiados, fueron semejantes a aquellos mencionados en Botto (1988).

Las condiciones experimentales utilizadas para el desarrollo de las tablas de vida y de fertilidad fueron las siguientes: T °C: 18,3 y 23,8 °C; fotoperíodo: L14:010; HR: entre 50 y 70%. Para la determinación del tiempo medio de desarrollo (TMD) y la sobrevivencia de los estados inmaduros (periodo huevo-adulto) se emplearon cohortes de 50 áfidos parasitados de cada población del parasitoide siguiéndose, los procedimientos detallados en Botto et al., (1988).

Para las tablas de fertilidad una cantidad aproximada de 100 áfidos parasitados (momias) de ambas poblaciones fue dispuesta individualmente en cápsulas de gelatina siguiéndose su desarrollo hasta registrar el nacimiento de los adultos. Nacidos estos, se formaron parejas de machos y hembras de cada población del parasitoide observándose las hasta producirse la cópula. Así, un total de 18 parejas de adultos (con menos de 12 horas de edad) por cada población fue colocado en jaulas de plástico de 10 cm de diámetro y 25 cm de alto. Cada hembra fue

provista durante su período reproductivo con un total de 120-150 áfidos (segundo y tercer estadio de A. pisum) los que fueron renovados diariamente. Tanto el tamaño como la disponibilidad óptima del huésped fueron determinados en estudios previos bajo condiciones ambientales similares a las empleadas para este estudio.

Los adultos fueron alimentados con agua destilada y miel de abejas hasta su muerte. Si bien se considera que la hembra de A. ervi admite tan solo una cópula (Stary 1962), durante este estudio y tan solo por precaución, los machos muertos dentro de las 24hs de formadas las parejas fueron reemplazados por otros nuevos.

Se registró el número de áfidos momificados producido diariamente por cada hembra; las momias se colocaron individualmente en cápsulas de gelatina hasta el nacimiento de los adultos. Tanto el número de adultos F_1 producidos por cada hembra parásita así como el sexo de los mismos fueron cuidadosamente registrados con el fin de establecer la tasa sexual.

Los siguientes parámetros fueron estimados a partir de las tablas de vida y de fertilidad: tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_m), para cuya estimación se empleo la fórmula siguiente $\sum l_x m_x e^{-r_m x} = 1$ (Birch 1948), donde l_x es la proporción de individuos vivos en el intervalo de edad x , y m_x , la fertilidad específica por edad, es la cantidad de progenie

femenina viva producida por cada hembra en la población para cada intervalo de edad; el tiempo generacional (T) expresado como el tiempo transcurrido entre el momento de iniciarse la oviposición y la edad media (pesada) de la edad reproductiva de los adultos; la fertilidad acumulada (Sm_x) estimada como el total acumulado de progenie femenina viva producida en cada intervalo de edad por las hembras; la fertilidad total (TF), que representa el número total de momias producidas por hembra parásita durante su edad reproductiva; la fertilidad total diaria, referida a la producción diaria de momias por hembra; longevidad, considerada como el número total de días que viven los adultos desde que emergen de las momias; sobrevivencia, estimada como la proporción de adultos vivos en cada intervalo de edad; tasa sexual (SR), expresada como la proporción de progenie femenina producida por cada hembra.

La fertilidad específica por edades y la TF diaria para ambas poblaciones, fueron comparadas utilizando la prueba de Mann-Whitney (Ryan et al., 1985). La TF y la longevidad de las hembras para ambas poblaciones fueron comparadas usando una prueba de t de Student.

La SR obtenida para cada población fue analizada por medio de tablas de contingencia (2X2, población por sexo de la progenie), calculándose para cada tabla el correspondiente valor del estadístico Chi-cuadrado. No se empleó el análisis de varianza (ANOVA) de la proporción de hembras producidas ya que

de acuerdo con Atchlely et al. (1976) en las SR el denominador es una variable aleatoria y consecuentemente existe una correlación entre éste y las proporciones que conduce a un error en la discriminación entre medias.

Considerando que la SR se estimó a partir del número real de machos y hembras producidos por las hembras parásitas, representa una estimación de la tasa sexual SR secundaria y no la SR primaria (es decir, la proporción sexual real al momento de la oviposición).

RESULTADOS Y DISCUSION

Los estadísticos correspondientes a las tablas de vida y las curvas $l_x - m_x$ resultantes para ambas poblaciones de A. ervi a 18,3 y 23,8 °C se presentan en la tabla 1, figura 1a,b.

La temperatura afectó los valores de r_m produciendo a 18,3 valores menores que a 23,8 °C. La población de B produjo valores de r_m 3-4% mayores que los de la población procedente de SY a ambas temperaturas experimentadas (tabla 1). Cambios en los valores de r_m correlacionados con las condiciones ambientales fueron publicados por Birch (1948), Force y Messenger (1964b), y Messenger (1964). Basado en esta propiedad del r_m , Messenger (1964) consideró a este parámetro como un valioso índice bioclimático, útil para evaluar la efectividad potencial de un enemigo natural bajo diferentes condiciones ambientales.

Los resultados obtenidos respecto de r_m avalarían la hipótesis de que la población de B debería tener un valor de r_m mayor que el de la población de SY como respuesta adaptativa al menor período de tiempo de que dispone la población de B en el campo con condiciones ambientales óptimas para su crecimiento numérico (Botto et al., en prensa).

Diferentes componentes variables, actuando sólo o en conjunto, afectan el valor de r_m , como ser: el tiempo de desarrollo, la fertilidad, la sobrevivencia y la tasa sexual.

El tiempo medio de desarrollo (MDT) y la sobrevivencia de los

estadios inmaduros (huevo a adulto), no fueron significativamente diferentes desde el punto de vista estadístico, cuando se los comparó para cada temperatura utilizando una prueba de t de Student, $P > 5\%$ (tabla 2).

De todos modos, el MDT de cada población fue 5 días mas largo (15 días vs 10 días) a 18,3 que a 23,8 °C (tabla 2). El porcentaje de mortalidad fue de aproximadamente 10% para ambas poblaciones a cada temperatura. No se hallaron diferencias significativas en los tiempos generacionales (T) de ambas poblaciones para cada temperatura experimentada (tabla 1). No obstante, temperaturas mas elevadas produjeron valores de T menores en ambas poblaciones como consecuencia de un MDT mas corto en los estados inmaduros (tablas 1 y 2).

Messenger (1964), comentando sobre la importancia relativa de T, dice que: "...curiosamente, factores relacionados con el ciclo de vida, ejercen efectos mas importantes sobre la tasa de incremento que aquellos relacionados con la productividad numérica (fertilidad).... Los valores mayores de r_m observados a 23,8 °C para ambas poblaciones, a pesar de la menor fertilidad y sobrevivencia de las hembras adultas, son debidos a un menor valor de T (tabla 1). Esto se debe a que r_m varía linealmente en proporción inversa a T.

Botto (1988) halló que a temperaturas mas bajas que la experimentadas en este estudio (10,0 y 15,5 °C) la población de B se desarrolló significativamente mas rápido que la población

de SY. Suponiendo que la edad reproductiva media pesada de las hembras de ambas poblaciones es similar, un MDT mayor para la población de B produciría un T mas pequeño, lo cual aumentaría las diferencias entre los r_m de ambas poblaciones. De todos modos, las diferencias observadas en r_m entre las poblaciones comparadas, no pueden deberse solamente a diferencias entre los valores de T. La fertilidad, la sobrevivencia de los adultos y la progenie producida por la hembras afectaron el valor de r_m mas fuertemente que los valores de T, tal cual se explica mas adelante.

Al comparar los valores de m_x entre poblaciones, la población de B registró mayores valores de m_x que la población de SY a 18,3 °C (figura 1a). El patrón de m_x fue similar para ambas poblaciones (figura 1a,b). Se observaron diferencias significativas entre los valores máximos de fertilidad a 18,3 °C durante el tercero y cuarto días del período reproductivo (prueba de Mann-Witney, $P < 5\%$), (figura 1a). Se observaron diferencias en m_x a ambas temperaturas tan sólo para la población de SY, registrándose los valores menores de m_x a 18,3 °C. La temperatura influyó sobre el momento en que ocurrió el pico de fertilidad específica en ambas poblaciones durante la edad reproductiva. A 23,8 °C el pico se dio antes que a 18,3 °C, en la población de B, no observandose cambios significativos en la población de SY (figura 1a,b). La fertilidad acumulada durante el período reproductivo a ambas

temperaturas fue mayor para la población de B (231,14 y 157,06 hembras/hembra) que para la población de SY (165,22 y 127,81 hembras/hembra) respectivamente.

Se observaron diferencias significativas en TF entre poblaciones durante el período reproductivo de las hembras solamente a 18,3 °C. A dicha temperatura, las hembras de la población de B produjeron en promedio más momias (TF: 545; SE: 44,3) que las hembras de la población de SY (TF: 388, SE:38,1), (figura 2). También se observaron mayores valores de TF a 18,3 °C que a 23,8 °C para ambas poblaciones (figura 2). Esta diferencia fue la resultante de un período reproductivo de las hembras más prolongado a bajas temperaturas. El patrón de la TF diaria fue similar entre poblaciones para cada temperatura (figura 3a,b). No obstante, a 18,3 °C se detectaron diferencias significativas en la TF diaria durante el segundo día (67,1 vs 57,3 momias/hembra) y el cuarto día (64 vs 51,9 momias/hembra) entre las poblaciones de B y de SY respectivamente (prueba Mann-Witney, $P < 5\%$), (figura 3a,b).

Las comparaciones efectuadas en la TF sólo consideran los 10 primeros días del período reproductivo de las hembras. Superado este período de tiempo, la TF fue muy variable debida al bajo número de hembras vivas, particularmente en la población de SY. La gran variabilidad observada en la TF diaria de ambas poblaciones a cada temperatura estuvo correlacionada con el número de huevos maduros (es decir, huevos listos para ser

puestos). Los huevos fueron detectados por disección ovárica de hembras de edad cronológica semejante. La variación en el número de huevos/hembra/día, podría estar relacionada con el tipo de maduración sinovogénica de los huevos (Sary, 1962). Una variabilidad en la TF, similar a la observada en este estudio para ambas poblaciones de A. ervi, fue dada a conocer por Sary (1962) para la misma especie y por otros autores para diferentes especies de Aphidiidae (Cloutier et al., 1981; Dransfield, 1979; Force y Messenger, 1964b; Mackauer, 1983; Sary, 1970). La TF es afectada por muchos factores tales como disponibilidad, tamaño y estado fisiológico del huésped, disponibilidad de recursos alimentarios, temperatura, etc. La diferencia entre la técnica empleada en este estudio para estimar la TF, y aquellas empleadas por otros autores, hace imposible una comparación lógica entre los valores de TF obtenidos aquí con los dados en la literatura para otras especies de Aphidiidae. Por ejemplo en este trabajo, la TF promedio para A. ervi fue de 429 +/- 90 momias/hembra (datos amalgamados de ambas poblaciones). Este valor es mayor que la TF promedio referida por Cloutier et al. (1981) en A. nigripes (350 momias/hembra), menor que el dado por Mackauer (1983) en A. smithi (618,1 áfidos parasitados/hembra) y mucho mayor que el observado por Sary (1962) en A. ervi (50 áfidos infestados/hembra). En estos ejemplos, se observa que las unidades en las que se expresó a la TF son diferentes, de allí

que resulte difícil la comparación entre valores. La TF, tal cual se la ha definido en este estudio subestima a la TF real porque no esta basada en el número real de huevos que una hembra parásita de A. ervi es potencialmente capaz de oviponer durante su período reproductivo.

La longevidad de las hembras adultas de cada población, fue significativamente diferente tan sólo a 18,3 °C (prueba de t, P < 5%). A dicha temperatura, los valores promedio de la longevidad fueron de 15,27 días (ES:1,12) y 8,73 días (ES:1,45) para las poblaciones de B y de SY respectivamente. A 23,8 °C las hembras adultas de la población de SY vivieron en promedio 2 días mas que a 18,3 °C (10,53 días) mientras que las hembras de B vivieron en promedio 6 días menos (9,53 días).

Al comparar las curvas de sobrevivencia de las hembras de ambas poblaciones para ambas temperaturas se observaron diferencias marcadas. Las hembras de la población de B sobrevivieron mejor a 18,3 °C que las hembras de SY. Lo opuesto fue observado a 23,8 °C (figura 1 a,b).

Los resultados obtenidos respecto de la longevidad de las hembras adultas de A. ervi para ambas poblaciones, fueron similares a aquellos dados por Stary (1962) (longevidad 9-11 días) y por Hofsvang y Hagvar (1975) (longevidad 15,4 días) trabajando bajo condiciones de temperatura semejantes. No obstante, la comparación directa entre dichos resultados y los aquí obtenidos, puede carecer de sentido por haberse empleado

diferentes métodos experimentales (diferentes especies de áfidos huéspedes, diferentes recursos alimentarios empleados para los adultos y una fuerte posibilidad de que se tratara de diferentes biotipos del parasitoide).

Las diferencias registradas respecto de la fertilidad, longevidad y sobrevivencia de las hembras de ambas poblaciones de A. ervi, contribuyeron notoriamente a las diferencias observadas entre los valores de R_0 a 18,3° y 23,8 °C (tabla 1). Este parámetro expresa la capacidad de una hembra parásita de reemplazarse a sí misma en una generación o dicho de otro modo, representa el número de veces que una población es capaz de multiplicarse en el curso de una generación. La población de B tuvo valores de R_0 mayores (206,72 y 141,02) que la población de SY (141,56 y 114,29) a 18,3 y a 23,8 °C, respectivamente (tabla 1). Es necesario aclarar que las comparaciones entre R_0 puede conducir a error si no se tiene en cuenta que para ello los tiempos de generación T de ambas poblaciones deben ser similares. Este es el caso de los valores de T reportados en este trabajo para las poblaciones de B y de SY.

Se observaron diferencias significativas ($X^2 > 3,84$; 1 d.f; $P < 5\%$) en la tasa sexual (SR) durante el período reproductivo entre poblaciones a ambas temperaturas (tabla 3). Los valores de SR registrados fueron cercanos a 0,5 (excepto para la población de SY a 23,8 °C, SR= 0.42; tabla 3).

Esta tasa sexual fue diferente de la obtenida para los adultos

nacidos de momias recolectadas en el campo (SR= 0,6-0,7) para ambas poblaciones. Una tasa SR con un marcado predominio de hembras fue indicado por Mackauer (1976) para A. ervi pulcher y otras especies de Aphidiidae. Estas diferencias entre las SR estimadas a partir de material procedente del laboratorio y del campo, pueden ser el resultado de factores de mortalidad que afectan diferencialmente a cada sexo del parasitoide.

La SR diaria de ambas poblaciones se comparó tan sólo durante los primeros 6 días del período reproductivo de las hembras, puesto que en la mayoría de los casos, la progenie femenina es producida únicamente durante ese lapso. Diferencias significativas en la SR diaria ($X^2 > 3,84$; $P < 5\%$) entre ambas poblaciones fueron observadas a las dos temperaturas ensayadas (figura 4a,b). En general, la población de B registró durante el período reproductivo valores de SR diaria mayores que los de la población de SY a ambas temperaturas, excepto para los dos primeros días a 18,3 °C y el segundo día a 28,3 °C. A 18,3 °C las hembras de SY produjeron su máxima SR durante el segundo día de su período reproductivo, a esto le siguió una disminución constante en la SR con una producción nula de hembras mas allá del séptimo día. Para la misma temperatura, la población de B produjo su máximo valor de SR durante el tercer día del período reproductivo declinando posteriormente hasta el día noveno.

A 23,8 °C, la producción de progenie hembra cesó en ambas

poblaciones despues del sexto día. Esto puede indicar una mayor tasa de utilización del esperma por parte de las hembras de ambas poblaciones con el ascenso de la temperatura. El mayor valor de la SR registrado durante los primeros seis días del período reproductiva de las hembras, podrían ser una consecuencia del mayor valor de m_x observado para la población de B. Un análisis basado sobre las hembras-día (FD, una variable definida aqui como el número promedio de días que una hembra produce progenie hembra durante su período reproductivo), avaló la hipótesis anterior. Tal cual se observa en la tabla 4, a 18,3 °C, la población de B produjo una FD (7,21 hembras-día) que fue significativamente mayor que la FD (5,14 hembras-día) producida por la población de SY (prueba de t, $P < 5\%$). A 23,8 °C no se detectaron diferencias entre ambas poblaciones. Las diferencias entre la poblaciones de B y de SY respecto de sus SR podrían estar reflejando diferencias adaptativas (fitness) entre estas poblaciones de A. ervi. A temperaturas mas bajas durante un periodo de tiempo similar, por ejemplo la primera semana de la edad reproductiva, las hembras de la población de B podrían producir mas progenie femenina que las hembras de la población de SY.

CONCLUSIONES

Las diferencias en fertilidad, longevidad, sobrevivencia y tasa sexual observadas para las poblaciones de A. ervi de B y de SY, fueron las responsables de las diferencias en los parámetros demográficos estimados, por ejemplo, la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_m) y la tasa reproductiva neta (R_0).

Los resultados presentados en este estudio conjuntamente con las diferencias observadas entre las mismas poblaciones de A. ervi respecto de los requerimientos térmicos (Botto, 1988) proporcionan evidencia cuantitativa suficiente como para considerar que las poblaciones de A. ervi estudiadas constituyen entidades biológicas distintas.

Poblaciones coespecíficas que pueden ser separadas consistentemente por rasgos biológicos distintos, han sido denominadas biotipos (Caltagirone, 1985; González et al., 1979). Los requerimientos térmicos, fertilidad, longevidad, sobrevivencia y tasa sexual, son caracteres biológicos que pueden ser utilizados para diferenciar el desenvolvimiento de uno o mas enemigos naturales. De acuerdo con la definición dada por los autores mencionados anteriormente, puede concluirse que las poblaciones de B y de SY de A. ervi son biotipos. Considerando que las poblaciones estudiadas son coespecíficas y alopátridas podrían ser consideradas como "razas geográficas" (Diehl y Bush 1984). No obstante, al no conocerse la naturaleza

biológica que determina las diferencias observadas y al no poderse estudiar a dichas poblaciones en condiciones de simpatria, se prefirió utilizar la denominación, mas conservadora, de biotipos.

La presencia de biotipos potenciales en A. ervi, fue sugerida por primera vez por González et al. (1978). Diferencias genéticas entre poblaciones de A. ervi fueron confirmadas por Nemeč and Stary (1983 a,b) y por Unruh et al., (1986) utilizando electroforésis de isoenzimas. Unruh et al. (1986) pudieron separar 17 poblaciones de Aphididae, entre las que se encontraba A. ervi y 5 especies cercanas, basándose en las diferencias en la movilidad electroforética de 16 loci enzimáticos.

Los resultados presentados en este estudio proporcionan la primera evidencia de discriminación entre biotipos de A. ervi basada en la evaluación de atributos biológicos mediante el empleo de tablas de vida y tablas de fertilidad.

La discriminación de biotipos de enemigos naturales es un aspecto importante a considerar en todo proyecto de control biológico aplicado, sea cual fuere la estrategia en la que este este basado (Caltagirone, 1985; Diehl y Bush, 1984; González et al., 1979; Nemeč y Stary, 1983 a,b). La posibilidad de discriminar biotipos en enemigos naturales, contribuye significativamente para mejorar la utilización de estos en programas de CB. Por ejemplo, las diferencias observadas para

los biotipos mencionados en este estudio podrían ser de gran utilidad para mejorar las condiciones de temperatura bajo las cuales cada biotipo debería ser criado en el laboratorio; del mismo modo el manejo del parasitoide podría ser mejorado, especialmente en aquellos programas basados en la liberación en el campo del enemigo natural, liberando por ejemplo el biotipo más adecuado (= compatible) para las condiciones climáticas del área de liberación.

Esto supone que las diferencias observadas entre las poblaciones de A. ervi en condiciones experimentales de laboratorio han de mantenerse en condiciones de campo. De todos modos, si bien la discriminación y evaluación de atributos de biotipos en condiciones de laboratorio es importante como método para detectar fuentes de variabilidad genética entre poblaciones de enemigos naturales, la efectividad de los biotipos debería ser evaluada por medio de experimentos conducidos en condiciones de campo. No obstante, los estudios de laboratorio y aquellos efectuados en jaulas de campo son de interés en CB por cuanto suministran una información biológica valiosa que disminuye el riesgo existente al predecir la efectividad de un enemigo natural en el campo y contribuyen a clarificar algunos resultados variables obtenidos en distintos proyectos de CB (Greathead, 1986; Legner y Warkentin, 1985; van Lenteren, 1986).

Tabla 1: Parámetros de la tabla de vida para A. ervi (poblaciones de Santa Ynez y Bishop), a 18.3°C y 23.8°C. R_o : tasa reproductiva neta; r_m : tasa intrínseca de incremento; T: tiempo generacional; T(°C): temperatura.

T (°C)	BISHOP			SANTA YNEZ		
	R_o	r_m	T	R_o	r_m	T
18,3	206,72	0,326	16,94	141,56	0,315	16,01
23,8	141,02	0,489	10,50	114,29	0,473	10,31

Tabla 2: Tiempo de desarrollo de dos poblaciones (Bishop y Santa Ynez) de A. ervi (periodo huevo-adulto) a 18.3°C y 23.8°C. T(°C): temperatura; MDT: tiempo medio de desarrollo en días; SD: desviación standard de la media; %M: porcentaje de mortalidad.

T(°C)	BISHOP				SANTA YNEZ			
	n	MDT	SD	%M	n	MDT	SD	%M
18,3	50	14,7	0,646	9,5	50	15,1	0,352	9,9
23,8	50	10,1	0,917	10,3	50	10,1	0,224	10,5

Tabla 3: Tasa sexual (SR) de dos poblaciones (Bishop y Santa Ynez) de A. ervi, a dos temperaturas. Prueba de significancia: H_0 : igual proporción de hembras y machos. (*) Chi-cuadrado significativo a $P < 0.05$; 1 d.f. (**) Chi-cuadrado significativo a $P < 0.01$; 1 d.f.

TEMPERATURA	BISHOP	SANTA YNEZ	CHI-SQ OBS.
18,3 °C	0,47	0,49	4,99 *
23,8 °C	0,48	0,42	29,39 **

Tabla 4: Hembras-Días (FD) de dos poblaciones de A. ervi a 18.3°C y 23.8°C. M: Hembras-Días promedio; SD: desviación standard de la media; r: rango en días. Letras diferentes en la misma fila para cada temperatura son significativamente diferentes (prueba t de Student, 5%).

	TEMPERATURA (°C)			
	18,3°C		23,8°C	
	BISHOP	SANTA YNEZ	BISHOP	SANTA YNEZ
n	14	14	14	14
M	7,21a	5,14b	4,93a	3,93a
SD	2,547	1,703	1,592	1,818
r	4 - 11	3 - 9	3 - 8	2 - 8

Figura 1: Curvas de supervivencia (l_x) y mortalidad específica por edades (m_x) de *A. ervi* (poblaciones de Bishop y Santa Ynez) a $18,3^{\circ}\text{C}$ (a) y $23,8^{\circ}\text{C}$ (b).

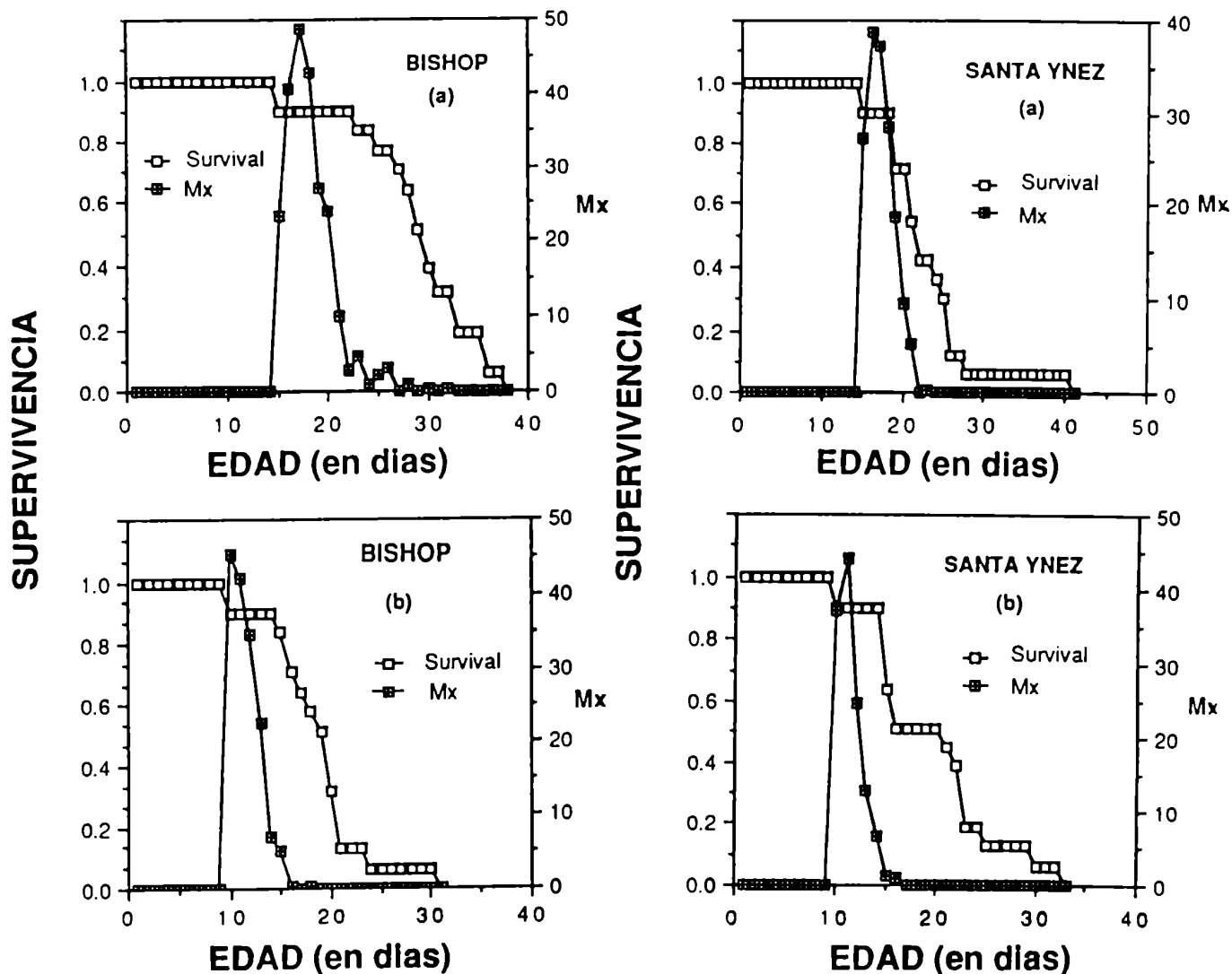


Figura 2: Fertilidad Total (TF) de *A. ervi*. Poblaciones de Santa Ynez (SY) y Bishop (B), a dos temperaturas.

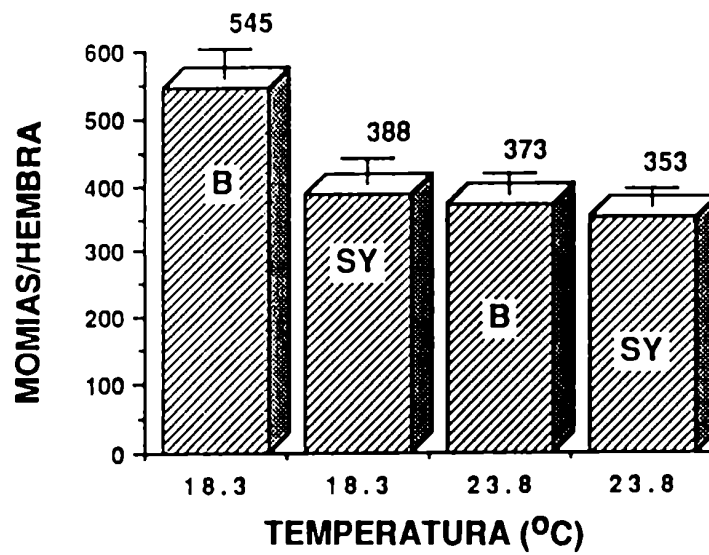


Figura 3: Fertilidad diaria de *A. ervi*. Poblaciones de Bishop (B) y Santa Ynez (SY) a 18,3 °C (a) y 23,8 °C (b).

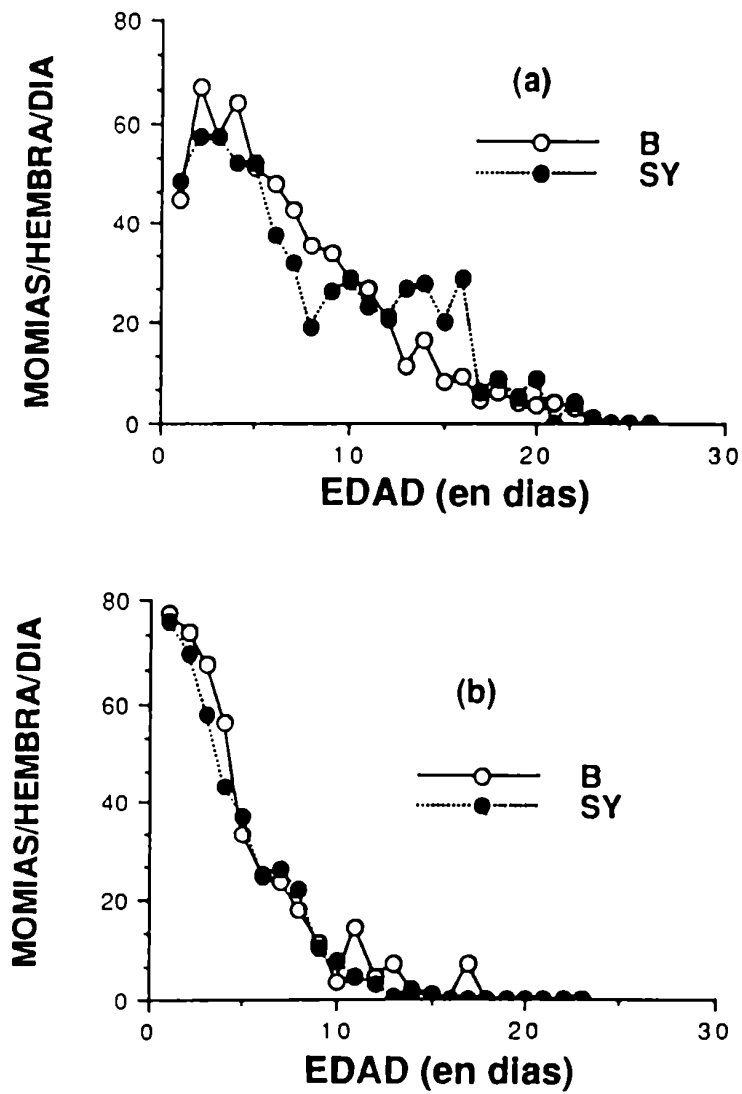
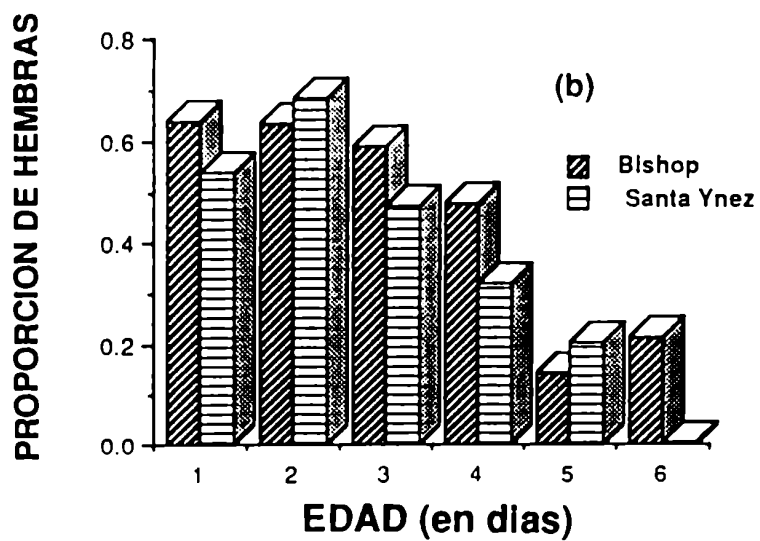
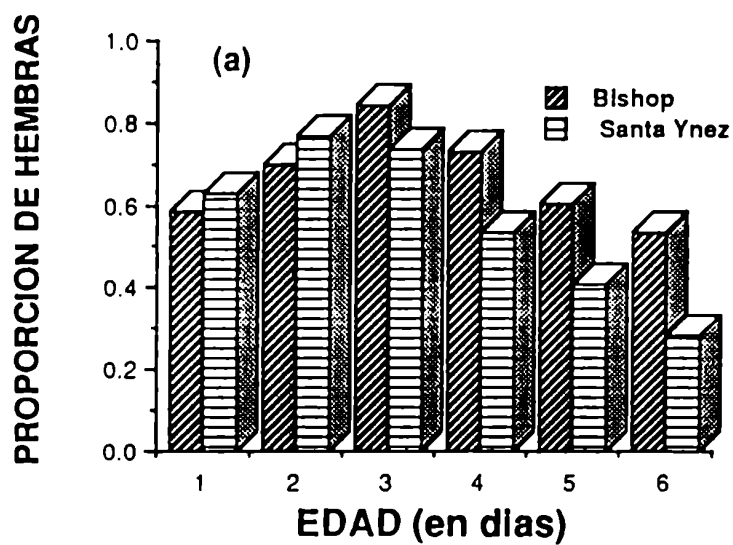


Figura 4: Tasa Sexual (proporción de hembras) de *A. ervi* producida durante los primeros seis días del período reproductivo. Poblaciones de Bishop y Santa Ynez a 18,3 °C (a) y 23,8 °C (b).



III - ASPECTOS DE LA INTERACCION HUESPED-PARASITO EN EL
MODELO BIOLOGICO Aphidius ervi HALIDAY - Acyrtosiphon pisum
HARRIS. (HYMENOPTERA: APHIDIIDAE; HOMOPTERA: APHIDIDAE)

INTRODUCCION

Son muchos los atributos biológicos que caracterizan a un enemigo natural eficiente (alta tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_m); elevada capacidad de búsqueda; especificidad de huéspedes; tendencia a la agregación en áreas donde el huésped es común; etc.) (Doutt y De Bach, 1964; Huffaker y Messenger, 1976; Hassell, 1978). De estos atributos, la capacidad de búsqueda, es decir la habilidad que posee un enemigo natural para localizar y utilizar un recurso alimentario (presa/huésped) aún en condiciones de muy baja densidad de este último, es sin duda la mas importante desde el punto de vista del CB (Huffaker y Messenger, 1976: pp. 51). La capacidad de búsqueda de un enemigo natural sea este un predador o un parasitoide, puede ser evaluada analizando su respuesta funcional.

La respuesta funcional se define en términos de la relación existente entre la tasa de ataque de un enemigo natural y la densidad de su presa (Hassel, 1978).

Desde los pioneros trabajos de Solomon (1949) y posteriormente Holling (1959b, 1966) han sido muchos los intentos realizados por definir un modelo que permitiera

interpretar correctamente la naturaleza de las interacciones predador-presa (parasitoide-huésped) (Hassel, 1978 Luck, 1984).

Considerando los antecedentes expuestos, el objetivo de la presente investigación será analizar la respuesta funcional de A. ervi con relación a su huésped A. pisum con el propósito de comprender los mecanismos que determinan la interacción huésped-parasitoide y evaluar la capacidad de búsqueda del parasitoide.

MATERIALES Y METODOS

La población de A. ervi estudiada se obtuvo a partir de áfidos parasitados (momias) de A. pisum, principal huésped del parasitoide, hallados en alfalfares del INTA, Castelar, Buenos Aires, Argentina.

Los métodos de cría empleados tanto para el parasitoide como para su huésped fueron similares a los oportunamente descritos por Botto (1988). Las condiciones ambientales bajo las que se desarrollaron los experimentos de respuesta funcional fueron: T°: 22 +/- 2°C; fotoperíodo: L14: 010 hs; HR: 50%-60%.

Cinco hembras de A. ervi de 48-72 hs de edad, no expuestas previamente a huésped alguno, fecundadas y alimentadas con miel de abejas, fueron empleadas para evaluar el efecto de cada una de las densidades del huésped sobre la fecundidad del parasitoide. Cada hembra fue colocada individualmente en una pequeña jaula de plástico de 5 cm de diámetro y 20cm de alto conteniendo 2 plantines de habas (Vicia fava L.) infestados con 10, 20, 40, 60, 80 ninfas del segundo estadio de A. pisum. El tiempo de exposición del parasitoide a los áfidos (= tiempo de búsqueda) fue de 2 hs. El experimento completo fue repetido en tres oportunidades (N=3).

El número de áfidos parasitados (Na) para cada una de las densidades referidas fue determinado sobre la base de:

1- el número de áfidos parasitados estimados por disección (presencia de larvas del parásito) de una fracción del número

total de áfidos expuestos (N_e) durante el primer día de exposición a las hembras parasitas; las fracciones analizadas fueron: 5/10; 10/20; 20/40; 20/60; 20/80, y

2- el número de áfidos momificados obtenidos del remanente de áfidos no disectados.

De esta manera, N_a representó la suma del número de áfidos parasitados obtenidos por disección mas los áfidos momificados. Las disecciones se efectuaron en solución salina, bajo microscopio estereoscópico WILD M5A (90X), cuatro-cinco días despues del período de exposición a los parasitoides. Durante ese lapso las larvas de A. ervi desarrollan hasta alcanzar el segundo o el tercer estadio, lo cual facilita su visualización dentro del áfido parasitado y el posterior registro.

Los datos obtenidos (N_a vs densidad) fueron ajustados con el modelo denominado "random parasite" desarrollado por Rogers (1972) cuyos parámetros, a' : la tasa instantánea de ataque (=tasa de búsqueda) y T_h : el tiempo de manipuleo del parasitoide fueron estimados por el método de cuadrados mínimos no lineares (Marquardt, 1963). La ecuación que posibilita la estimación de dichos parámetros es:

$$N_a = N [1 - \exp(- (a'T / 1+a'T_h N))]$$

donde: N_a es el número de áfidos parasitados; N es el número de áfidos disponibles; T es el tiempo total que los parasitoides disponen para la búsqueda de huéspedes (2 hs en

este caso); T_h es el tiempo de manipuleo (tiempo que el parasitoide emplea para localizar y oviponer (parasitar) y a' , la tasa instantánea de ataque del parasitoide.

RESULTADOS Y DISCUSION

El número de áfidos parasitados (N_a) por A. ervi durante su interacción con el huésped ($T=2hs$), varió significativamente con el aumento de densidad de estos (respuesta funcional), (figura 1).

La curva descrita por el modelo empleado (Roger's random parasite) para el ajuste de los datos obtenidos reflejó un aumento asintótico del número de áfidos parasitados (N_a) para densidades crecientes del huésped, lo que indica una respuesta funcional de tipo II (Holling 1959b) para A. ervi en las condiciones experimentales ensayadas. Los parámetros que caracterizan dicha respuesta funcional, la tasa instantánea de ataque a' y el tiempo de manipuleo del huésped T_h estimados se presentan en la tabla 1a.

El modelo utilizado para el análisis de la respuesta funcional supone entre otras cosas lo siguiente:

1- los parasitoides buscan a sus huéspedes en forma aleatoria (ej., todos los áfidos tienen igual probabilidad de ser parasitados) independientemente del tipo de distribución espacial que estos tengan, o si han sido previamente expuestos a los parasitoides. Si bien en la naturaleza los áfidos tienen una disposición espacial agregada, en las condiciones experimentales utilizadas, tal disposición es prácticamente aleatoria (Mackauer, 1983) por lo que este factor no afectaría el ajuste proporcionado por el modelo de Roger. 2- los

parámetros a' y T_h que caracterizan la respuesta funcional permanecen constantes e independientes de la densidad. Hassel (1978: pp. 34-35) discute en detalle como estos parámetros dependen de factores generalmente relacionados con la densidad y del comportamiento intrínseco de los parasitoides. Esto significa por ejemplo, que el T_h estimado no coincida exactamente con el T_h generalmente observado para los parasitoides, ya que el modelo incluye en la estimación de este parámetro, períodos de tiempo en los que el parasitoide realiza actividades (descanso, limpieza, etc.) no relacionadas con el manipuleo efectivo del huésped (= oviposición).

Teniendo en cuenta estas consideraciones, resulta posible explicar, el valor de T_h estimado en este estudio, $T_h = 0,029487$ hs (1,77 minutos), sobrestima el valor real (T_h aproximadamente 1 segundo) observado para A. ervi. Este valor ($T_h = 1$ seg.) representa el valor promedio del tiempo de manipuleo observado para adultos de A. ervi cuyo comportamiento de búsqueda fue filmado con una cámara de video (VHS) en un dispositivo experimental (cápsula de Petri) en la que un parasitoide adulto fue expuesto durante 1 hora ($T = 1h$) con un número variable (10-15) de ninfas de estadio II de A. pisum.

Discrepancias similares entre valores del T_h estimado y el observado han sido mencionadas para otros afidiidos por ej. Aphidius urticae y A. uzbekistanicus (Dransfield, 1979), Ephedrus cerasicola (Hofsvang y Hagvar, 1983), A. smithi

(Mackauer, 1983). El número de áfidos parasitados N_a , aumento en una relación casi lineal con el aumento de la densidad del huésped hasta alcanzar una densidad de 40 áfidos (figura 1). A partir de allí el aumento de la densidad no produjo cambios significativos de N_a , lo que indicaría que para el T disponible (2hs) el parasitoide no alcanza a explotar su recurso alimentario en forma eficiente.

La relación entre el número de áfidos atacados y el número total de áfidos disponibles para cada densidad (N_a/N_o), proporciona una estimación aproximada de la eficiencia de búsqueda de un predador o parasitoide (Beddington, 1975; O'Neill, 1988 en prensa). Para A. ervi dicha eficiencia disminuyó progresivamente con el aumento de la densidad (figura 2).

Entre los factores que afectan la eficiencia de búsqueda de un parasitoide, puede ser de gran significancia el superparasitismo. Este fenómeno ocurre generalmente por la incapacidad del parasitoide para discriminar entre un huésped parasitado y otro no parasitado, determinando de este modo que un mismo huésped pueda ser atacado en más de una oportunidad. Considerando que en los afidiidos desarrolla solo un adulto por áfido parasitado, el superparasitismo, representaría no sólo un gasto de energía reproductiva (probado que este comportamiento no tiene valor adaptativo), sino también una disminución directa del número de áfidos parasitados (N_a) respecto del

total de huéspedes disponibles, y una disminución indirecta del tiempo de búsqueda efectivo (T) al atacar mas de una vez al mismo huésped. Mackauer (1983) opina que el superparasitismo es un fenómeno común entre los afidiidos en condiciones de laboratorio pero de baja incidencia en condiciones de campo.

Durante el presente estudio, el superparasitismo observado nunca pasó, en promedio, de 12% (figura 3a) por lo que su influencia en la respuesta funcional de A. ervi para las condiciones experimentales empleadas no sería de consecuencias importantes.

No obstante estos resultados, un estudio paralelo en el que se mantuvieron condiciones similares a las referidas, excepto la duración del tiempo de búsqueda disponible por el parasitoide (T= 24 hs), el superparasitismo resultó ser de gran importancia (figura 3b).

Al aumentar el valor de T de 2 hs a 24 hs, también aumentó la probabilidad de encuentros entre el parasitoide y el huésped, produciéndose un marcado superparasitismo, especialmente a bajas densidades, producto de la no discriminación entre huéspedes parasitados y no parasitados por parte del parasitoide.

Los parámetros de la respuesta funcional estimados por el modelo en esta situación de marcado superparasitismo se presentan en la tabla 1b.

Como puede apreciarse los valores de a' y T_h fueron menores que los obtenidos para T= 2hs. Considerar que el superparasitismo

ha sido el factor mas importante en la modificacion de la respuesta funcional resultaria altamente especulativo, ya que podrían haber actuado otros factores extrínsecos al comportamiento del parasitoide, s'olos o conjunto. Uno de esos factores involucra al comportamiento defensivo de los áfidos, los que se dejan caer facilmente al ser atacados por el parasitoide. Este comportamiento, mas notorio con altas densidades del áfido, determina que el parasitoide deba emplear un tiempo de búsqueda mas prolongado afectando esto su eficiencia de búsqueda.

La comparación entre los valores de los parametros a' y T_h obtenidos para la respuesta funcional de A. ervi ($T = 2hs$) con aquellos valores encontrados en la literatura para el mismo parasitoide (Chua et al., 1988 en prensa) u otros afididos, ej., Praon exoletum (Messenger, 1968), Aphidius urticae y A. uzbekistanicus (Dransfield, 1979), Ephedrus cerasicola (Hogsvang y Hogvar, 1983); Aphidius smithi (Mackauer, 1983; Chua et al., 1988 en prensa), se hace sumamente complicado ya que las estimaciones de a' y T_h dependen de muchos factores como ser: diseños experimentales, modelos empleados para el ajuste de datos, métodos estadísticos de estimación, etc.

Una prueba de lo antedicho esta dada por el siguiente ejemplo: el valor del T_h estimado para A. ervi en este estudio ($T_h = 1, 17$ min) resultó tener el mismo orden de magnitud que el valor estimado para A. smithi ($T_h = 2,74$ min, suponiendo ausencia de

superparasitismo) (Mackauer, 1983) pero difirió notoriamente del valor de T_h estimado por Chua et al., (1988 en prensa), ($T_h = 12,96$ min) para el propio A. ervi.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos durante el estudio de la respuesta funcional de A. ervi con diferentes densidades de su huésped principal, A. pisum, posibilitó describir, considerando las limitaciones propias del modelo empleado para el análisis (Roger's random parasite), aspectos interesantes de la interacción huésped-parasitoide hasta el presente no estudiados.

Aphidius ervi actuó eficazmente con bajas densidades del huésped (<40 áfidos). Dicha eficiencia, aparentemente relacionada con un tiempo de manipuleo del huésped (T_h) relativamente corto, posibilitaría al parasitoide atacar a un número elevado de áfidos (N_a) aun en condiciones de tiempos de búsqueda relativamente cortos ($T = 2hs$).

La eficiencia de búsqueda de A. ervi fue afectada en gran medida por la actividad superparasítica del parasitoide, especialmente con bajas densidades del huésped, combinadas con un prolongado tiempo de búsqueda ($T = 24hs$).

La capacidad de búsqueda (eficiencia) con bajas densidades de la presa o huésped observada para A. ervi en este estudio, figura entre los atributos más importantes de un enemigo natural eficiente (Huffaker y Messenger, 1976; Hassell, 1978). Este comportamiento del parasitoide es el que comúnmente se observa en condiciones de campo (alfalfares) para el sistema A. ervi - A. pisum - A. kondoi (Botto, datos no publicados).

La respuesta funcional de un parasitoide tiene importantes implicancias para el CB aplicado, no sólo por la información que brinda respecto de la interacción huésped-parasitoide, sino también porque es útil para analizar situaciones inherentes a la estabilidad de dicha interacción. Una respuesta funcional del tipo II como la descrita para A. ervi, contribuiría muy poco para la estabilidad del sistema, a menos que la relación existente entre el valor del tiempo de manipuleo (T_h) y el tiempo de búsqueda disponible por el parasitoide (T) sea mucho menor que la unidad (Hassell, 1978). El valor de la relación T_h/T para las condiciones experimentales ensayadas (T=2 hs) fue de 0.0147 con lo cual es de esperar una interacción huésped-parásito estable.

Tabla 1: Valores estimados* de los parámetros de la respuesta funcional: a' : tasa instantánea de ataque y T_h : tiempo de manipuleo de A. ervi para diferentes densidades del áfido A. pisum. * Estimación por cuadrados mínimos no lineares (Marquardt, 1963).

(a) Tiempo de búsqueda (T) de 2 horas.

	Valor estimado	Error standard
a'	0,5916219	0,1171152
T_h	0,0294877	0,0551903

(b) Tiempo de búsqueda (T) de 24 horas.

	Valor estimado	Error standard
a'	0,0729983	0,1282037
T_h	0,0615476	0,2678762

Figura 1: Respuesta funcional de A. ervi (porcentaje de áfidos parasitados (Na) a distintas densidades del áfido A. pisum. Curva ajustada según el modelo de Roger (1972).

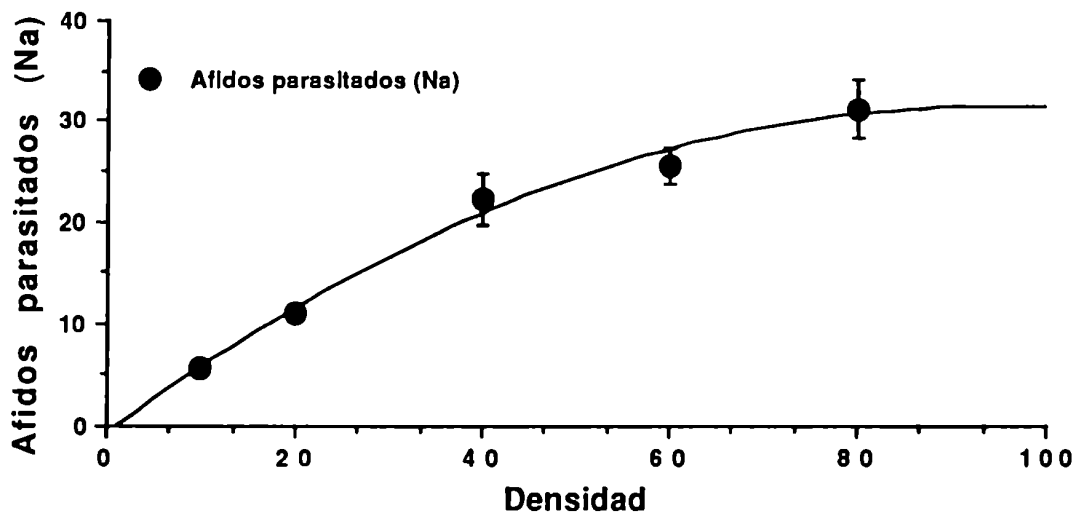


Figura 2: Eficencia de búsqueda ($Na/N * 100$) de A. ervi en función de densidades crecientes del áfido A. pisum. Na: número de áfidos parasitados; N: total de áfidos disponibles.

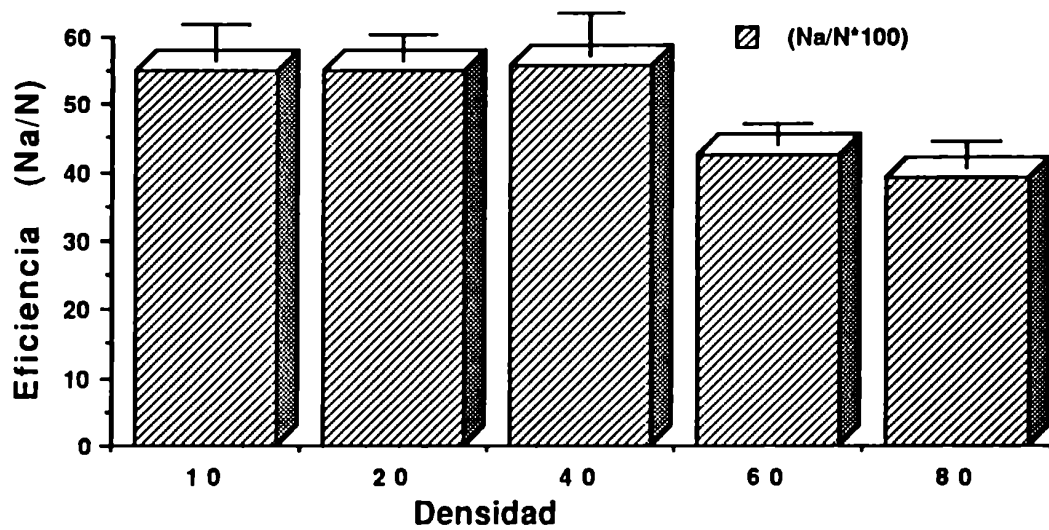


Figura 3a: Porcentaje de áfidos parasitados (N=1) y áfidos superparasitados (N>1) por A. ervi para distintas densidades del áfido A. pisum. Tiempo de exposición T= 2hs.
N: número de larvas de A. ervi por áfido parasitado.

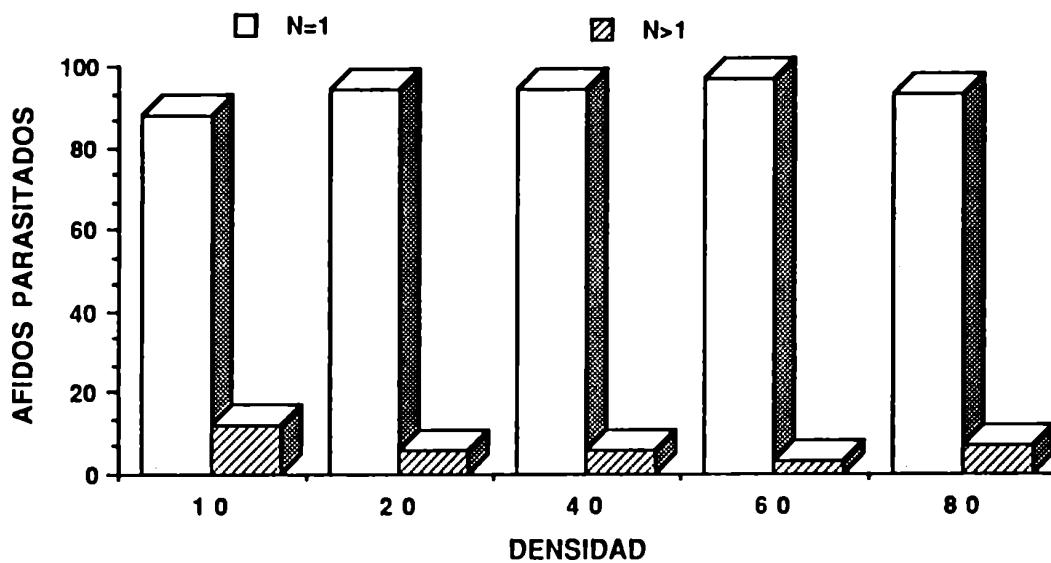
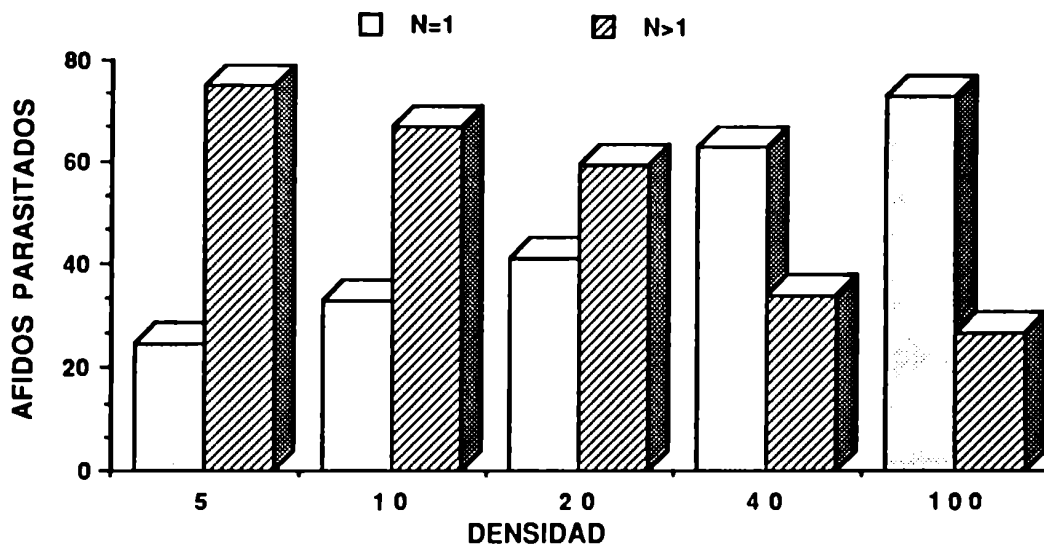


Figura 3b: Porcentaje de áfidos parasitados (N=1) y áfidos superparasitados (N>1) por A. ervi para distintas densidades del áfido A. pisum. Tiempo de exposición T=24 hs.
N: número de larvas de A. ervi por áfido parasitado.



IV - REGULACION DE LA TASA SEXUAL EN Aphidius ervi Haliday.

- IMPORTANCIA DEL TAMANO DEL HUESPED.

INTRODUCCION

La capacidad de poder regular el sexo de su progenie es una característica biológica sobresaliente de los himenópteros en general.

Para la mayoría de los insectos la fertilización de los oocitos resulta esencial para que el huevo inicie su desarrollo hasta el estado adulto.

Esto no es la regla en los himenópteros, donde el desarrollo partenogénesis se encuentra ampliamente difundido.

Existen tres modalidades básicas de desarrollo partenogenético: telioquia, deuterotoquia y arrenotoquia, siendo esta última la mas frecuente y la de mayor trascendencia para los himenópteros parasitoides (Doutt, 1964; 1976). En la arrenotoquia, las hembras tienen la capacidad, ante determinados estímulos, de regular el paso del esperma desde la espermateca hacia el oviducto haciendo posible de este modo que el oocito pueda ser fertilizado o no antes de la oviposición. La fertilización del oocito y el posterior desarrollo embrionario producirá un individuo adulto hembra diploide (2n); la no fertilización del oocito conduce, por desarrollo partenogenético, a la formación de un individuo macho haploide (n).

Esta condición de machos haploides y hembras diploides recibe el nombre de haplodiploidia. La fertilización, y por ende la tasa sexual (generalmente expresada como la proporción de progenie masculina), dependen de muchos factores ambientales que regulan la liberación del esperma por parte de las hembras fecundadas (Flanders, 1973).

Estos factores pueden ser clasificados dentro de cuatro categorías: 1- características biológicas propias de los padres, 2- características ambientales (abióticas), 3- características del huésped y 4- factores que afectan a la competencia local entre machos en el momento del apareamiento, (Hamilton, 1967; Charnov, 1982; King, 1987).

Conocer de que manera estos factores, ya sea separadamente o en conjunto, afectan la tasa sexual de un organismo, es de gran importancia, no sólo desde el punto de vista de la teoría genética evolutiva, sino desde el punto de vista de la genética en relación con la dinámica de las poblaciones ya que el índice intrínseco de crecimiento poblacional (r_m) óptimo requiere de una tasa sexual óptima que en última instancia está estrictamente determinada por la estructura sexual de la población de adultos en edad reproductiva (Mackauer, 1976).

El conocimiento de los factores que regulan la tasa sexual de un parasitoide es esencial para el correcto desarrollo de ciertos aspectos del Control Biológico de plagas (Caltagirone, 1981), (por ej. procesos vinculados a la cría masiva de los

parasitoides, o durante la colonización de estos en el campo).

El tamaño del huésped, es uno de los factores que influye marcadamente en la tasa sexual de la progenie de los parasitoides (Charnov, 1982; Waage, 1982; Waage and Hassell, 1982; King, 1987).

Para la mayoría de los himenópteros parasitoides estudiados, la tasa sexual de la progenie obtenida de huéspedes de tamaño pequeño es predominantemente masculina (mayor proporción de machos) mientras que la nacida de huéspedes grandes es marcadamente femenina (mayor proporción de hembras) (King, 1987).

El objetivo del presente trabajo es analizar de que modo la tasa sexual del parasitoide afidófago Aphidius ervi Haliday es afectada por el tamaño de uno de sus huéspedes, el áfido Acyrtosiphon pisum Harris. No son muchos los estudios desarrollados sobre este tema referidos a los parasitoides afidiidos (Cloutier et al., 1981; Liu, 1985; Hagvar and Hofsvang, 1986; Wellings et al., 1986), por lo que el estudio propuesto se considera de interés.

MATERIALES Y METODOS

Las poblaciones de A. ervi empleadas en este estudio fueron obtenidas en cultivos de alfalfa ubicados en el campo experimental del INTA, Castelar, Argentina. La metodología utilizada para la cría del parasitoide y su áfido huésped A. pisum, fue similar a la descripta por Botto (1988).

Se emplearon tres tamaños de áfidos para evaluar el efecto de este parámetro (tamaño) sobre la tasa sexual de la progenie de A. ervi. Los tamaños fueron: pequeño (áfidos del primer estadio ninfal, de no más de 40 hs de edad); mediano (áfidos del segundo y tercer estadio ninfal temprano, de aproximadamente 50-60 horas de edad), y grande (áfidos del cuarto estadio ninfal, totalmente desarrollados, de aproximadamente 100-120 horas de edad).

Seis grupos de 30 áfidos (N=30) fueron expuestos por espacio de seis horas, a hembras individuales de A. ervi, apareadas, no expuestas previamente a huésped alguno, y de menos de 24 horas de edad, de acuerdo con dos modalidades operativas: 1- exposición sin opción (al parasitoide se le ofreció un tamaño determinado de huésped (pequeño, mediano o grande), y 2- con opción (al parasitoide se le ofrecieron 2 tamaños de huésped simultáneamente, 15 medianos y 15 grandes (N=30)).

Las condiciones experimentales para todos los ensayos fueron las siguientes: T: 20 +/- 2°C; HR: 50%-60% y fotoperíodo L14:010, provisto por 8 tubos fluorescentes de 40W.

La tasa sexual, definida en este estudio como la proporción (p) de hembras en la progenie producida por cada hembra, representó la tasa sexual secundaria (ver Botto, 1988). Esta variable (p) fue determinada sobre la progenie de adultos nacidos de los áfidos parasitados (momias), producidos por cada hembra del parasitoide, durante los tres primeros días de su período reproductivo, para cada tamaño de huésped empleado. Las hembras de A. ervi producen el máximo de progenie durante estos primeros días, (Botto, capítulo II de esta Tesis).

Los datos obtenidos fueron analizados por medio del estadístico Chi-cuadrado, ($P=0,05$), obtenido a partir de tablas de contingencia [3X2 ; tamaño (3) por sexo (2)] para cada una de las modalidades experimentadas (con y sin opción). Para todos los análisis se empleo el paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System; SAS Institute, 1985).

RESULTADOS Y DISCUSION

El total de progenie masculina y femenina producido por las hembras de A. ervi durante los tres primeros días de su período reproductiva en los experimentos sin opción, revela una proporción de progenie femenina (p) significativamente mayor que la masculina (q), independientemente del tamaño del áfido parasitado (Chi-cuadrado: 14,337; GL: 2; P= 0.001), (tabla 1, figura 1).

Un resultado similar ($p > q$) se observó al comparar la producción de progenie obtenida para los tamaños mediano y grande de A. pisum en los experimentos con y sin opción (Chi-cuadrado: 31,493; GL: 2; P: 0,0019) (figura 2).

La comparación entre las proporciones de hembras producidas para un mismo tamaño en las situaciones experimentales con y sin opción (tabla 2) confirmaría que, independientemente de la situación, la tasa sexual es predominantemente femenina (valores de $p > 0,5$). No obstante, para áfidos de tamaño mediano en los experimentos con opción, el predominio femenino fue menor (p aproximadamente 0,55) (tabla 2). En la figura 3 se muestra el valor de p para los tres tamaños de áfidos empleados durante el primer y el segundo día del período reproductivo de las hembras.

La tasa sexual diaria (p) en estos estudios siguió un patrón semejanteal descrito por Botto (capítulo II de esta Tesis)

(máxima proporción de hembras en los primeros 3-4 días del periodo reproductivo).

Los resultados expuestos indican que para las condiciones experimentales empleadas, las hembras de A. ervi producen una tasa sexual secundaria predominantemente femenina (estadísticamente significativa) independientemente del tamaño del huésped parasitado.

Lamentablemente son muy pocos los trabajos que consideran el efecto del tamaño del huésped sobre la tasa sexual en los Aphidiidae, y no en todos los casos el criterio empleado para estimar la tasa sexual (tasa sexual primaria o tasa sexual secundaria) ha sido el mismo. Esto condiciona lógicamente toda comparación posible.

Un aspecto importante a tener presente (mas allá de las diferencias propias entre diseños experimentales empleados) es la dificultad práctica de cuantificar la mortalidad diferencial que ocurre entre sexos durante los estados de desarrollo preimaginales (aspecto difícil de evaluar en los Aphidiidae y otros endoparasitoides) lo que obviamente dificulta las estimaciones de la tasa sexual primaria (la que el parasitoide produce en el momento de la oviposición).

Los resultados presentados en este trabajo (tal como se aclaró oportunamente) representan estimaciones de la tasa sexual secundaria de A. ervi ya que no se consideró el posible efecto de la mortalidad diferencial entre sexos durante el

estado preimaginal en función del tamaño del huésped; con esta consideración presente, los resultados presentados en este trabajo, difieren respecto de los observados por Cloutier et al., (1981) pero coinciden en general con los mencionados por Liu (1985) y Hogsvang and Hagvar (1986).

Cloutier et al. (1981) presentan evidencias de que, bajo ciertas condiciones, la tasa sexual secundaria de la progenie producida por Aphidius nigripes Ashmead depende del tamaño del huésped (Macrosiphon euphorbiae [Thomas]), concluyendo que huéspedes de mayor tamaño favorecen la producción de progenie femenina. Liu (1985) y Hogsvang y Hagvar (1986) concluyen por su parte, que el tamaño del huésped no influyó la tasa sexual secundaria de los parasitoides Aphidius sonchi Marshall y Ephedrus cerasicola Stary respectivamente.

Wellington et al. (1986), mediante el empleo de un método analítico basado en la partición de la tasa sexual de los adultos al momento de nacer, determinaron que la tasa sexual de A. ervi mostró un fuerte desvío hacia la producción de machos en los tamaños pequeños, como consecuencia de la mortalidad diferencial durante el desarrollo preimaginal descartando luego que las hembras tengan posibilidad de regular la tasa sexual primaria de su progenie.

Suponiendo que, para las condiciones experimentales mencionadas en el presente trabajo, la mortalidad diferencial entre machos y hembras de A. ervi durante los estados preimaginales fuera

significativa, ésta estaría afectando en mayor medida a la progenie masculina que a la progenie femenina para todos los tamaños de huésped parasitados, ya que en todos los casos se dió que $p > q$. Es necesario tener presente que Wellington et al. (1986) emplearon como huésped de A. ervi al áfido Acyrtosiphon kondoi Shinji.

Datos preliminares de estudios desarrollados en Castelar con el sistema A. ervi A. kondoi, empleando condiciones experimentales similares a las descritas en este trabajo para el sistema A. ervi A. pisum, parecerían corroborar los resultados aquí referidos, es decir que $p > q$ independientemente del tamaño del áfido, pero con una diferencia entre p y q mucho menos evidente.

Resulta difícil explicar las diferencias entre los resultados de Wellington et al. (1986) y los presentados en este trabajo, no obstante, puede decirse que si bien los áfidos empleados en uno y otro estudio son igualmente aceptados (parasitados) por A. ervi, existen diferencias manifiestas en cuanto al tamaño de ambos áfidos. En general, A. pisum es en promedio mas grande que A. kondoi (en iguales condiciones para el desarrollo) por lo que el efecto del tamaño del huésped sobre la progenie del parasitoide debería ser evaluado en términos relativos de tamaño (qué es grande y qué es pequeño para el parasitoide ? King, 1987).

Otro aspecto que podría contribuir para las diferencias

observadas es el nivel de superparasitismo existente (mas de un huevo en un mismo huésped). Mientras que en los estudios de Wellington et al. (1986) el superparasitismo estuvo controlado (se permitió una sola oviposición del parasitoide), en el presente estudio el superparasitismo no fue controlado, alcanzando valores de aproximadamente 50%.

De acuerdo con los datos obtenidos en la literatura, bajo condiciones de superparasitismo las larvas que dan origen a machos tendrían mayor supervivencia, lo que se traduciría en un aumento de la proporción de machos (ver Hamilton, 1967, p. 485). Obviamente esto no coincide con el resultado observado en este ensayo, por lo que se supuso que el superparasitismo ha sido un factor poco relevante, o bien su efecto no fue el esperado de acuerdo con los antecedentes.

La manera en que las hembras de los himenópteros parasitoides son capaces de regular la tasa sexual de su progenie en función del tamaño del huésped disponible, constituye el interés principal de los denominados "modelos del tamaño del huésped" (host-size models).

Dichos modelos tratan de explicar en términos evolutivos de que manera la selección natural favorece el desarrollo de mecanismos que permiten a las hembras parasitoides regular, al momento de la oviposición, el sexo de su progenie en respuesta a determinados factores (por ej. tamaño del huésped (= disponibilidad de recursos); estado fisiológico adecuado del

huésped para ser parasitado (= calidad del recurso). Los modelos que se basan en el tamaño del huésped, predicen en general una mayor proporción de progenie femenina en huéspedes de tamaño grande que en huéspedes de tamaño pequeño (ver King, 1989) asumiendo que esto favorece (en términos de fitness) mas a las hembras que a los machos (Charnov, 1979; Werren, 1984; King, 1987 y 1989).

Muchas son las hipótesis de trabajo derivadas del uso de estos modelos tendientes a esclarecer los mecanismos que gobiernan las tasas sexuales variables en sistemas haplodiploides. En tal sentido, Waage (1982) sugiere que la regulación de la tasa sexual de la progenie de los parasitoides en función del tamaño del huésped en el momento de la oviposición, sólo tiene sentido en aquellos casos en que el tamaño del huésped no varía con el tiempo (no hay variación en su tamaño, lo que implica un recurso fijo). Esto sería típico de aquellos parasitoides de huevos y/o pupas, o en parasitoides que paralizan a sus huéspedes en el momento de la oviposición, sin permitir un posterior desarrollo. En la clasificación propuesta por Haeselbarth (1979) estos parasitoides se denominan idiofíticos y se diferencian de los denominados koinofíticos; en estos últimos el recurso alimentario disponible por la progenie desde el momento de la oviposición varía de tamaño (hay crecimiento); ejemplos de parasitoides koinofíticos serían los endoparasitoides de huevos-larvas y/o

larvas-pupas que no paralicen a sus huéspedes. Dentro de este contexto, A. ervi, es un típico parasitoide koinofítico.

Considerando los resultados presentados en este trabajo en relación con lo esperado según los modelos de tamaño del huésped y la hipótesis formulada por Waage (1982), resulta evidente que para un parasitoide koinofítico como A. ervi: 1- la premisa de que huéspedes grandes favorecen una producción de progenie con fuerte desvío hacia las hembras (resultado esperado según el modelo antedicho) no es totalmente excluyente ya que la tasa sexual de la progenie producida por el parasitoide en cuestión siempre evidenció un fuerte desvío hacia las hembras, aún para tamaños pequeños del huésped, y 2- aceptando que las tasas sexuales de la progenie de A. ervi, obtenidas para distintos tamaños de huéspedes evaluados, no sean debidas a un problema de mortalidad diferencial entre sexos, los resultados parecen avalar la hipótesis de Waage (1982).

King (1989) presenta evidencias de que la hipótesis de Waage se cumple en general (hay excepciones), y que en los casos analizados, las tasas sexuales dependientes del tamaño del huésped se observan preferentemente en parasitoides idiofíticos.

La información disponible hasta el presente sobre el tema central de esta discusión, no es concluyente respecto de la importancia del tamaño como factor determinante de las tasas

sexuales variables observadas en la mayoría de los himenópteros parasitoides.

El efecto del tamaño no debería ser evaluado, en términos absolutos de disponibilidad de un recurso por parte de un parasitoide al momento de oviponer, sino en términos relativos de disponibilidad - calidad de un determinado recurso. Esto es particularmente importante en endoparasitoides koinofíticos, en los que la tasa de utilización del recurso (huésped) es fuertemente afectada por la interacción huésped-parasitoide (Vinson and Iwantsch, 1980).

CONCLUSIONES

Los resultados presentados en este trabajo permiten concluir que, para las condiciones experimentales y el modelo biológico Aphidius ervi - Acyrtosiphon pisum empleados, la proporción de progenie femenina (p) producida por el parasitoide fue significativamente mayor que la proporción de progenie masculina (q), independientemente del tamaño del huésped ofrecido al momento de la oviposición, y de si los tamaños son ofrecidos por separado (experimentos sin opción) o en conjunto (experimentos con opción).

Una tasa sexual con fuerte desvío hacia las hembras, en huéspedes de tamaño pequeño, difiere de lo predicho por modelos basados sobre el tamaño del huésped (huésped pequeños favorecen la producción de machos).

Por otra parte, los datos presentados parecerían avalar la hipótesis propuesta por Waage (1982) en el sentido de que para el caso de parasitoides koinofíticos (por ej. A. ervi) el tamaño del huésped no juega un papel fundamental en la regulación de la tasa sexual de la progenie.

La investigación aquí presentada contribuye al conocimiento de la biología de A. ervi en aspectos que hasta el presente no habían sido completamente evaluados, y que tienen valor no sólo desde el punto de vista de la teoría genética ligada a la regulación de la tasa sexual del parasitoide, sino desde la óptica del control biológico aplicado, ya que el manejo

adecuado de un parasitoide, en cualquiera de las estrategias de control biológico que se emplee, requiere del conocimiento íntimo de sus cualidades biológicas (es decir, tasa sexual, etc.).

Tabla 1: Proporción de progenie adulta producida por A. ervi según el tamaño del huésped (A. pisum) en los experimentos sin opción. H_0 : igual proporción de machos y hembras; n : 2.197; Chi-cuadrado: 14,337; GL: 2; P : 0,001.
Referencias: H_0 : hipótesis nula; n : tamaño de muestra; GL: grados de libertad; P : probabilidad.

<u>PROGENIE</u>	<u>TAMANO DEL HUESPED</u>		
	<u>PEQUENO</u>	<u>MEDIANO</u>	<u>GRANDE</u>
<u>% HEMBRAS</u>	67,01	77,61	79,48
<u>% MACHOS</u>	32,99	22,39	20,52

Tabla 2: Proporción de progenie adulta producida por A. ervi en los experimentos sin (S/O) y con (C/O) opción para los tamaños mediano y grande del áfido A. pisum. H_0 : igual proporción para todos los tamaños. n : 1167; Chi-cuadrado: 24,859; GL: 2; $P < 0,0001$.
Referencias: H_0 : hipótesis nula; n : tamaño de muestra; GL: grados de libertad; P : probabilidad.

<u>PROGENIE</u>	<u>TAMANO DEL HUESPED</u>			
	<u>MEDIANO</u>		<u>GRANDE</u>	
	<u>S/O</u>	<u>C/O</u>	<u>S/O</u>	<u>C/O</u>
<u>% HEMBRAS</u>	77,61	54,74	79,48	68,87
<u>% MACHOS</u>	22,39	45,26	20,52	31,13

Figura 1: Proporción de progenie adulta (% promedio) producida por A. ervi durante los tres primeros días del periodo reproductivo en los experimentos sin opción para diferentes tamaños del áfido A. pisum. (ver tabla 1).

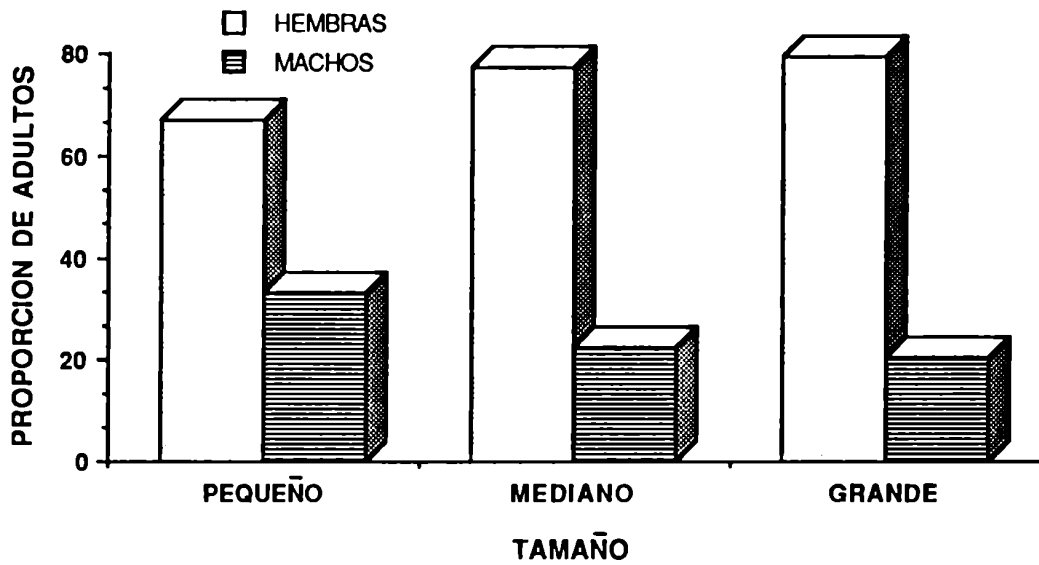


Figura 2: Proporción de prole adulta (% promedio) producida por *A. ervi* durante los tres primeros días del período reproductivo para los tamaños mediano y grande de *A. pisum* en los experimentos sin opción (cada tamaño por separado) y con opción (todos los tamaños simultáneamente).

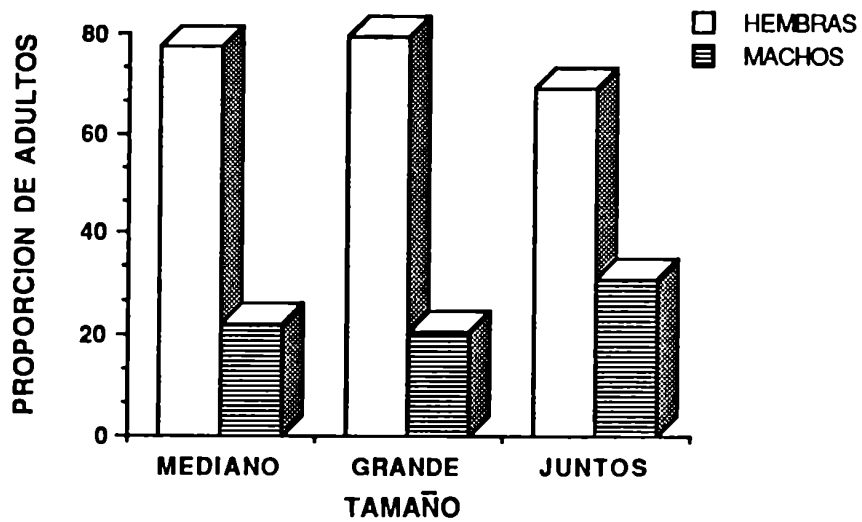
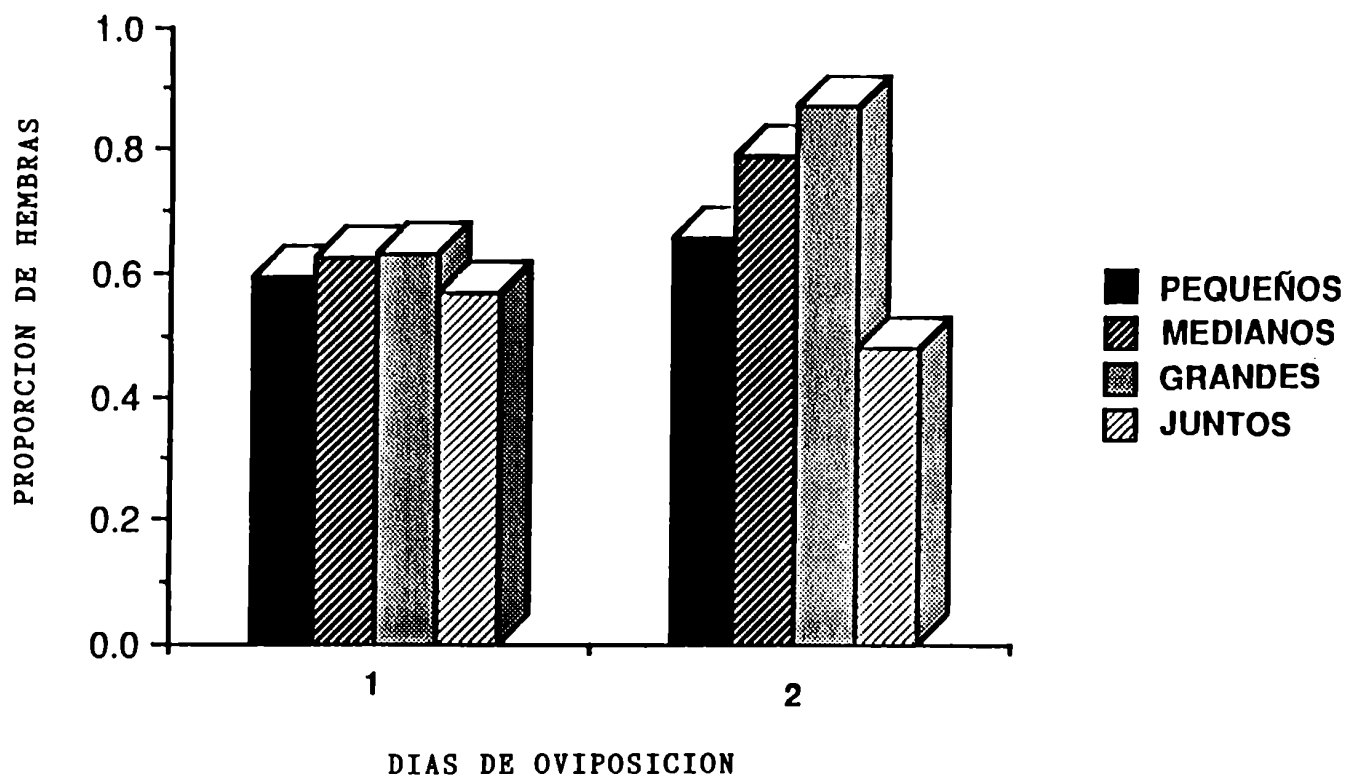


Figura 3: Proporción de progenie femenina (%) producida por A. ervi durante el primer y el segundo día del período reproductivo, durante los experimentos sin y con opción para los diferentes tamaños del áfido A. pisum. En los experimentos con opción (juntos) sólo se comparan los tamaños mediano y grande.



CONCLUSION GENERAL

La evaluación del potencial biológico de un enemigo natural, constituye un aspecto de importancia fundamental para cualquier proyecto de control biológico (CB), independientemente de la estrategia de manejo de dicho enemigo natural (clásica, conservación o aumento).

Muchos proyectos de CB han fracasado por la falta o el escaso desarrollo de estudios básicos adecuados sobre aspectos biológicos fundamentales de dichos enemigos naturales (De Bach, 1964; Messenger et al., 1976; van Lenteren, 1988).

Las investigaciones sobre aspectos fundamentales de la biología de A. ervi aquí presentadas, corroboran en gran medida, la apreciación anterior acerca del valor de los estudios básicos sobre enemigos naturales.

Los resultados obtenidos permitieron elaborar las siguientes conclusiones generales:

1 La presencia de biotipos de A. ervi, aspecto ya sospechado (González et al., 1978), o parcialmente evidenciado por métodos bioquímicos (electroforesis de isoenzimas, Nemeč y Sary, 1983; Unruth et al., 1986), quedó demostrada por medio de métodos basados en la evaluación de parámetros biológicos (por ej. requerimientos térmicos para el desarrollo y tasa intrínseca de crecimiento poblacional [r_m]). Este resultado agrega nuevas evidencias de que A. ervi es una especie

caracterizada por una gran diversidad genética por lo que los estudios de evaluación de su potencial como agente de control biológico deben contemplar tal variabilidad (presencia de biotipos) considerando la importancia que esto tiene desde el punto de vista del manejo de las poblaciones del parasitoide.

2 El estudio de la interacción huésped- parasitoide efectuado sobre el modelo Acyrtosiphon pisum - Aphidius ervi, permitió comprobar que la efectividad aparente de A. ervi para controlar a su principal huésped se basa, entre otras cosas, en una respuesta funcional eficaz, aún para bajas densidades del áfido, lo que en otras palabras indica una elevada capacidad de búsqueda de A. ervi.

3 Los estudios sobre regulación de la tasa sexual de A. ervi han permitido comprobar que las hembras del parasitoide producen, por lo general, una proporción significativamente mayor de progenie femenina que de progenie masculina, independientemente del tamaño del huésped parasitado.

Si bien estos resultados no prueban la capacidad de las hembras del parasitoide para regular la tasa sexual de su progenie de acuerdo con el tamaño del huésped (ya que no se evaluó la posible mortalidad diferencial entre sexos), agregan nuevos aportes a la teoría genética de tasas sexuales dependientes del tamaño, y a la hipótesis de estrategia reproductiva elaborada por Waage (1982) para parasitoides koinofíticos.

Desde el punto de vista del análisis del potencial de A. ervi como agente de biocontrol de áfidos plaga en la República Argentina, los estudios efectuados permiten decir que el parasitoide es un entomófago potencialmente eficiente para el control biológico de A. pisum, huésped preferencial de A. ervi en nuestro país. No obstante, la existencia de biotipos de A. ervi no permite, en base a la información actualmente disponible, hacer extensivo este concepto respecto de los restantes áfidos plaga (Acyrtosiphon kondoi, Metopolophium dirhodum y Sitobion avenae).

BIBLIOGRAFIA

- Atchlely, W. R., C. T. Gaskins and D. Anderson. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results.- Systematic Zoology 25: 137-148.
- Beddington, J. R. - 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. J. Anim. Ecol. 44: 331-340.
- Birch, L. C. - 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. - J. Anim. Ecol. 17:15-26.
- Botto, E. N. - 1988. Effect of temperature on the development, survival, longevity and fecundity of Aphidius ervi Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae). Thesis M. S. in Entomology. University of California, Riverside. 70 pp.
- Botto, E. N., D. Gonzalez and T. Bellows. - 1988. Effect of temperature on some biological parameters of two populations of A. ervi. In: Advances in Parasitic Hymenoptera Research. E. J. Brill (ed.) Leiden/New York 550 pp.
- Botto, E. N. - 1989. Control Biológico de los Afidos plaga de los cereales en la República Argentina. Situación entre 1980-1986. - Informe INTA, (no publicado).
- Caltagirone, L. E. 1981. Landmark examples in classical biological control. - Ann. Rev. Entomol. 26: 213-32.
- Caltagirone, L. E. - 1985. Identifying and discriminating among biotypes of parasites and predators, pp. 189 - 200. - In Biological control in agricultural IPM systems, M. Hoy and

- D. Herzog (ed.). Acad. Press, San Diego. 589 pp.
- Cameron, P. J., W. Powel y H. D. Loxdale. - 1984. Reservoirs of Aphidius ervi Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), a poliphagous parasitoid of cereal aphids (Homoptera: Aphididae). - Bull. Entomol. Res. 74: 647-656.
- Campbell, A. B., D. Frazer, N. Gilbert & P. Gutierrez. - 1974. Temperature requierements of some aphids and their parasites. J. Appl. Ecol. 11: 431-438.
- Campbell, A. B., & M. Mackauer. - 1975. Thermal constants for development of the pea aphid (Homoptera: Aphididae) and some of its parasites. Can. Ent. 107: 419-423.
- Charnov, E. L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. - Amer. Natur. 113 (4): 465-480.
- Chua, T. H., D. Gonzalez y T. Bellows. - 1988. Competition between Aphidius smithi and A. ervi on alfalfa (Hymenoptera: Aphidiidae) in the U.S.A. (en prensa).
- Cloutier, C., J. N. McNeil and J. Regniere. - 1981. Fecundity, longevity and sex ratio of Aphidius nigripes (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitizing different stages of its host, Macrosiphum euphorbiae (Homoptera: Aphididae). - Can. Ent. 113 - 198.
- Crozier, R. H. - 1971. Heterozygosity and sex determination in haplodiploidy. - Am. Nat. 105: 399-412.

- Crozier, R. H. 1975. Animal cytogenetics 3, Insecta 7, Hymenoptera. Berlin Gebruder Borntraeger. 95 pp.
- Crozier, R. H. - 1977. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. - Ann. Rev. Entomol. 22: 263-288.
- De Bach, P. - 1964. Successes, trends and future possibilities. In: Biological Control of Insect Pests and Weeds. (P. De Bach and E. Schlinger ed.), 673 - 713. Chapman and Hall, London.
- Diehl, S. R. and G. L. Bush . - 1984. An evolutionary and applied perspective of Insect biotypes. - Ann. Rev. Entomol. 29:471-504.
- Doutt, R. L. 1964. Biological Characteristics of Adult Entomophagous. Chap. 6. In: Biological control of insect pests and weeds. (P. De Bach and E. Schlinger ed.), Chapman and Hall, London. 844 pp.
- Doutt, R. L., D. P. Annecke, and E. Tremblay. - 1976. Biology and host relationship of parasitoids. In: Theory and practice of biological control. (C. B. Huffacker and P. S. Messenger, eds.) pp. 143-168.
- Flanders, S. E. - 1946. Control of sex and limited-sex polymorphism in the Hymenoptera. - Q. Rev. Biol., 21: 135-143.
- Dover, M. J. and B. Croft. - 1986 Integration of Policy for Resistance Management. In: Pesticide Resistance: Strategies

- and Tactics for Management. pp. 422-435. - National Academy Press, Washington, D. C.
- Dransfield, R. D. - 1979. Aspects of host-parasitoid interactions of two aphid parasitoids, Aphidius urticae (Haliday) and Aphidius uzbeskistanicus (Luzhetski) (Hymenoptera: Aphidiidae). - Ecol. Ent. 4: 307-316.
- Duncan, C. V. 1955. Multiple range and multiple F test. - Biometrics 11: 1-42.
- Eady, R. D. 1969. A new diagnostic character in Aphidius (Hymenoptera: Braconidae) of special significance in species of pea aphid. Proc. Ent. Soc. London 38: 165-173.
- Flanders, S. E. 1946. Control of sex and limited-sex polymorphism in the Hymenoptera. Q. Rev. Biol. 21: 135-143.
- Flint, M. L. - 1980. Climatic ecotypes in Trioxys complanatus, a parasite of the spotted alfalfa aphid. - Environ. Entomol. 9 (5): 501-507.
- Force, D. C. and P. S. Messenger. - 1964. Duration, generation time, and longevity of three Hymenopterous parasites of Therioaphis maculata, reared at various temperatures. - Ann. Entomol. Soc. Amer. 57: 405 - 413.
- Force, D. C. and P. S. Messenger. - 1964b. Fecundity, reproductive rates and innate capacity for increase of three parasites of Therioaphis maculata (Buckton). - Ecology 45 (4): 706 - 715.

- Fox, P. M., B.C. Pass & R. Thurston. - 1967. Laboratory studies on the rearing of Aphidius smithi (Hymenoptera: Braconidae) and its parasitism of Acyrtosiphon pisum (Homoptera: Aphididae). - Ann. Entomol. Soc. Amer. 60: 1083-1087.
- González, D., G. Gordh, S. N. Thompson and J. Adler. - 1979. Biotype discrimination and its importance to biological control, pp. 129-136. - In: Genetics in relation to insect management, M. Hoy and J. Mc Kelvey (eds.). The Rockefeller Foundation, NY. 179 pp.
- González, D., W. White, J. Hall, & R. C. Dickson. - 1978. Geographical distribution of Aphidiidae (Hym.) imported to California for biological control of Acyrtosiphon kondoi and Acyrtosiphon pisum (Homoptera: Aphididae). - Entomophaga 23 (3): 239-248.
- González, D. 1988. Biotypes in biological control - Examples with populations of Aphidius ervi, Trichogramma pretiosum and Anagrus epos. - In: Advances in parasitic Hymenoptera research. E. J. Brill (ed.). Leiden/New York 550 pp.
- Greathead, D. J. 1986. Parasitoids in classical biological control. In: Insect Parasitoids. J. Waage and D. J. Greathead (eds). 389 pp.
- Hamilton, W. D. - 1967. Extraordinary sex ratios. - Science 156: 477-488.
- Haeselbarth, E. - 1979. Zur Parasitierung der Puppen von Forleule (Panolis flammae [Schiff.]), Kiefenspanner (Bupalus

- piniarius [L.]) und Heildelbeerspanner (Boarmia bistortata [Goeze]) in bayerische Kiefelwarden. - Z. Angew Entomol., 87: 311-322.
- Hassell, M. P. - 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Monographs in Population Biology. Princenton, New Jersey. Princeton University Press. 237 pp.
- Hassell, M. P. and Waage, J. K., 1984. - Host parasitoids interactions. - Annu. Rev. Entomol. 24: 89-114.
- Highley, L. G., L. Pedigo & K. R. Ostlie. - 1986. DEGDAY: A Program for calculating Degree-days, and assumptions behind the Degree-day Approach. - Environ. Entomol. 15: 99-1016.
- Hofsvang, T. and E. B. Hagvar. - 1975. Duration of development and longevity of Aphidius ervi and Aphidius platensis (Hymenoptera : Aphidiidae), two parasites of Myzus persicae (Homoptera: Aphididae). - Entomophaga 20: 1-22.
- Hofsvang, T. and E. B. Hagvar. - 1983. Functional responses to prey density of Ephedrus cerasicola (Hym.: Aphidiidae), an aphidiid parasitoid of Myzus persicae (Hom.: Aphididae). - Entomophaga 28 (4): 317-324.
- Holling, C. S. 1959 b. - Some characteristics of simple types of predation and parasitism. - Can. Entomol. 91: 385-98.
- Holling, C. S. 1961.- Principles of Insect Predation.- Annu. Rev. Entomol. 6: 163-182.
- Huffacker, C. B., F.J. Simmonds, y J. E. Laing. - 1976. The Theoretical and Empirical Basis Of Biological Control. - In:

- Theory and Practice of Biological Control. pp. 41-78.
Academic Press New York - San Francisco - London.
- Kawooya, J. K. - 1983. Electrophoretic discrimination of species of the Muscidifurax (Hymenoptera: Pteromalidae) complex. Ph. D. Dissertation. University of Illinois, Urbana. 113 pp.
- King, B. U. - 1987. Offspring sex ratio of parasitoids wasps. - Q. Rev. Biol. 62: 367-396.
- King, B. U. 1989. Host-size-dependent sex ratios among parasitoids wasps: does host growth matter?. - Oecologia, 78: 420-426.
- Legner, E. F. - 1979. Prolonged culture and inbreeding effects on reproductive rates of two pteromalid parasites of muscoid flies. - Ann. Entomol. Soc. Amer. 72: 114-118.
- Legner, E. F. & R. W. Warkentin. 1985. Genetic improvement and inbreeding effects in culture of beneficial arthropods. Proc. and Pap. 52nd. ann. Conf. of the California Mosquito and Vector Control Ass.Inc., January 29 thru February 1, 1984. pp. 156-161.
- Liu, Shu-Sheng - 1985. Development, adult size and fecundity of Aphidius sonchi reared in two instars of its aphid host, Hyperomyzus lactucae. - Entomol. exp. appl. 36: 239-246.
- Liu Shu-Sheng & R. D. Hughes. - 1984. The relationships between temperature and rate of development in two geographical stocks of Aphidius sonchi in the laboratory. Entomol. exp. appl. 36: 231-238.

- Luck, R. F. 1984. Principles of Arthropod Predation. - In: Ecological Entomology. pp. 497-529. (C.B. Huffacker and R. Rabb, Editors). John Wiley & Sons (Publ.).
- Mackauer, M. - 1972. Genetics aspects of insect production. - Entomophaga. 17: 27-48.
- Mackauer, M. 1976. The sex ratio in field of some aphid parasites. - Ann. Entomol. Soc. Am. 69 (3): 453-456.
- Mackauer, M. 1976. Un upper boundary for the sex ratio in a haplodiploid insect. - Can. Ent. 108: 1399-1402.
- Mackauer, M. - 1983. Quantitative assesement of Aphidius smithi (Hymenoptera: Aphidiidae): fecundity, intrinsic rate of increase, and functional response. - Can. Ent. 115: 399-415.
- Mackauer, M. and S. Kambhampati. - 1986. Structural changes in the parasite guild attacking the pea aphid in North America. pp. 347-356. In: Ecology of Aphidophaga. Hodek, I. (ed.). Academia, Prague and Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Marquardt, D. W. - 1963. An algorithm for least squares estimating nom-linear parameters. J. Soc. Indust. and Appl. Math. 2: 43-441.
- Messenger, P. S. - 1964. Use of life tables in bioclimatic study of an experimental aphid-braconid system. Ecology 45: 119-131.
- Messenger, P. S. 1968. Bioclimatic studies of the aphid parasite Praon exoletum. 1. Effects of temperature on the

- functional response of females to varying host densities.
Can. Ent. 100: 728-741.
- Messenger, P. S. 1970. Bioclimatic inputs to biological and pest management programs. pp. 84-99. In: Concepts in pest management. R. L. Rabb and F. E. Guthrie (eds.). North Carolina State Univ., Raleigh, N.C.
- Messenger, P. S., F. Wilson and M. S. Whitten. - 1976. Variation, fitness, and adaptability of natural enemies. - In: Theory and practice of biological control. C. B. Huffacker and P. S. Messenger (eds.). Academic Press. New York-San Francisco-London. pp. 209-231.
- Metcalf, R. 1980. Changing role of insecticides in crop protection. - Ann. Rev. Entomol. 25: 219-259.
- Metcalf, R. A., J. C. Marlin and G. S. Whitt. - 1975. Low levels of genetic heterozygosity in Hymenoptera. - Nature 257: 792-794.
- Milne, W. - 1986. Establishment and dispersal of Aphidius ervi in bluegreen aphid population on lucerne in the New South Wales, Australia. pp. 459-464. In: Ecology of Aphidophaga. Hodeck I. (ed.) Prague and Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Nemec, V. and P. Stary. - 1983a. Genetic polymorphism in Aphidius ervi Hal. (Hymenoptera: Aphididae), an aphid parasitoid on Microlophium carnosum (Bckt.). - Z. angew. Ent. 95: 345-350.
- 1983b. Elpho-morph differentiation in Aphidius ervi Hal. biotype on Microlophium carnosum (Bckt.) related to

- parasitization on Acyrtosiphon pisum (Harris) (Hymenoptera: Aphidiidae). - Z. angew. Ent. 95: 524:530.
- O' Neill, R. J. 1988. Comparison of laboratory and field measurements of functional response of Podisus maculiventris (Heteroptera: Pentatomidae). - J. Kansas Entomol. Soc. (en prensa).
- Orphanides, G. M., and D. González. - 1971. Fertility and life table studies with Trichogramma pretiosum and Trichogramma retorridum (Hymenoptera: Trichogrammatidae).- Ann. Entomol. Soc. Amer. 64 (4): 824-834.
- Platner, G. R., G. T. Scriven and C. E. Braniger. - 1973. Modification of a compact refrigerator for bio-ecological studies under controlled physical parameters. Environ. Entomol. 2: 1118-1120.
- Price, P. W. 1972. - Methods of sampling and analysis for predictive results in the introduction of entomophagous insects. - Entomophaga 17 (2): 211-223.
- Pungerl, N. 1983. Variability in characters commonly used to distinguish Aphidius species (Hymenoptera: Aphidiidae). Systematic Entomology 8: 425-430.
- Rogers, D. J. 1972. Random search and insect populations models. - J. Anim. Ecol. 41: 369-383.
- Ryan, B. F, B. Joiner and T. Ryan jr. - 1985. - Minitab Handbook 2nd. Edition. 379 pp. Duxbury Press. U.S.A.

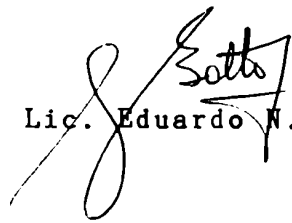
- SAS Institute. 1985. SAS user's guide: statistics. SAS Institute, Cary, N.C.
- Schlinger, E. I, and J. C. Hall. - 1959. A synopsis of the biologies of three imported parasites of the spotted alfalfa aphid. J. Econ. Entomol. 52: 154-157.
- Smith, H. S. - 1919. - On some phases of insect control by the biological method. - J. Econ. Entomol., 12: 288-292.
- Solomon, M. E. - 1949. The Natural Control of Animal populations. J. Anim. Ecol. 18: 1-35.
- Sary, P. 1962. Hymenopterous parasites of the pea aphid Acyrtosiphon oenobrychi (Bayer) in Czechoslovakia. I Bionomics and Ecology of Aphidius ervi Haliday. Zoology Listy. Folia Zoologica. Cislo 3: 265-278.
- Sary, P. 1970. Biology of aphid parasites with respect to integrated control. Dr. W. Junk N. V. (ed.). The Hague. 643 pp.
- Sary, P. - 1974. Taxonomy, origin distribution and host range of Aphidius species (Hym.: Aphidididae) in relation to biological control of the pea aphid in Europe and North America. - Z. Angew. Entomol. 77: 141-171.
- Sary, P. - 1976. Aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) of the Mediterranean area. Dr. W. Junk, B. V. (ed.). The Hague. 95 pp.
- Unruh, T. R., W. White, D. González, G. Gordh and R. F. Luck. - 1983. Heterozygosity and effective size in laboratory

- populations of Aphidius ervi (Hymenoptera: Aphidiidae).
Entomophaga 28 (3): 245-258.
- Unruh, T. R., W. White, D. Gonzalez and R. F. Luck.- 1986.
Electrophoretic studies of parasitic Hymenoptera and
implications for biological control. - Misc. Publ. Entomol.
Soc. of Am. 61: 150-163.
- van Lenteren, J. C. - 1985. Parasitoids in the greenhouse:
Successes with seasonal inoculative release systems. - In:
Insect parasitoids. J. Waage and d. Greathead (eds.) 389 pp.
- van Lenteren, J. C. 1988. Biological and integrated pest
management in greenhouses. - Ann. Rev. Entomol. 33: 239-269.
- Waage, J. K. - 1982. Sex ratio and population dynamics of natural
enemies some possible interactions. Ann. App. Biol. 101:
159-164.
- Waage, J. K. and M. P. Hassell. 1982. Parasitoids as
biological control agents a fundamental approach.
Parasitology 84: 241 - 268.
- Warner, T. L., H. Wu, P. J. H. Sharpe, R. Schoolfield and R.
Coulson. - 1984. Modeling insect development rates: A
literature review and application of a biophysical model.
Ann. Entomol. Soc. Amer. 77: 208-225.
- Wellings, P. W., R. Morton and P. J. Hart. - 1986. Primary sex-
ratio and differential survivorship in haplo-diploid
parasitoids. Ecol. Entomology 11: 341-348.

Zar, J. H. - 1974. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Inc.,
Englewood Cliffs, N. J. 620 pp.



Dr. Juan A. Schnack



Lic. Eduardo N. Botto