



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Efecto de diferentes recursos alimenticios
sobre longevidad, metabolismo de
carbohidratos y dinámica ovárica en dos
parasitoides de moscas de la fruta
(Diptera: Tephritidae)**

Consuelo Alexandra Narváez Vásquez
790674

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Agronomía, Escuela de Postgrados
Bogotá, Colombia
2011

Efecto de diferentes recursos alimenticios sobre longevidad, metabolismo de carbohidratos y dinámica ovárica en dos parasitoides de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae)

Consuelo Alexandra Narváez Vásquez
790674

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Agrarias con énfasis en Entomología

Director:

Ph.D. Kris Wyckhuys

Codirector:

Ph.D. Andreas Gaigl

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Agronomía, Escuela de Postgrados
Bogotá, Colombia

2011

A mis padres

Agradecimientos

La autora agradece a las siguientes personas e instituciones por su valiosa colaboración y apoyo permanente en la ejecución de este trabajo:

Kris Wyckhuys.

George Heimpel, Jorge Cancino, Andreas Gaigl, Luz Stella Fuentes, Luis Alejandro Arias, Nubia Moreno, Rubén Pérez, Armando Osorio, José Rengifo, Francisco López, Lina María Márquez, Carolina González, Sandra Herrera, Ariel González.

Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.

Centro de Biosistemas, Universidad Jorge Tadeo Lozano.

Instituto Agropecuario Colombiano, ICA.

Universidad del Tolima.

Universidad de Minnesota.

Complejo Bioindustrial Moscamed-Moscafrut.

Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional de Colombia.

Universidad Nacional de Colombia.

Centro Internacional de Agricultura Tropical.

Resumen

Parasitoides de moscas de la fruta tienen un amplio acceso a frutas caídas cuyos componentes nutritivos podrían beneficiar específicamente su *fitness* y el control biológico en general. Se evaluaron algunos parámetros relacionados con el *fitness* en el braconido *Diachasmimorpha longicaudata* y el figítido *Aganaspis pelleranoi*, alimentados con diferentes dietas. Se suministraron dietas simples y una combinada de jugo de guayaba, miel y polen, y se cuantificó su efecto sobre longevidad, dinámica ovárica y niveles de carbohidratos. Las longevidades en ambas especies difirieron significativamente entre dietas, siendo bajas en avispas que tuvieron acceso a agua, jugo de guayaba y polen y altas en avispas alimentadas con miel. Para *D. longicaudata*, la maduración de huevos no difirió entre las dietas, mientras que la maduración de huevos en *A. pelleranoi* fue más elevada en individuos con acceso a miel o polen, pero no se presentaron diferencias entre avispas recién emergidas y aquellas alimentadas con jugo de guayaba. En ambas especies, los niveles de azúcares totales, fructosa y glucógeno fueron más altos bajo miel y con una dieta combinada y más bajos en jugo de guayaba, polen y agua. En conclusión, los parasitoides *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* obtienen mínimos beneficios del acceso a jugo de guayaba y alcanzan unos niveles de *fitness* superiores con acceso a fuentes con altos contenidos de azúcar. Este trabajo destaca la necesidad de suministrar fuentes de néctar floral (extrafloral) o realizar aspersiones de azúcar artificial para aumentar la eficacia de las dos especies en el control biológico de moscas de las frutas.

Palabras clave: parasitoides de moscas de la fruta, fisiología nutricional, *fitness*, longevidad, niveles de azúcares, producción de huevos

Abstract

Fruit fly parasitoids have wide access to fallen or damaged fruits, which constitute sugar sources and could benefit specifically wasp fitness and biological control in general. In this study, were evaluated a set of fitness parameters of the braconid *D. longicaudata* and the figitid *Aganaspis pelleranoi* (Brèthes), fed on different diets. More specifically, were provided both sexes of *D. longicaudata* and *A. pelleranoi* either simple or combined diets of guava juice, honey and pollen, and quantified the effect of these diets on parasitoid longevity, ovarian dynamics and (body) carbohydrate levels. The longevities in both species significantly differed between diets, being lowest on water, guava juice and pollen and highest on honey. At emergence, female *D. longicaudata* possessed 25.0 ± 14.6 mature eggs and female *A. pelleranoi* matured 102 ± 16.42 eggs. For *D. longicaudata*, egg load did not differ between the various diets, while *A. pelleranoi* egg load was higher for individuals that had access to honey or pollen, but did not differ between newly emerged wasps and those fed guava juice. In *D. longicaudata* and *Aganaspis pelleranoi*, total sugars, fructose and glycogen levels were highest in honey and combined diets and lowest under guava juice, pollen and water treatments. In conclusion, the synovigenic parasitoids *D. longicaudata* and *A. pelleranoi* have few benefits from access to guava juice and attains superior fitness levels with access to high-sucrose sugar sources. This work highlights the need of supplying natural (extra-) floral nectar sources or artificial sugar sprays to augment efficacy of *D. longicaudata* and *A. pelleranoi* for fruit fly biological control.

Key words: fruit fly parasitoids, physiology nutritional, *fitness*, longevity, sugar levels, egg load

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Abstract	X
Lista de figuras	XII
Lista de tablas	XIII
Introducción	1
1. Marco de Referencia	3
1.1 Control Biológico.....	3
1.2 Fisiología nutricional de parasitoides adultos	4
1.2.1 Efectos de la fisiología nutricional sobre el <i>fitness</i> en parasitoides adultos.....	4
2. Materiales y Métodos	11
2.1 Insectos.....	11
2.2 Longevidad.....	12
2.3 Metabolismo de Carbohidratos	12
2.3.1 Glucógeno	13
2.3.2 Fructosa (<i>cold anthrone test</i>).....	13
2.3.3 Azúcares totales (<i>hot anthrone test</i>).....	13
2.3.4 Curvas estándar	13
2.4 Dinámica Ovárica	13
2.5 Análisis estadístico.....	14
3. Resultados	15
3.1 Longevidad.....	15
3.2 Metabolismo de carbohidratos	17
3.2.1 Niveles de Azúcares Totales en <i>D. longicaudata</i>	17
3.2.2 Niveles de Fructosa en <i>D. longicaudata</i>	20
3.2.3 Niveles de glucógeno en <i>D. longicaudata</i>	21
3.2.4 Niveles de Azúcares Totales en <i>A. pelleranoi</i>	22
3.2.5 Niveles de fructosa en <i>A. pelleranoi</i>	25
3.2.6 Niveles de glucógeno en <i>A. pelleranoi</i>	26
3.3 Dinámica ovárica	27
4. Discusión	29
Bibliografía	33

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1-1: Un escenario propuesto para la utilización de nutrientes en avispas parasitoides que consumen alimentos no hospederos	8
Figura 2-3: Curvas de longevidad para hembras (A) y machos (B) de <i>D. longicaudata</i> provistos de diferentes fuentes alimenticias.	15
Figura 3-3: Curvas de longevidad para hembras (A) y machos (B) de <i>A. pelleranoi</i> provistos de diferentes fuentes alimenticias	17
Figura 4-3: Niveles de azúcares totales (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de <i>D. longicaudata</i> recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias. Letras diferentes significa que los puntos finales de cada dieta fueron significativamente diferentes con un nivel de confianza del 95% (Tukey HSD).....	18
Figura 5-3: Niveles de fructosa (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de <i>D. longicaudata</i> recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias. Letras diferentes significa que los puntos finales de cada dieta fueron significativamente diferentes con un nivel de confianza del 95% (Tukey HSD).....	20
Figura 6-3: Niveles de glucógeno (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de <i>D. longicaudata</i> recién emergidos y bajo cuatro dietas alimenticias. Letras diferentes significa que los puntos finales de cada dieta fueron significativamente diferentes con un nivel de confianza del 95% (Tukey HSD).....	22
Figura 7-3: Niveles de azúcares totales (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de <i>A. pelleranoi</i> recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias.....	23
Figura 8-3: Niveles de fructosa (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de <i>A. pelleranoi</i> recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias.	25
Figura 9-3: Niveles de glucógeno (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de <i>A. pelleranoi</i> recién emergidos y bajo cuatro dietas alimenticias	26
Figura 10-3: Dinámica ovárica (media \pm error estándar) de <i>D. longicaudata</i> (A) y <i>A. pelleranoi</i> (B)	27

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1-3: Promedios y rangos de longevidad en días de hembras y machos de <i>D. longicaudata</i> y <i>A. pelleranoi</i> bajo diferentes dietas alimenticias.....	16
Tabla 2-3: Análisis de regresión múltiple que indica el efecto de la dieta, edad y la interacción dieta*edad sobre los niveles de azúcares totales, fructosa y glucógeno de hembras y machos de <i>D. longicaudata</i>	19
Tabla 3-3: Análisis de regresión múltiple que indica el efecto de la dieta, edad y la interacción dieta*edad sobre los niveles de azúcares totales, fructosa y glucógeno de hembras y machos de <i>A. pelleranoi</i>	24
Tabla 4-3: Análisis de regresión múltiple que indica el efecto de la dieta, edad y la interacción dieta*edad sobre la producción de huevos de hembras de <i>D. longicaudata</i> y <i>A. pelleranoi</i>	28

Introducción

Los insectos plaga de cultivos son uno de los principales factores que interfieren significativamente sobre la productividad y calidad de las plantas, ocasionando pérdidas económicas directas en la producción (Koul *et al.*, 2004). Bajo esta premisa el desarrollo de un manejo integrado de plagas (MIP) -uso combinado de múltiples métodos (físicos, mecánicos, biológicos) para control de plagas- son esenciales para la productividad y rentabilidad en los sistemas agrícolas (Koul y Cuperus, 2007). El control biológico es una táctica valiosa aceptada en programas de MIP (Peshin y Dhawan, 2009) que implica la utilización de enemigos naturales –parasitoides, depredadores o patógenos- para reducir el daño causado por organismos nocivos a niveles tolerables (DeBach y Rosen, 1991). Según Duan y Messing (1997) los enemigos naturales pueden ser utilizados de tres formas; 1) importación de especies exóticas y su establecimiento en un nuevo hábitat (control biológico clásico); 2) aumento de especies establecidas a través de una manipulación directa de sus poblaciones –producción masiva y colonización periódica- (control biológico aumentativo); y 3) su conservación a través de la manipulación del ambiente (control biológico por conservación).

El control biológico por conservación implica el manejo del hábitat para incrementar el *fitness* o eficacia biológica de los enemigos naturales para un aumento de su efectividad como Agentes de Control Biológico (Landiset *et al.*, 2000). Entre los mecanismos para el manejo del hábitat se encuentra la provisión de una adecuada diversidad en el agroecosistema que mejore la disponibilidad de alimentos alternativos necesarios para enemigos naturales tales como néctar, polen y “miel de rocío” (*honeydew*) (Andow, 1991). Mientras algunos parasitoides adultos obtienen recursos de sus hospederos (Jervis y Kidd, 1986), otros requieren de acceso a alimentos no hospederos, tales como néctar floral o extrafloral para satisfacer sus requerimientos energéticos para mantenimiento y reproducción (Jervis *et al.*, 1993, 1996; Wäckers, 2005). De igual manera, recursos como el polen encontrado naturalmente inmerso en fuentes de néctar de muchas especies de plantas (Todd y Vansell, 1942), puede proveer nutrientes a algunas especies de parasitoides, con importantes implicaciones en su *fitness* (Hickman *et al.*, 1995; Eijs *et al.*, 1998). Otro alimento no hospedero que puede ser potencialmente explotado por enemigos naturales es el componente frutal al que tienen acceso directo algunas especies de parasitoides al realizar la búsqueda de sus hospederos. De este último son reducidos los estudios que evidencien su aprovechamiento como sustrato alimenticio y su influencia sobre el *fitness* de parasitoides (Eijs *et al.*, 1998; Sivinski *et al.*, 2006; Hein y Dorn, 2008).

En este contexto, la fisiología nutricional de parasitoides adultos ha sido estudiada como una herramienta para optimizar programas de control biológico (Lee y Heimpel, 2003; Lundgren, 2009). El conocimiento de las necesidades nutricionales de enemigos naturales constituye una herramienta valiosa que permite su establecimiento dentro de un programa de control biológico por conservación (Lundgren, 2009). Estudios de dinámica de nutrientes junto con la evaluación de longevidad y dinámica ovárica, revelan qué nutrientes son necesarios para parasitoides con respecto a una función fisiológica determinada. No obstante, aunque este tipo de estudios han sido realizados en diferentes especies de parasitoides, el conocimiento del estatus nutricional y su

impacto sobre diferentes componentes del *fitness* de parasitoides que atacan plagas de importancia económica como lo son las moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) es escaso. El amplio rango de hospederos y el alto impacto económico de las moscas de la fruta en cultivos de regiones tropicales y subtropicales, las ubican como unas de las plagas agrícolas más serias a nivel mundial (Aluja, 1993). Por tanto, es necesario determinar los recursos alimenticios que los parasitoides de moscas de la fruta explotan en la naturaleza y su efecto sobre rasgos relacionados con el *fitness*, considerando que cuentan con un acceso amplio y directo a componentes frutales con altos niveles de nutrientes, como los presentes en frutos de mango (*Mangifera indica*) (sacarosa: 57%, fructosa: 28% y glucosa 15 %)(Brecht y Yahia, 2009), cuyo contenido de azúcares constituirían un adecuado recurso energético. El uso de este tipo de recursos resultaría muy eficiente en términos de tiempo de búsqueda, influyendo positivamente sobre el *fitness* del parasitoide (Sivinski *et al.*, 2007). Hein y Dorn (2008) demostraron que *Hyssopus pallidus* un ectoparasitoide larval de *Cydia pomonella* cuyas larvas se alimentan dentro de las manzanas, puede incrementar su longevidad y reproducción al consumir la pulpa de esta fruta. Un aspecto análogo fue estudiado en la especie *Diachasmimorpha longicaudata* que consume fruta en estado de fermentación incrementando su longevidad y fecundidad (Sivinski *et al.*, 2006).

La especie *Aganaspis pelleranoi* (Brèthes)(Hymenoptera: Figitidae) es un parasitoide nativo del Neotrópico y ataca diferentes especies de moscas de la fruta como *Ceratitís capitata* Wiedemann y *Anastrepha* spp. Schiner (Ovruski *et al.*, 2000) y además se ha encontrado parasitando miembros de la familia Lonchaeidae (Wharton *et al.*, 1998). Este parasitoide se encuentra asociado con cultivos de guayaba (*Psidium guajava* L.) y puede ser colectado de frutas infestadas colgadas del árbol o de frutas caídas (Sivinski *et al.*, 1997, 2000; Ovruski *et al.*, 2004). Las hembras usan vibrotaxis para detectar larvas mientras caminan sobre la superficie de la fruta (Guimarães y Zucchi, 2004). Ovruski (1994) reportó que hembras de esta especie son capaces de penetrar la fruta a través de orificios y desplazarse dentro de la pulpa en búsqueda de la larva, comportamiento que permite a esta especie tener acceso directo al jugo de fruta. El parasitoide cosmopolita *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) originario de la región Indo-Pacífica, es ampliamente usado en programas de control biológico aumentativo de moscas de la fruta en Latinoamérica (Ovruski *et al.*, 2000). Entre sus principales hospederos están: *Ceratitís capitata* (Wiedemann), *Anastrepha suspensa* (Loew), *Dacus dorsalis* Hendel y *A. ludens* (Loew) (Duan y Messing, 1997; Montoya *et al.*, 2003; Wang y Messing, 2004). Según Sivinski *et al.*, (1998) *D. longicaudata* presenta una alta capacidad de explorar hospederos larvales, además, se ha encontrado que tiene el hábito de forrajear frutas descompuestas sobre el suelo (Purcell *et al.*, 1994). Las hembras buscan frutas en respuesta a señales volátiles emitidas, en parte, por presencia de hongos en frutas infestadas (Messing y Jang, 1992; Eben *et al.*, 2000). Luego, las hembras localizan larvas internamente a través de las vibraciones que éstas producen mientras se mueven y alimentan (Lawrence, 1981; Calvalho y Nascimento, 2002). Estos hábitos sugieren que parasitoides como *D. longicaudata* cuentan con un amplio acceso al jugo de fruta y podrían potencialmente aprovechar este componente frutal.

De ambas especies no se tiene conocimiento acerca de su fisiología nutricional para determinar la influencia de componentes frutales en el incremento de su *fitness*. Por tanto, en el presente estudio se investigó bajo condiciones de laboratorio la influencia del jugo de fruta de guayaba (*Psidium guajava*) en comparación con miel y polen como recursos alimenticios sobre tres indicadores comúnmente usados para medir el *fitness* que son: longevidad, dinámica ovárica y cambio cuantitativo en los niveles de fructosa, glucógeno y azúcares totales tanto en hembras como en machos de los parasitoides *A. pelleranoi* y *D. longicaudata*.

1. Marco de Referencia

1.1 Control Biológico

El control biológico ha sido definido comúnmente como el uso de parasitoides, depredadores o patógenos para suprimir la densidad poblacional de una plaga específica (Eilenberg *et al.*, 2001). Se pueden distinguir tres formas o estrategias de control biológico: clásico, aumentativo (inundativo e inoculativo) y por conservación (Eilenberg y Hokkanen, 2006). El control biológico clásico implica la introducción y liberación de un enemigo natural exótico para su establecimiento permanente en un nuevo ambiente donde regulará una plaga específica (Hajek, 2004). Cuando un organismo es introducido en un área en la cual no ocurría previamente, su densidad poblacional podría incrementar, convirtiéndose en una plaga seria debido a que fue introducida sin sus enemigos naturales. En control biológico clásico uno o más de estos enemigos naturales son colectados en el área de origen de las plagas y son liberados como agentes de biocontrol en el hábitat no nativo de la plaga (Eilenberg y Hokkanen, 2006). Los programas de control biológico clásico se establecen especialmente en ecosistemas más permanentes o estables, tales como bosques, áreas naturales, cultivos perennes. De igual manera, este tipo de control ha sido empleado para manejar plagas introducidas en áreas relativamente aisladas, tales como Australia, Hawaii y California (Hajek, 2004).

El control biológico aumentativo por inundación o inoculación implica la liberación de agentes de control biológico sin el objetivo de lograr un establecimiento permanente. Esta estrategia es usada para controlar plagas cuando los enemigos naturales están ausentes o en niveles muy bajos que no proporcionan un control efectivo (Hajek, 2004). Los conceptos de liberaciones inundativas e inoculativas fueron inicialmente descritos por DeBach y Hagen (1964). Las liberaciones inundativas son dirigidas hacia un control rápido de la plaga, sin esperar una reproducción de los enemigos naturales, mientras que en las liberaciones inoculativas el control se debe no solo a los organismos liberados sino también a su progenie (Elzen y King, 1999). Según Kogan *et al* (1999) el control biológico aumentativo requiere más atención que el control biológico clásico, debido a que se necesita manipular los enemigos naturales existentes, el estado de su desarrollo para la liberación, la cantidad de enemigos naturales a liberar y finalmente evaluar el tiempo y los modos de liberación.

El control biológico por conservación (CBC) es la modificación del ambiente para proteger y aumentar los enemigos naturales para disminuir los efectos de las plagas (Eilenberg *et al.*, 2001). Uno de los principales enfoques del CBC es la manipulación del hábitat la cual proporciona a los enemigos naturales diferentes recursos alimenticios tales como néctar o polen (Gurr *et al.*, 2004). Mientras algunos parasitoides adultos obtienen recursos de sus hospederos (Jervis y Kidd, 1986), otros requieren de acceso a alimentos no hospederos como el néctar floral o extrafloral para su mantenimiento y reproducción (Jervis *et al.*, 1993, 1996; Wäckers, 2005). Otro alimento no

hospedero considerado como uno de los más nutritivos es el polen (Jervis *et al.*, 1996). Este recurso alimenticio se encuentra naturalmente inmerso en fuentes de néctar de muchas especies de plantas (Todd y Vansell, 1942) y contiene altas cantidades de proteínas, lípidos, carbohidratos y minerales (Lundgren, 2009), nutrientes necesarios para algunas especies de parasitoides con importantes implicaciones en su *fitness* (Hickman *et al.*, 1995; Eijs *et al.*, 1998). En general, la capacidad de los alimentos no hospederos para aumentar la supervivencia y la reproducción de los enemigos naturales, plantea el dilema metodológico de incorporar este tipo de alimentos en sistemas de producción agrícola y en programas de control biológico de conservación. En este contexto, el conocimiento de las necesidades nutricionales de enemigos naturales constituye una herramienta valiosa que permite su establecimiento dentro de un programa de control biológico por conservación (Jonsson *et al.*, 2008; Lundgren, 2009).

1.2 Fisiología nutricional de parasitoides adultos

La naturaleza de los recursos nutricionales y los mecanismos de su utilización en los organismos son uno de los elementos más importantes dentro de la ecología comportamental y evolutiva (Boggs, 1992) y tiene un impacto sobre el *fitness* o eficacia biológica de todos los organismos (Strand y Casas, 2007). Uno de los sistemas donde la relación entre aspectos ecológicos y fisiológicos de la nutrición ha sido particularmente estudiada es en avispas parasitoides (Rivero y Casas, 1999). Los parasitoides adquieren nutrientes en estado larval a través de la alimentación de los hospederos (*capital resources*) y además pueden adquirir nutrientes adicionales en estado adulto con la alimentación de recursos no hospederos (*i.e.*, néctar, polen) o alimentación del hospedero (*income resources*) (Heimpel y Collier, 1996). Muchos parasitoides utilizan néctar o *honeydew* (excremento rico en carbohidratos producido por homópteros que se alimentan de savia de la planta) para satisfacer los requerimientos energéticos para locomoción, longevidad y fisiología reproductiva (Jervis *et al.*, 1993; Jacob y Evans, 1998; Wäckers, 2005; Onagbola *et al.*, 2007). En este contexto, evidencia teórica y empírica sugiere que los recursos nutritivos para parasitoides cumplen un papel clave en el control de las poblaciones de plagas en campo (Jervis *et al.*, 1996).

1.2.1 Efectos de la fisiología nutricional sobre el *fitness* en parasitoides adultos

Longevidad. La longevidad de los insectos adultos es fundamentalmente un componente del *fitness* (Rivero y West, 2002). La longevidad es una característica altamente variable e influenciada por factores bióticos y abióticos (Jervis, 2005). Dentro de estos factores se encuentra el consumo de alimentos hospederos (Jervis y Kidd, 1986; Heimpel y Collier, 1996; Thompson, 1999) y no hospederos (Jervis *et al.*, 1993, 1996; Thompson, 1999) que son una fuente de nutrientes que influyen sobre la función más importante en parasitoides adultos, relacionada con el incremento de la longevidad.

Hay numerosos estudios de laboratorio que ejemplifican la importancia de los alimentos no hospederos en la prolongación de la vida de los parasitoides (Jervis *et al.*, 1993; Heimpel *et al.*,

1997; Olson *et al.*, 2000; Wäckers, 2004; Röse *et al.*, 2006; Sivinski *et al.*, 2006; Bernstein y Jervis, 2007). Generalmente, la esperanza de vida de las avispas en inanición es considerablemente menor que la evaluada en hembras provistas con alimentos no hospederos (Jervis *et al.*, 1993, 1996).

La composición de azúcares del néctar o “miel de rocío” muestra una amplia variación, siendo la sacarosa y sus componentes glucosa y fructosa los más importantes (Koptur, 1992). Diferentes estudios han cuantificado el efecto de estas tres azúcares comunes sobre la longevidad (Morales-Ramos *et al.*, 1996; Olson *et al.*, 2000; Fadamiro y Heimpel, 2001; Wäckers, 2004; Luo *et al.*, 2010). Azzouz *et al.*, (2004) demostraron que tanto machos como hembras de *Aphidius ervi* alcanzan la máxima longevidad cuando están provistos permanentemente de sacarosa y fructosa en concentraciones adecuadas. Típicamente, la longevidad bajo condiciones de laboratorio oscila entre 1 y 5 días para parasitoides en inanición y entre 2 y 8 semanas para parasitoides alimentados con azúcar (Jervis *et al.*, 1996).

De igual manera, el néctar extrafloral de algodón promovió en mayor grado la longevidad de *Campoletis sonorensis* que los recursos florales (Lingren y Lukefahr, 1977, citados por Lundgren, 2009). Idris y Grafius (1995) demostraron que diferentes flores silvestres suministran fuentes de néctar para el mantenimiento de *Diadegmainsulare*. La longevidad registrada con estos recursos nectaríferos es igual a la observada con el suministro de miel y agua. Siekmann *et al.*, (2001) indicaron que la alimentación con azúcar en hembras de la especie *Cotesia rubecula*, reduce el riesgo de muerte por inanición en un 73%. El grado preciso de reducción depende de la concentración de azúcar. Estos autores concluyen que bajo condiciones de campo, las hembras necesitan alimentarse al menos una vez por día para prevenir muerte por inanición. Entre los escasos estudios que evalúan el potencial del jugo de frutas como alimento no hospedero sobre la longevidad de parasitoides de moscas de la fruta está el realizado por Sivinski *et al.*, (2006). Los autores reportan que la especie *D. longicaudata* provista de jugo de naranja alcanzó una longevidad comparable a la registrada en avispas alimentadas con miel, sugiriendo que los parasitoides adultos no necesitarían forrajear por separado sitios para la búsqueda de alimentos y para oviposición, por cuanto estos ocurrirían en el mismo lugar.

En general, debido a que las fuentes de azúcar extienden la longevidad de los parasitoides, les permite localizar más hospederos y ovipositar más huevos (Lundgren, 2009). Por lo tanto, la disponibilidad de fuentes de azúcar a través de la introducción de vegetación floral dentro de los sistemas agrícolas es un factor clave en la dinámica poblacional de un sistema parasitoide-hospedero y consecuentemente en el aumento de su acción como agente de control biológico (Wäckers, 2003).

Metabolismo de nutrientes. Los carbohidratos, proteínas y lípidos son los principales nutrientes de todos los insectos (Strand y Casas, 2007). Los cuerpos grasos son el principal sitio de almacenamiento y metabolismo de carbohidratos como glucógeno y de lípidos como triglicéridos (Candy *et al.*, 1997). Además, en los cuerpos grasos se sintetizan muchas moléculas clave, como la lipoproteína vitelogenina, el componente principal de la yema, y la trehalosa, un azúcar que es clave en la hemolinfa de los insectos. La hemolinfa de los insectos es otro sitio de almacenamiento y transporte de nutrientes y por lo general contiene altos niveles de aminoácidos libres, proteínas de reserva, y los azúcares necesarios para el mantenimiento, la metamorfosis y la reproducción. La regulación de los nutrientes en los insectos, como en los vertebrados, se produce principalmente a

través de la insulina y las vías TOR “*target of rapamycin*” (Scott *et al.*, 2004). La señalización de la insulina es un sistema a base de hormonas que regula el crecimiento y el metabolismo de los organismos, mientras que la vía TOR responde a los niveles de nutrientes para regular la síntesis de proteínas y el crecimiento celular (Oldham *et al.*, 2000). Recíprocamente, la inhibición de la vía TOR durante la inanición induce a la autofagia, por la cual las proteínas no esenciales y orgánulos son reciclados para generar aminoácidos para otros fines (Scott *et al.*, 2004).

Los azúcares ingeridos, tras la absorción eventual (como monosacáridos) en la hemolinfa a través del intestino, pueden ser utilizados inmediatamente para el mantenimiento o pueden ser convertidos, para su uso posterior, en cualquiera de los dos tipos de carbohidratos de reserva: trehalosa o glucógeno (Bernstein y Jervis, 2007). La trehalosa está compuesta por dos moléculas de glucosa y está presente tanto en tejidos (músculos) como en la hemolinfa de los insectos (Thompson, 2003). Sin embargo, mientras que la trehalosa puede ser el principal azúcar de almacenamiento en la hemolinfa para algunos parasitoides (Olson *et al.*, 2000), para otros no lo es. Por ejemplo, en los braconidos *C. glomerata* y *Microplitis mediator*, la trehalosa no se detectó en ensayos con cromatografía líquida de alta presión (Steppuhn y Wäckers, 2004). El glucógeno es un polisacárido altamente ramificado que se deposita en los cuerpos grasos y en menor medida en las células de los músculos de vuelo. La glucogenólisis provee al insecto de glucosa, cómo y cuando sea necesario, para la estimulación del mantenimiento somático, locomoción y, en menor grado, para la producción de huevos (Chapman, 1998).

En la especie *Macrocentrus grandii*, tanto machos como hembras, emergieron con bajos niveles de azúcares simples y glucógeno con respecto a los niveles máximos registrados en parasitoides alimentados con sacarosa (Olson *et al.*, 2000). De igual forma, estos nutrientes se mantuvieron en niveles muy bajos en individuos en inanición. En general, la sacarosa se usa para sintetizar trehalosa y glucógeno pero no lípidos en *M. grandii* (Olson *et al.*, 2000). Esta misma especie, al ser alimentada únicamente el primer día de vida adulta con sacarosa mantuvo niveles altos de glucógeno y azúcares corporales durante el día post-alimentación. Después de este tiempo, los niveles de glucógeno disminuyeron sustancialmente, pero los azúcares corporales permanecieron esencialmente constantes. Este patrón sugiere una estrategia en la cual el glucógeno es movilizado para mantener altos niveles de azúcares corporales en parasitoides en inanición (Fadamiro y Heimpel, 2001). Luo *et al.*, (2010), analizaron los efectos de seis azúcares sobre las reservas de nutrientes en el parasitoide *Microplitis mediator*. Como en los anteriores estudios con el suministro de fructosa, glucosa y sacarosa, las avispas acumularon altos niveles de fructosa, glucógeno y azúcares totales, incrementando su longevidad y descendencia.

En el parasitoide *Diadegma insulare*, la fuente de néctar proporcionó un mayor valor nutricional comparado con “miel de rocío” (*honeydew*) en términos de incremento de longevidad y altos niveles de azúcares (Lee *et al.*, 2004). Los adultos de ésta especie emergen con altos niveles de lípidos y glucógeno, y bajos niveles de fructosa y azúcares totales. Todos los carbohidratos permanecieron bajos o decrecieron en avispas en inanición (Lee *et al.*, 2004). De igual manera, tanto la longevidad como los niveles de azúcares y glucógeno de la especie *Binodoxys communis* permanecieron más altos con la dieta de miel o sacarosa que con el suministro de *honeydew* producido por el áfido *Aphis glycines* (Wyckhuys *et al.*, 2008).

Con respecto a las proteínas, éstas proveen una fuente de aminoácidos para la producción de huevos (Chapman, 1998). En hembras privadas de hospederos y en inanición de la especie *Eupelmus vuilleti*, los niveles de proteínas disminuyeron substancialmente, indicando el catabolismo de proteínas en el mantenimiento somático (Casas *et al.*, 2005). Es escaso el conocimiento de este comportamiento a nivel proteico en parasitoides que consumen alimentos no hospederos. Las proteínas puede ser catabolizadas para estimular el vuelo, lo cual es más probable aplicar a moscas parasitoides (Chapman, 1998). No obstante, la posibilidad de usar materiales proteicos como un estimulante del vuelo en avispa parasitoides no puede ser descartada (Suarez *et al.*, 2005).

En cuanto a las reservas lipídicas presentes en parasitoides estos no pueden sintetizarlas a través de la alimentación, por lo tanto, no presentan lipogénesis (Giron y Casas, 2003; Olson *et al.*, 2000; Rivero *et al.*, 2001). La ausencia de lipogénesis en parasitoides es única y se desvía del modelo metabólico universal (Jervis *et al.*, 2008). A pesar del contenido de azúcares tanto en alimentos hospederos como en no hospederos, diferentes análisis bioquímicos no han evidenciado ninguna síntesis lipídica en parasitoides adultos (Giron y Casas, 2003). Por el contrario, con un incremento en los niveles de azúcares se presenta simultáneamente una disminución de reservas lipídicas (Casas *et al.*, 2003; Lee *et al.*, 2004). Sin embargo, los autores indican que no hay una relación causal entre los dos procesos, porque la neoglucogénesis a partir de lípidos es poco común entre insectos.

Reproducción. Numerosos estudios son concluyentes en afirmar que alimentos no hospederos son una importante contribución a la capacidad reproductiva de muchos enemigos naturales. Lo anterior se debe a que este tipo de alimentos extiende la longevidad de los parasitoides, permitiéndoles localizar más hospederos y ovipositar más huevos. De hecho, en muchos parasitoides hay un documentado equilibrio (*trade-off*) entre la búsqueda de los hospederos y de las fuentes de azúcar (Lundgren, 2009). El resultado final es que las hembras con hambre buscan las fuentes alimenticias adecuadas para prolongar sus vidas y las hembras saciadas buscan hospederos para maximizar el potencial reproductivo (Siekmann *et al.*, 2004). Al respecto, cuando las hembras tienen una cantidad insuficiente de huevos para ovipositar en todos los hospederos disponibles experimentan un estado denominado *egg limitation* (Jervis y Ferns, 2005) que de acuerdo a Heimpel y Rosenheim (1998) es común entre especies en campo. Sin embargo, diferentes estudios de campo sugieren que dentro de las especies solo algunas hembras pueden presentar *egg limitation* (Ellers *et al.*, 1998; Heimpel *et al.*, 1998; Casas *et al.*, 2000). Lo anterior podría indicar que los parasitoides han desarrollado estrategias para reducir el riesgo de *egg limitation* (Jervis y Ferns, 2005). Sin embargo, paralelo a esto estaría un aumento del riesgo del estado denominado *time limitation*, donde las hembras no tienen suficiente tiempo para ovipositar todos sus huevos maduros disponibles. En general, la mayoría de especies están en una posición intermedia de *egg limitation* y *time limitation* con un sesgo hacia éste último (Jervis y Ferns, 2005).

Flanders (1950) dividió a los parasitoides en especies provigénicas las cuales emergen con una cantidad fija de huevos y en especies sinovigénicas que emergen con solo una parte de su complemento total de huevos maduros y continúan produciendo huevos durante su vida. Los parasitoides provigénicos distribuyen sus reservas nutritivas durante su estado adulto únicamente para mantenimiento. Mientras que las especies sinovigénicas aprovechan una diversidad de

recursos nutricionales como azúcar, glucógeno, proteínas o lípidos, para estimular también otras funciones fisiológicas. Algunos estimulan principalmente funciones somáticas tales como mantenimiento y locomoción (RsM), mientras que otros estimulan la ovigénesis (RsPH) (Bernstein y Jervis, 2007) (Fig. 1-1).

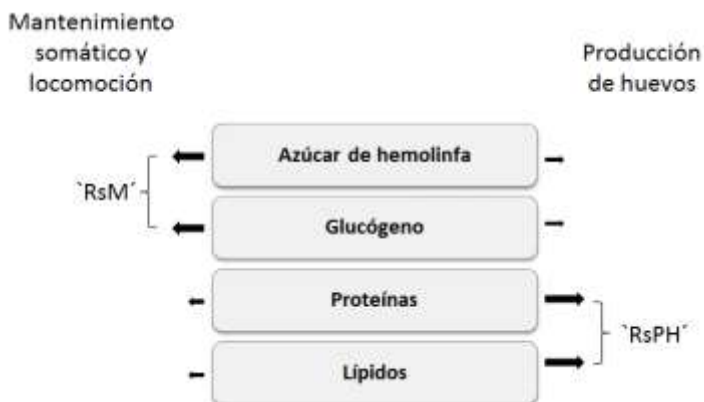


Figura 1-1: Un escenario propuesto para la utilización de nutrientes en avispas parasitoides que consumen alimentos no hospederos. Las contribuciones provienen de la dieta tanto del adulto ("Ingresos") como de la vida pre-adulta (componentes tenebrales del insecto "capital"). El ancho de las flechas indica la importancia de un recurso bioquímico particular para una función fisiológica específica. Sobre la base de la evidencia disponible, parasitoides que consumen alimentos no hospederos, usan azúcares corporales y glucógeno principalmente para estimular el mantenimiento somático y la locomoción (vuelo, caminar), constituyendo los 'recursos metabólicos (RsM)'. Las proteínas y lípidos, se utilizan principalmente para estimular la ovigénesis y constituyen los "Recursos de Producción de Huevos (RsPH)". Tomado de Bernstein y Jervis, 2007.

En muchas especies de parasitoides, los alimentos no hospederos son suficientes para apoyar o mejorar las tasas de producción de huevos (Lee *et al.*, 2004; Röse *et al.*, 2006). Hay un patrón consistente en las especies entomófagas, donde las hembras visitan más flores y consumen más alimentos no hospederos que machos, esto debido a la nutrición extra que requieren las hembras para la producción de huevos (Jervis *et al.*, 1993, 1996). En parte, estos adultos glucófagos dependen de las proteínas y las reservas de grasa acumuladas durante el estado larval. Pero cuando consumen alimentos no hospederos en estado adulto, las hembras de parasitoides sinovigénicos pueden iniciar y mantener la producción de huevos durante toda su vida, mientras que hembras desprovistas de este tipo de alimentos pueden presentar una disminución en la cantidad de huevos producidos hasta su muerte (Schmale *et al.*, 2001). De hecho, la alimentación con azúcar por sólo un día es a veces suficiente para incrementar el periodo de fecundidad de parasitoides (Hagley y Barber, 1992). Sivinski *et al.*, (2006) reportan que las hembras de *D. longicaudata* al consumir jugo de naranja producen una cantidad de huevos similar a la calculada en hembras provistas de miel.

Para establecer si nutrientes exógenos están implicados directamente en la ovigénesis es necesario la aplicación de técnicas de seguimiento de nutrientes, esto aplica tanto para parasitoides que se alimentan del hospedero como para aquellos que no (Rivero y Casas, 1999; Rivero *et al.*, 2001).

Sin embargo es probable que parasitoides cuyas dietas se limitan a alimentos bajos en nitrógeno y lípidos, tales como el néctar y honeydew, puedan ganar poco en términos de producción de huevos por alimentación (Bernstein y Jervis, 2007). En el parasitoide *Macrocentrus grandii*, la tasa de maduración es más alta en hembras en inanición que en hembras alimentadas con sacarosa (Olson *et al.*, 2000). Los autores sugieren que ésta es una estrategia viable para aumentar el éxito reproductivo, si la avispa es incapaz de reabsorber huevos, o capaz de reabsorber huevos, pero incapaz de lograr un aumento significativo de la esperanza de vida, y si los costos metabólicos del incremento de producción de huevos son leves o no efectuados inicialmente en la vida adulta.

2. Materiales y Métodos

2.1 Insectos

Los individuos de *A. pelleranoi* fueron obtenidos de material colectado en campo en los municipios de Puente Nacional, Guavata y Jesus Maria, Departamento de Santander, Colombia y la especie *D. longicaudata* se obtuvo directamente del Complejo Bioindustrial Moscamed-Moscafrut, Metapa de Domínguez, Chiapas, México. La posterior experimentación se realizó tanto en el Laboratorio de Entomología del Centro de Bio-sistemas (Chía, Cundinamarca) de la Universidad Jorge Tadeo Lozano como en el Complejo Moscamed-Moscafrut, México. Como organismos hospederos se utilizaron larvas de tercer estadio de *A. obliqua* (Macquart) provenientes de la cría científica establecida en el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) en Tibaitatá – Cundinamarca. Se emplearon cámaras de crecimiento donde se controlaron las condiciones ambientales. Los experimentos se realizaron a $25\pm 2^{\circ}\text{C}$, $70\pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 12:12 h.

En la experimentación se utilizaron larvas de *A. obliqua* de 14 días de edad que fueron separadas de la dieta larvaria artificial mediante lavado colocándolas en un colador de malla fina y agregando agua destilada estéril. Las larvas fueron ubicadas en unidades de parasitación tipo anillo cubiertas con velo. Esta unidad de parasitación se colocó dentro de una jaula de fibra de vidrio de 30 x 30 x 30 cm con parasitoides adultos de 5 a 15 días de edad. La exposición se realizó durante 24 h y transcurrido este tiempo las larvas parasitadas fueron finalmente transferidas a bandejas plásticas con 200 ml de vermiculita humedecida donde se formaron las pupas. Este periodo se prolongó durante 15 días aproximadamente. Durante este periodo las pupas se humedecieron diariamente, mediante aspersión con agua destilada estéril hasta su eclosión.

Los parasitoides emergidos fueron transferidos a una jaula y alimentados *ad libitum* con miel, la cual fue ubicada en tiras de papel absorbente dentro de cajas de petri de 10 cm de diámetro. Este alimento fue cambiado semanalmente. Se administró agua en tiras de toallas de papel absorbente y fue cambiada dos veces por semana. En cada cambio de alimento y agua, los parasitoides muertos fueron retirados de las jaulas para evitar problemas con hongos, bacterias y ácaros. Se revisaron diariamente las bandejas con pupas para asegurar que los adultos que emergieran no escapen o presenten estrés debido a la falta de alimento y agua. Después de cinco días de su emergencia, las hembras estaban maduras para ovipositar sobre larvas hospederas (Cancino, 1993; Aluja *et al.*, 2008).

2.2 Longevidad

Las avispas recién emergidas y no copuladas fueron sexadas y ubicadas individualmente en una copa plástica transparente de 90 ml, con una abertura de 1 cm de diámetro en la tapa para ventilación. Dentro de cada copa se suministró diariamente agua y una de las siguientes dietas: (1) miel, (2) polen, (3) jugo de guayaba, (4) polen, miel, jugo de guayaba y (5) solo agua. La miel y el agua se aplicaron sobre mechas de algodón que fueron ubicadas en agujeros de 4 mm en la tapa de la copa. El polen fue pulverizado y distribuido con un pincel (aprox. 100 mg) sobre un círculo de papel absorbente humedecido con dos gotas de agua y ubicado en el fondo del vaso. El jugo de guayaba fue suministrado humedeciendo un trozo de algodón, el cual se ubicó en un agujero de 1 cm en la tapa. Cada fuente alimenticia fue cambiada y suministrada diariamente. Para cada fuente alimenticia, especie de parasitoide y sexo, un total de 20 réplicas fueron incluidas. Las copas se ubicaron dentro de una cámara de ambiente controlado a 25°C, 75% H.R. y un fotoperiodo de 12:12 h. Diariamente se registró la mortalidad de cada individuo.

2.3 Metabolismo de Carbohidratos

Machos y hembras recién emergidos y no-copulados de las dos especies fueron ubicados individualmente en el mismo dispositivo empleado en el ensayo de longevidad (ver sección 2.2) y fueron provistos de las mismas fuentes alimenticias. De cada dieta se colectaron 10 individuos cada dos días (2, 4, 6, 8 y 10 días), cada uno de los cuales fue ubicado vivo en un tubo de microcentrifuga y congelado a -20°C, en un corto lapso de tiempo. De cada especie 20 individuos (10 machos y 10 hembras) de edad cero ó recién emergidos fueron directamente congelados sin recibir ninguna dieta para establecer así una línea base. Las avispas que murieron durante el curso del experimento, no se incluyeron en el análisis.

Las cantidades de fructosa, azúcares totales y glucógeno en cada avispa alimentada con cada una de las dietas fueron cuantificadas usando una serie de pruebas bioquímicas originalmente desarrolladas por van Handel (1985) para mosquitos y adaptadas para parasitoides por Olson *et al.*, (2000); Fadamiro y Heimpel, (2001), Lee *et al.*, (2004) y Wyckhuys *et al.*, (2008). Los ensayos bioquímicos están basados en el reactivo antrona (9(10H)-Anthracenone; C₁₄H₁₀O). Las soluciones de antrona y ácido sulfúrico alteran la coloración de las muestras que contengan azúcar, presentándose un cambio de color amarillo a azul-verdoso (Morris, 1948). En cada tubo eppendorf que contenía el insecto congelado se agregaron 50 µl de sulfato de sodio al 2% y se conservó sobre hielo hasta el próximo procedimiento. Usando un capilar de vidrio cuyo extremo fue sellado con alta temperatura, se trituró cada parasitoide. El capilar dentro del tubo se lavó con 250 µl de metanol: cloroformo (2:1). Los tubos con esta mezcla fueron centrifugados a una velocidad de 10,000 rpm durante tres minutos. Se formó entonces un precipitado blanco en el fondo del tubo que fue usado para el análisis de glucógeno y 200 µl del sobrenadante fueron transferidos a otro tubo de microcentrifuga para el análisis de fructosa.

2.3.1 Glucógeno

Al tubo que contenía el precipitado se le agregaron 1000 μl del reactivo antrona que fue preparado según lo descrito por van Handel (1985), se agitó y se calentó a 90°C durante 15 minutos a baño seco en un horno. Después del calentamiento, los tubos fueron ubicados en hielo triturado durante 15 minutos. El contenido fue mezclado y pipeteado en placas de 96 alveolos. Se realizó la lectura de la absorbancia a 620 nm usando un lector de ELISA.

2.3.2 Fructosa (*cold anthrone test*)

Para estimar la cantidad de fructosa se calentó el tubo (abierto) que contenían los 200 μl del sobrenadante en un baño seco a 90°C aprox. 30 minutos o hasta que el líquido se evaporó. Los tubos fueron ubicados sobre hielo hasta el próximo paso. Se agregaron 950 μl de antrona a cada tubo y se agitó. Posteriormente, los tubos se calentaron a 34°C durante 1 hora y finalmente las muestras se transfirieron a placas de 96 alveolos y la absorbancia fue leída a 620 nm. Los niveles de fructosa, según van Handel (1985), no pueden ser detectados en la hemolinfa de avispas en inanición usando la prueba de antrona fría. Lee *et al.*, (2004) sugieren que únicamente los niveles de fructosa que excedan a 1 μg empleando la prueba de antrona fría, indican su consumo. En este estudio se tomó el anterior valor límite para definir en las dos especies de parasitoides evaluadas si consumieron o no determinada fuente alimenticia.

2.3.3 Azúcares totales (*hot anthrone test*)

Las soluciones de las pruebas de “*cold anthrone test*” se pipetearon nuevamente a los tubos originales. Se calentaron durante 15 minutos a 90°C y se enfriaron sobre hielo durante 10 minutos. Se transfirió el líquido a las placas de ELISA y fue leída la absorbancia a 620 nm.

2.3.4 Curvas estándar

Para convertir las lecturas de absorbancia en cantidades absolutas (μg), se generaron curvas estándar para lo cual se prepararon soluciones de glucosa, fructosa y sacarosa en cantidades de 1, 5, 10, 20, 30, 40 y 50 μg y se llevaron a un volumen total de 1 ml con reactivo antrona. Las soluciones de glucógeno (Sigma) fueron preparadas en cantidades de 1, 5, 10, 25, 50, 75 y 100 μg y se llevaron a un volumen total de 1 ml con reactivo antrona. Se midió la absorbancia de cada una de las soluciones a 620 nm.

2.4 Dinámica Ovárica

Para examinar el efecto de las fuentes alimenticias sobre la producción de huevos en parasitoides, hembras recién emergidas y no copuladas de cada especie, fueron ubicadas individualmente en copas plásticas de 90 ml. Como se describió anteriormente, diferentes recursos nutritivos fueron provistos a las avispas. Para cada dieta y especie de parasitoide se disectaron 10 hembras a los 0, 2, 4, 6, 8 y 10 días. Bajo estereoscopio, se sujetó con pinzas el abdomen y con agujas finas se realizó

una incisión a la altura del cuarto segmento abdominal y suavemente se removieron los ovarios y el resto del sistema reproductivo, que fueron ubicados dentro de una caja de petri pequeña donde se agregó aprox. 1 ml de solución de Ringer. Luego, se presionaron ligeramente los ovarios y oviductos laterales con agujas finas y se contaron únicamente los huevos completamente maduros de cada avispa (Olson *et al.*, 2000; Ozkan, 2007; Riddick, 2007).

2.5 Análisis estadístico

Se analizaron los efectos de la fuente alimenticia sobre la longevidad de los parasitoides usando el modelo de riesgos proporcionales de Cox, el cual permite probar interacciones de dos o tres vías entre las diferentes variables (Lee *et al.*, 2004; Fadamiro y Chen, 2005; Wyckhuys *et al.*, 2008). En un primer análisis, se compararon los niveles de carbohidratos presentes en avispas recién emergidas versus los presentes en el día 10, cuando se había suministrado jugo de guayaba, miel, polen, agua o dieta combinada. Los niveles de nutrientes fueron comparados usando un ANOVA y una prueba HSD de Tukey por comparaciones múltiples. Además, una regresión lineal simple se realizó para la edad dentro de las diferentes dietas. En un segundo análisis, los efectos de las dietas, edad y la interacción dieta*edad sobre los valores de absorbancia de fructosa, glucógeno y azúcares totales, fueron analizados a través de una regresión múltiple. La misma prueba fue usada para el número de huevos maduros presentes en las hembras de las dos especies de parasitoides. Para los análisis, se revisaron la normalidad y homoscedasticidad. Los análisis estadísticos fueron procesados empleando las cantidades absolutas en lugar de los valores de las absorbancias.

3. Resultados

3.1 Longevidad

El parasitoide *D. longicaudata* presentó una mayor longevidad cuando fue suministrada miel, seguida por la dieta combinada de miel, polen, jugo de guayaba y agua, con algunas avispas viviendo hasta 32 días (Figura 2-3). En contraste, la longevidad de *D. longicaudata* fue menor bajo las dietas de polen y jugo de guayaba. La longevidad en avispas bajo estas fuentes alimenticias no presentó diferencias significativas con respecto a la registrada en individuos con acceso a agua (Tabla 1-3). La longevidad en hembras y machos provistos de únicamente agua como tratamiento control alcanzó en promedio $5,6 \pm 2,2$ y $5,7 \pm 2,4$ días, respectivamente. Las diferentes dietas proporcionadas tuvieron un efecto significativo sobre la longevidad de *D. longicaudata* ($X^2=4,966$; $gl=1$; $P<0,026$), mientras que ningún efecto fue registrado por la variable sexo ($X^2=1,802$; $gl=1$; $P=0,18$). De igual manera, la interacción entre ambos factores sexo*dieta no fue estadísticamente significativa sobre la longevidad ($X^2=0,007$; $gl=1$; $P=0,934$).

Figura 2-3: Curvas de longevidad para hembras (A) y machos (B) de *D. longicaudata* provistos de diferentes fuentes alimenticias.

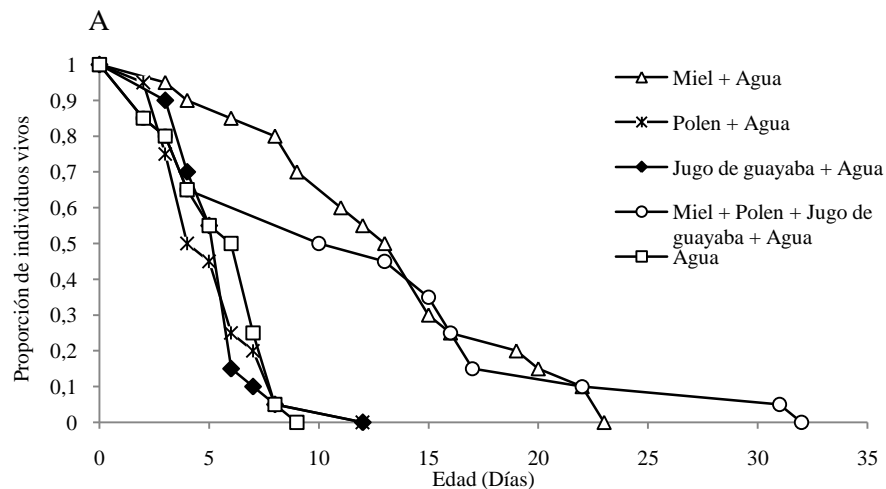


Figura 2-3:(Continuación)

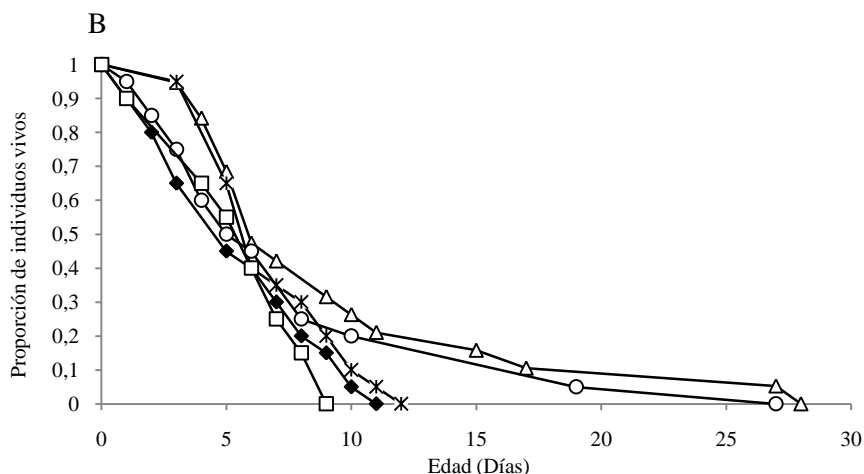


Tabla 1-3: Promedios y rangos de longevidad en días de hembras y machos de *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* bajo diferentes dietas alimenticias

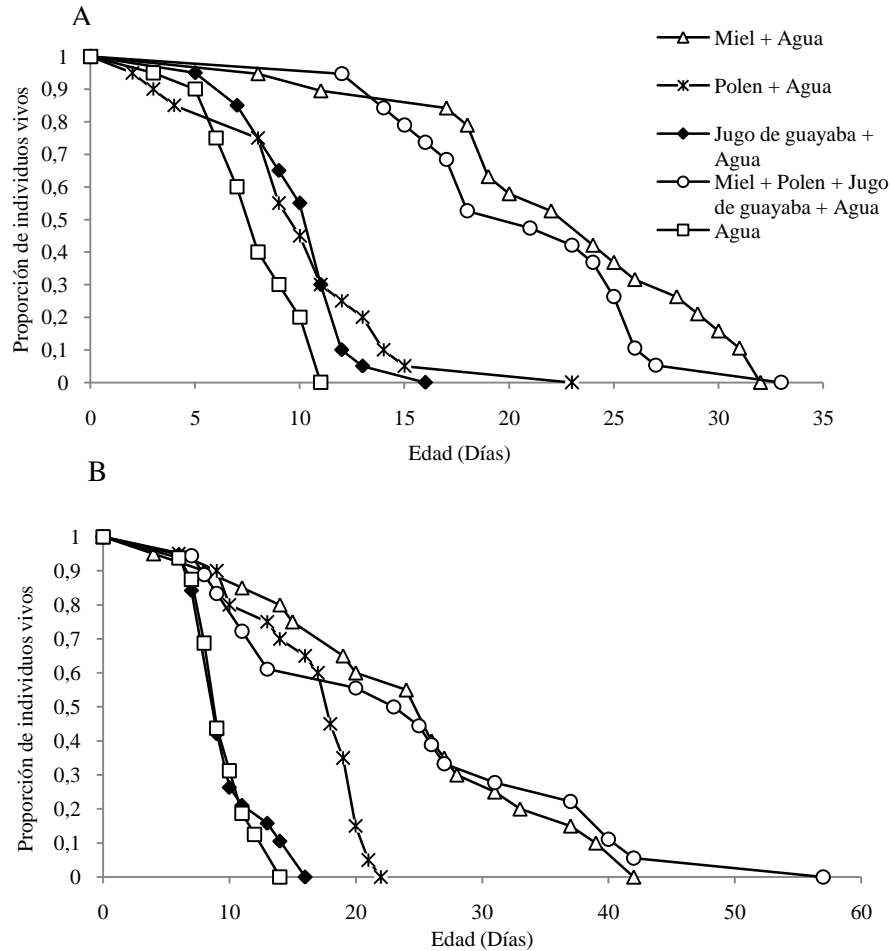
<i>D. longicaudata</i> (promedio \pm error estándar)		
Dieta	Hembras	Machos
Miel + Agua	13.4 \pm 5.9a ¹	9.6 \pm 7.2a
Polen + Agua	5.3 \pm 2.4b	6.9 \pm 2.4b
Jugo de guayaba + Agua	5.6 \pm 1.9b	5.6 \pm 3.0b
Miel + Polen + Jugo de guayaba + Agua	12.2 \pm 9.0a	8.2 \pm 7.1a
Agua	5.6 \pm 2.2b	5.7 \pm 2.4b
<i>A. Pelleranoi</i> (promedio \pm error estándar)		
Dieta	Hembras	Machos
Miel + Agua	22.2 \pm 7.1a	24.5 \pm 10.9a
Polen + Agua	10.2 \pm 4.5b	16.5 \pm 4.6b
Jugo de guayaba + Agua	10.3 \pm 2.4b	10.1 \pm 2.7b
Miel + Polen + Jugo de guayaba + Agua	20.9 \pm 5.6a	24.4 \pm 14.3a
Agua	8.0 \pm 2.2b	9.6 \pm 2.2b

¹Letras diferentes indican diferencias significativas entre dietas, determinado con prueba de Tukey, $\alpha = 0,05$)

La especie *A. pelleranoi* incrementó su longevidad bajo las dietas de miel y combinada (miel, polen, jugo de guayaba y agua), alcanzando una longevidad de hasta 57 días (Figura 3-3). Por otro lado, machos y hembras de *A. pelleranoi* alimentados con jugo de guayaba y polen mostraron una reducción en su longevidad, la cual no presenta diferencias significativas con la obtenida en

individuos provistos de agua (Tabla 1-3). La longevidad en hembras y machos de *A. pelleranoi* que solo recibieron agua, alcanzó en promedio $8,0 \pm 2,2$ y $9,6 \pm 2,2$ días, respectivamente. La longevidad de *A. pelleranoi* estuvo influenciada significativamente por las fuentes alimenticias suministradas ($X^2=14,652$; $gl=1$; $P<0,000$) y por la variable sexo ($X^2=4,962$; $gl=1$; $P<0,026$), con una mayor sobrevivencia en machos que en hembras (Figura3-3). Además, se presentó interacción estadística significativa entre ambos factores dieta*sexo ($X^2= 13,401$; $gl=1$; $P <0,000$).

Figura 3-3: Curvas de longevidad para hembras (A) y machos (B) de *A. pelleranoi* provistos de diferentes fuentes alimenticias



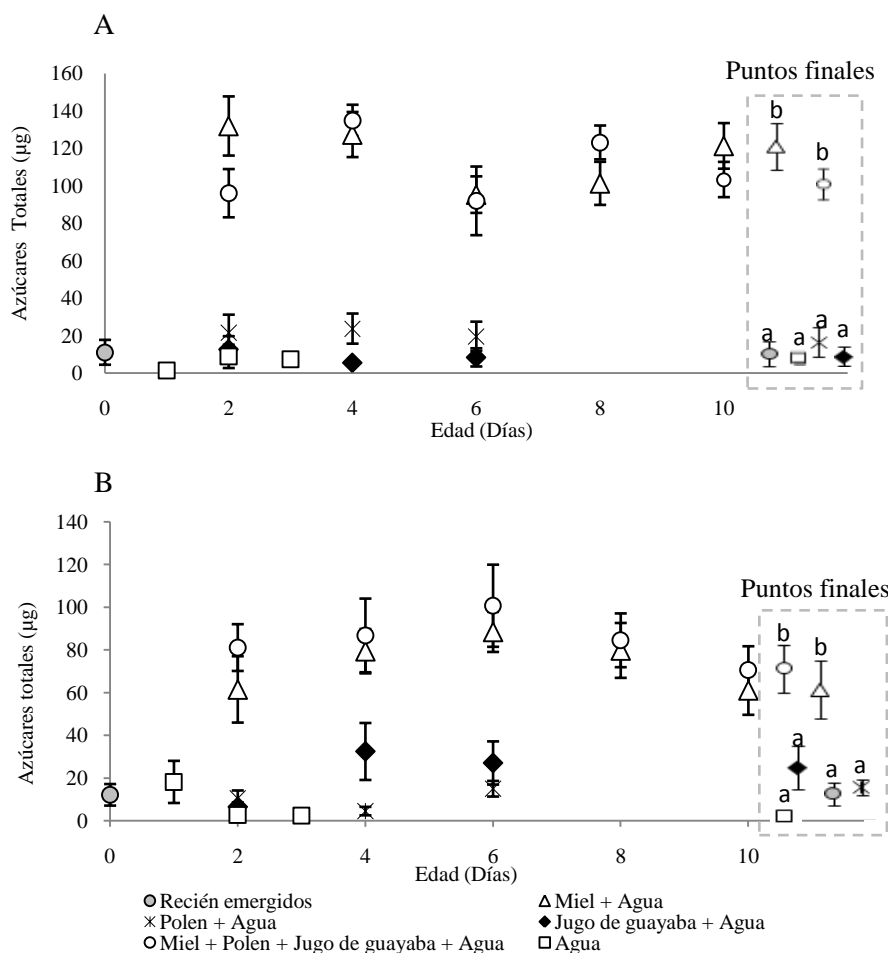
3.2 Metabolismo de carbohidratos

3.2.1 Niveles de Azúcares Totales en *D. longicaudata*

Tanto hembras como machos de *D. longicaudata* emergieron con bajos niveles de azúcares totales (hembras: $10,95 \pm 21,02 \mu\text{g}$; machos: $12,07 \pm 15,95 \mu\text{g}$). Los niveles de azúcares en avispas de dos días de edad revelaron un incremento significativo al suministrar miel (hembras: $131,82 \pm 47,39 \mu\text{g}$; machos: $61,43 \pm 49,13 \mu\text{g}$) y unadieta combinada (hembras: $95,93 \pm 40,73 \mu\text{g}$; machos: $81,07 \pm 34,64 \mu\text{g}$). Los niveles de azúcares totales en hembras provistas de jugo de guayaba fueron bajos

($8,90 \pm 14,50 \mu\text{g}$), cercanos a los detectados en avispas recién emergidas ($10,95 \pm 21,02 \mu\text{g}$) y con acceso a agua ($6,00 \pm 12,05 \mu\text{g}$). No obstante, los machos de *D. longicaudata* alimentados con jugo de guayaba presentaron unos niveles mayores ($22,34 \pm 29,97 \mu\text{g}$), aunque continuaron siendo bajos con respecto a los niveles de avispas alimentadas con miel. De igual manera, al suministrar polen como fuente alimenticia, en general, los niveles de azúcares totales fueron bajos. Machos y hembras de *D. longicaudata* con acceso a solo agua presentaron los niveles más bajos de azúcares totales (hembras: $6,00 \pm 12,05 \mu\text{g}$; machos: $7,36 \pm 17,57 \mu\text{g}$) (Figura 4-3).

Figura 4-3: Niveles de azúcares totales (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de *D. longicaudata* recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias. Letras diferentes significa que los puntos finales de cada dieta fueron significativamente diferentes con un nivel de confianza del 95% (Tukey HSD)



Los puntos finales (el último punto de todas las muestras cuantificadas) de los niveles de azúcares totales detectados en hembras y machos de *D. longicaudata*, fueron significativamente más altos en avispas alimentadas con miel y dieta combinada (hembras $F = 42,97$, $gl = 5$, $P = 0,000$; machos $F = 12,16$, $gl = 5$, $P = 0,000$). Los niveles de azúcares totales en los puntos finales detectados en hembras y machos alimentados con jugo de guayaba no difirieron significativamente de los valores

obtenidos en avispa recién emergidas o con acceso a agua (Figura 4-3). Ninguna regresión significativa se encontró entre edad y niveles de azúcares totales para las diferentes dietas. El análisis de regresión múltiple reveló un efecto significativo de la dieta sobre los niveles de azúcares totales tanto en machos como en hembras, al comparar las dietas de miel versus jugo de guayaba y miel *versus* polen (Tabla 2-3). Sin embargo, cuando se compararon las dietas de polen *versus* jugo de guayaba, ni dieta, ni edad, ni la interacción dieta*edad, tuvieron un efecto significativo sobre los niveles de azúcares totales en machos. Por el contrario, al comparar las anteriores dietas en hembras, el factor dieta afectó significativamente los niveles de azúcares totales.

Tabla 2-3: Análisis de regresión múltiple que indica el efecto de la dieta, edad y la interacción dieta*edad sobre los niveles de azúcares totales, fructosa y glucógeno de hembras y machos de *D. longicaudata*

	gl	Hembras			Machos		
		CM	F	P	CM	F	P
Azúcares totales (miel vs. jugo de guayaba)							
Dieta	1	22,75	161,3	0,000	9,520	42,35	0,000
Edad	4	0,020	0,144	0,965	0,484	2,154	0,084
Dieta*edad	2	0,036	0,255	0,776	0,085	0,377	0,688
Azúcares totales (miel vs. polen)							
Dieta	1	11,92	97,85	0,000	13,49	87,50	0,000
Edad	4	0,037	0,302	0,875	0,247	1,601	0,184
Dieta*edad	2	0,122	0,101	0,904	0,301	1,953	0,150
Azúcares totales (jugo de guayaba vs. polen)							
Dieta	1	2,139	6,137	0,018	0,259	0,753	0,390
Edad	2	0,002	0,007	0,993	0,344	1,001	0,375
Dieta*edad	2	0,008	0,022	0,978	0,629	1,830	0,172
Fructosa (miel vs. jugo de guayaba)							
Dieta	1	41,27	314,6	0,000	24,86	71,73	0,000
Edad	4	0,410	3,125	0,021	0,320	0,923	0,457
Dieta*edad	2	0,420	3,202	0,048	0,238	0,687	0,507
Fructosa (miel vs. polen)							
Dieta	1	25,26	101,3	0,000	23,48	106,5	0,000
Edad	4	0,064	0,256	0,905	0,432	1,958	0,112
Dieta*edad	2	0,254	1,019	0,367	0,371	1,682	0,194
Fructosa (jugo de guayaba vs. polen)							
Dieta	1	2,701	4,890	0,033	0,035	0,061	0,807
Edad	2	0,174	0,316	0,731	0,268	0,470	0,628
Dieta*edad	2	1,122	2,032	0,146	1,062	1,867	0,169
Glucógeno (miel vs. jugo de guayaba)							
Dieta	1	4,737	110,9	0,000	0,400	4,272	0,043
Edad	4	0,061	1,424	0,237	0,064	0,688	0,603
Dieta*edad	2	0,020	0,461	0,632	0,094	0,495	0,612
Glucógeno (miel vs. polen)							
Dieta	1	2,567	47,86	0,000	1,514	20,98	0,000
Edad	4	0,079	1,468	0,222	0,044	0,613	0,655
Dieta*edad	2	0,013	0,233	0,793	0,076	1,056	0,353
Glucógeno (jugo de guayaba vs. polen)							
Dieta	1	0,355	5,299	0,026	0,308	3,586	0,064
Edad	2	0,083	1,241	0,299	0,003	0,033	0,968
Dieta*edad	2	0,014	0,214	0,808	0,212	2,462	0,096

3.2.2 Niveles de Fructosa en *D. longicaudata*

Los niveles de fructosa detectados en machos y hembras de *D. longicaudata* recién emergidos presentaron unos valores cercanos a cero, los cuales no presentaron diferencias significativas con los detectados en avispas con acceso únicamente a agua (Figura 5-3). Por otro lado, avispas de dos días de edad provistas de miel exhibieron unos niveles de fructosa consistentemente superiores a 1 μg (hembras: $141,42 \pm 54,55$; machos: $58,44 \pm 44,78 \mu\text{g}$), valores que fueron significativamente más altos que los obtenidos en avispas recién emergidas y en las alimentadas con jugo de guayaba y agua. Los niveles de fructosa en los puntos finales (*endpoints*) detectados en hembras y machos alimentados con jugo de guayaba no difirieron significativamente de los valores obtenidos en avispas recién emergidas o en inanición. Ninguna regresión significativa se encontró entre edad y niveles de fructosa para las diferentes dietas. El análisis de regresión múltiple evidenció un efecto significativo de la dieta sobre los niveles de fructosa en machos y hembras, cuando se compararon las dietas de miel *versus* jugo de guayaba y miel *versus* polen (Tabla 2-3). No obstante, cuando se compararon las dietas de polen *versus* jugo de guayaba en machos, ningún factor fue significativo sobre los niveles de fructosa. Empero, al comparar las anteriores dietas en hembras, la dieta afectó significativamente los niveles de fructosa.

Figura 5-3: Niveles de fructosa (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de *D. longicaudata* recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias. Letras diferentes significa que los puntos finales de cada dieta fueron significativamente diferentes con un nivel de confianza del 95% (Tukey HSD)

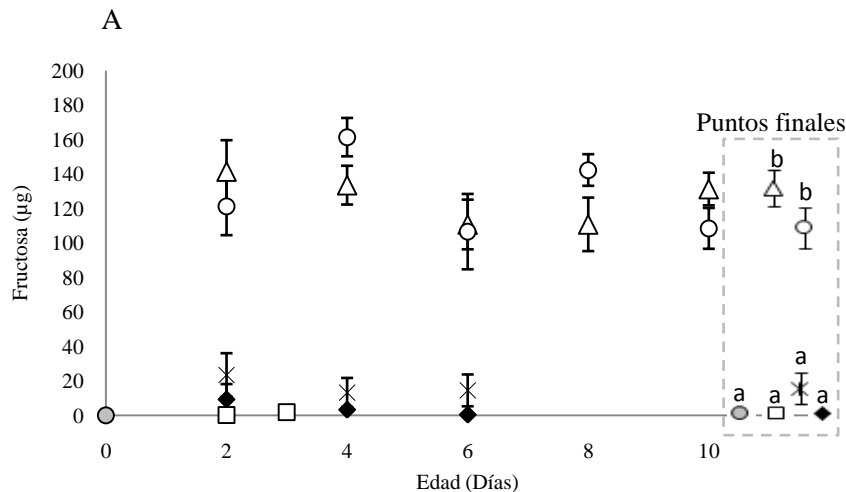
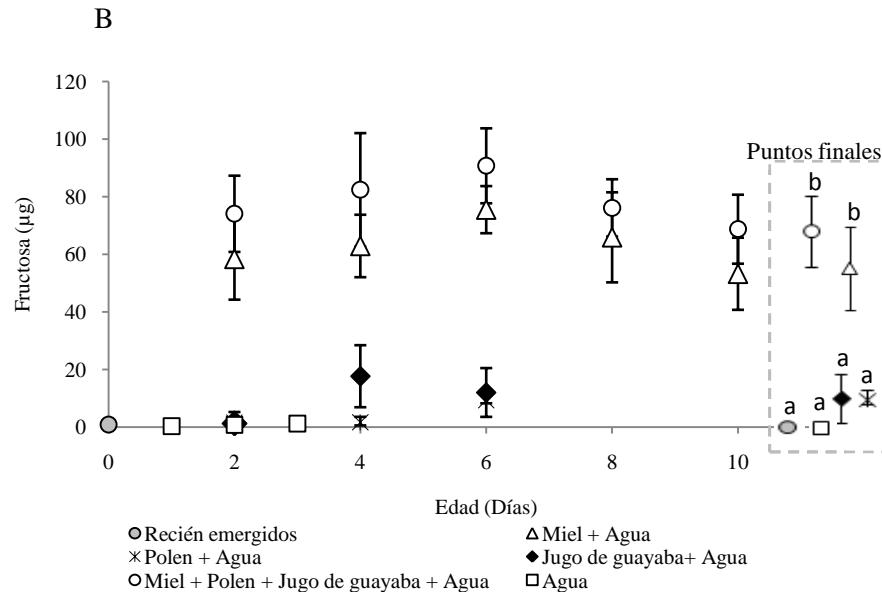


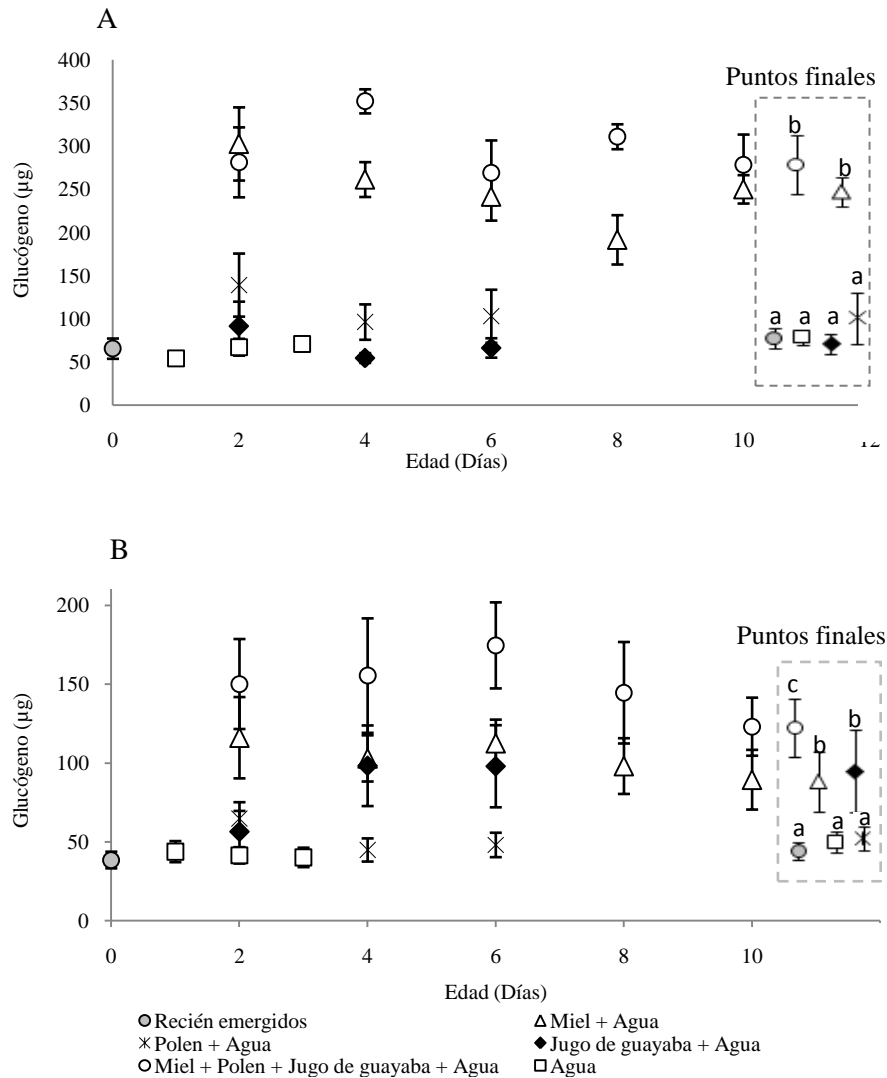
Figura 5-3:(Continuación)



3.2.3 Niveles de glucógeno en *D. longicaudata*

Los niveles de glucógeno detectados en machos y hembras de *D. longicaudata* recién emergidos fueron $65,37 \pm 37,14 \mu\text{g}$ y $38,40 \pm 16,72 \mu\text{g}$, respectivamente, cantidades muy similares a las registradas en avispas provistas con solo agua ($64,51 \pm 24,90 \mu\text{g}$ y $41,65 \pm 18,07 \mu\text{g}$, respectivamente) (Figura 6-3). Los niveles de glucógeno se incrementaron significativamente en las avispas de dos días de edad alimentadas con miel (hembras: $302,51 \pm 121,15 \mu\text{g}$; machos: $116 \pm 81,54 \mu\text{g}$) y una dieta constituida por miel, polen y jugo de guayaba (hembras: $281,21 \pm 128,08 \mu\text{g}$; machos: $150,06 \pm 90,24 \mu\text{g}$). Los puntos finales de los niveles de glucógeno en hembras y machos recién emergidos de *D. longicaudata* no mostraron diferencias significativas con los registrados en avispas provistas con agua, jugo de guayaba y polen (hembras $F = 22,40$, $gl = 5$, $P = 0,000$, machos $F = 5,16$, $gl = 5$, $P = 0,001$). Los puntos finales de los niveles de glucógeno en hembras y machos alimentados con miel fueron significativamente más altos que los detectados en avispas provistas de polen y jugo de guayaba, al igual que en avispas recién emergidas y en inanición (Figura 6-3). Con respecto a los puntos finales de los niveles de glucógeno en machos alimentados con jugo de guayaba no difieren de los registrados en individuos alimentados con miel ($F = 4,93$, $gl = 5$, $P = 0,001$). Ninguna regresión lineal significativa se encontró entre edad y niveles de glucógeno para las diferentes dietas. El análisis de regresión múltiple indicó un efecto significativo de la dieta sobre los niveles de glucógeno en hembras y machos, cuando se compararon las dietas de miel *versus* jugo de guayaba y miel *versus* polen (Tabla 2-3). Sin embargo, al comparar las dietas de polen *versus* jugo de guayaba en machos, ningún factor afectó significativamente los niveles de glucógeno. Empero, al comparar las anteriores dietas en hembras, el factor dieta afectó significativamente los niveles de glucógeno.

Figura 6-3: Niveles de glucógeno (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de *D. longicaudata* recién emergidos y bajo cuatro dietas alimenticias. Letras diferentes significa que los puntos finales de cada dieta fueron significativamente diferentes con un nivel de confianza del 95% (Tukey HSD)



3.2.4 Niveles de Azúcares Totales en *A. pelleranoi*

En la especie *A. pelleranoi*, hembras y machos emergieron con bajos niveles de azúcares totales (hembras: $4,18 \pm 3,93 \mu\text{g}$; machos: $2,20 \pm 2,16 \mu\text{g}$), los cuales no presentaron diferencias significativas con los detectados en avispa con acceso a agua (Figura 7-3). Estos niveles de azúcares se incrementaron en avispa de dos días de edad, al proveer miel (hembras: $99,07 \pm 39,75$

µg; machos: $78,13 \pm 44,75\mu\text{g}$) y una dieta constituida por miel, polen y jugo de guayaba (hembras: $73,29 \pm 35,35\mu\text{g}$; machos: $81,79 \pm 48,28\mu\text{g}$). Los niveles de azúcares totales tanto en hembras como en machos alimentados con jugo de guayaba, presentaron niveles muy bajos (hembras: $5,31 \pm 4,97 \mu\text{g}$; machos: $5,65 \pm 5,86 \mu\text{g}$), similares a los detectados en avispas provistas de agua (Tabla 3-3). Machos y hembras de *A. pelleranoi* provistos de agua presentaron los niveles más bajos de azúcares totales (hembras: $6,28 \pm 5,76\mu\text{g}$; machos: $3,41 \pm 2,78 \mu\text{g}$) (Figura 7-3).

Figura 7-3: Niveles de azúcares totales (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de *A. pelleranoi* recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias.

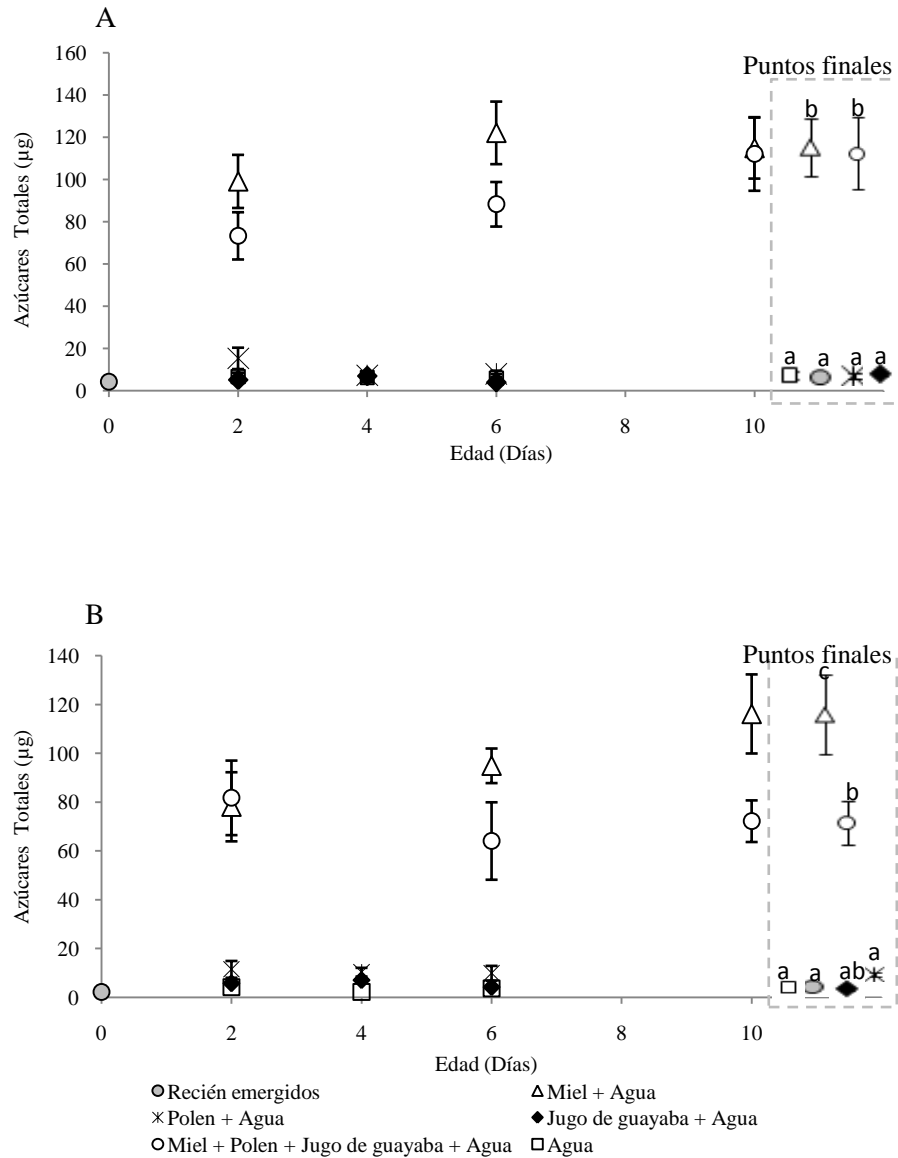


Tabla 3-3: Análisis de regresión múltiple que indica el efecto de la dieta, edad y la interacción dieta*edad sobre los niveles de azúcares totales, fructosa y glucógeno de hembras y machos de *A. pelleranoi*

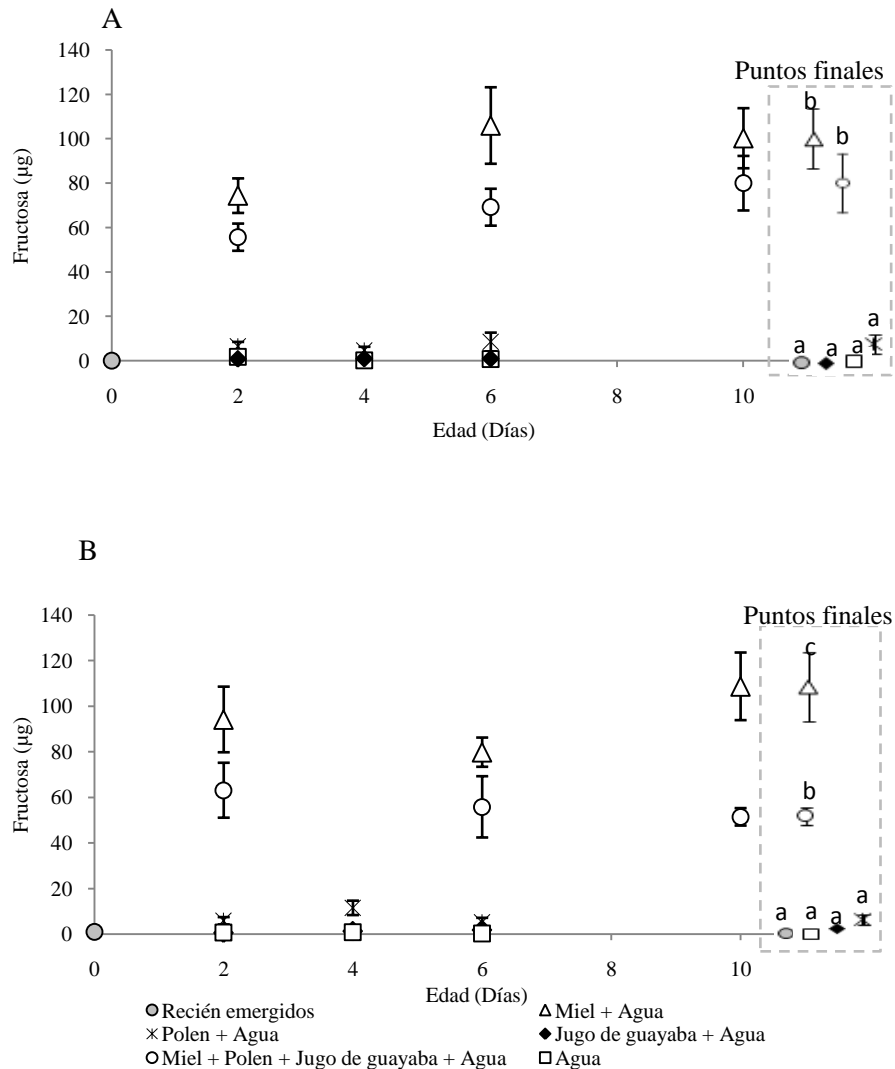
	gl	Hembras			Machos		
		CM	F	P	CM	F	P
Azúcares totales (miel vs. jugo de guayaba)							
Dieta	1	19,27	178,8	0,000	18,66	141,8	0,000
Edad	31	0,029	0,273	0,845	0,312	2,371	0,081
Dieta*edad		0,002	0,018	0,894	0,431	3,274	0,076
Azúcares totales (miel vs. polen)							
Dieta	13	11,58	176,9	0,000	9,244	59,47	0,000
Edad	1	0,036	0,548	0,652	0,064	0,409	0,747
Dieta*edad		0,265	4,048	0,049	0,465	2,989	0,090
Azúcares totales (jugo de guayaba vs. polen)							
Dieta	12	1,410	10,20	0,020	1,153	6,156	0,017
Edad	2	0,035	0,252	0,778	0,553	3,003	0,059
Dieta*edad		0,141	1,023	0,367	0,119	0,644	0,529
Fructosa (miel vs. jugo de guayaba)							
Dieta	13	16,83	160,1	0,000	0,117	146,4	0,000
Edad	1	0,138	1,316	0,283	17,15	0,151	0,928
Dieta*edad		0,258	2,458	0,125	0,018	0,052	0,821
Fructosa (miel vs. polen)							
Dieta	13	12,90	105,4	0,000	11,71	120,0	0,000
Edad	1	0,147	1,119	0,320	0,200	2,047	0,120
Dieta*edad		0,268	2,191	0,145	0,234	2,404	0,127
Fructosa (jugo de guayaba vs. polen)							
Dieta	1	2,412	11,16	0,020	2,575	15,38	0,000
Edad	2	0,531	2,459	0,099	0,072	0,428	0,655
Dieta*edad	2	0,005	0,024	0,977	0,226	1,349	0,273
Glucógeno (miel vs. jugo de guayaba)							
Dieta	1	2,296	69,88	0,000	3,961	58,45	0,000
Edad	31	0,730	2,216	0,970	0,053	0,775	0,513
Dieta*edad		0,063	1,914	0,172	0,235	3,465	0,068
Glucógeno (miel vs. polen)							
Dieta	13	1,386	33,54	0,000	1,755	34,78	0,000
Edad	1	0,005	0,130	0,942	0,003	0,069	0,976
Dieta*edad		0,001	0,021	0,887	0,123	2,440	0,124
Glucógeno (jugo de guayaba vs. polen)							
Dieta	12	0,100	2,126	0,151	0,361	6,615	0,013
Edad	2	0,084	1,789	0,177	0,109	2,001	0,145
Dieta*edad		0,055	1,160	0,321	0,055	1,001	0,374

Los puntos finales de los niveles de azúcares totales detectados en hembras y machos de *A. pelleranoi* fueron significativamente más altos en avispas alimentadas con miel (hembras $F = 29,12$, $gl = 5$, $P = 0,000$; machos $F = 31,36$, $gl = 5$, $P = 0,000$). Los niveles de azúcares totales en los puntos finales detectados en hembras y machos alimentados con jugo de guayaba, no difieren significativamente de los valores obtenidos en avispas recién emergidas o con acceso a agua (Figura 7-3). Ninguna regresión significativa se encontró entre edad y niveles de azúcares totales para las diferentes dietas. El análisis de regresión múltiple indicó un efecto significativo de la dieta sobre los niveles de azúcares totales tanto en machos como en hembras, al comparar las diferentes dietas (Tabla 3-3).

3.2.5 Niveles de fructosa en *A. pelleranoi*

Los niveles de fructosa detectados en machos y hembras de *A. pelleranoi* recién emergidos presentaron unos valores cercanos a cero, los cuales no presentaron diferencias significativas con los detectados en avispas provistas de agua (Figura 8-3). Por otro lado, las avispas alimentadas con miel exhibieron los más altos niveles de fructosa (hembras: $93,14 \pm 41,74$; machos: $94,19 \pm 39,98 \mu\text{g}$), valores que fueron significativamente más altos que los obtenidos en avispas recién emergidas y en las provistas con jugo de guayaba, polen y agua. Los niveles de fructosa en los puntos finales detectados en avispas recién emergidas no difieren de aquellos registrados en avispas alimentadas con jugo de guayaba o con acceso a agua (Figura 8-3). Ninguna regresión significativa se encontró entre edad y niveles de fructosa para las diferentes dietas. El análisis de regresión múltiple reveló un efecto significativo de la dieta sobre los niveles de fructosa en machos y hembras, cuando se compararon las dietas de miel *versus* jugo de guayaba, miel *versus* polen y jugo de guayaba *versus* polen (Tabla 3-3).

Figura 8-3: Niveles de fructosa (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de *A. pelleranoi* recién emergidas y bajo cuatro dietas alimenticias.



3.2.6 Niveles de glucógeno en *A. pelleranoi*

Los niveles de glucógeno detectados en hembras y machos de *A. pelleranoi* recién emergidos fueron en promedio $42,53 \pm 24,20 \mu\text{g}$ y $41,01 \pm 9,33 \mu\text{g}$, cantidades cercanas a las registradas en avispas en inanición ($41,32 \pm 24,24 \mu\text{g}$ y $41,74 \pm 19,55 \mu\text{g}$, respectivamente) (Figura 9-3). Los niveles de glucógeno en avispas alimentadas con miel se incrementaron rápidamente en hembras y en machos el incremento fue moderado. Los puntos finales de los niveles de glucógeno en avispas alimentadas con miel fueron significativamente superiores a los registrados en avispas con acceso a jugo de guayaba, polen o agua (hembras $F = 9,26$, $gl = 5$, $P = 0.000$; machos $F = 11,94$, $gl = 5$, $P = 0.000$). Ninguna regresión lineal significativa se encontró entre edad y niveles de glucógeno para las diferentes dietas. El análisis de regresión múltiple evidenció un efecto significativo de la dieta sobre los niveles de glucógeno en machos y hembras, cuando se compararon las dietas de miel *versus* jugo de guayaba y miel *versus* polen. No obstante, ningún efecto significativo se presentó sobre los niveles de glucógeno en hembras con la combinación de las fuentes alimenticias jugo de guayaba *versus* polen, mientras que en machos efectos significantes se evidenciaron al comparar estas dos dietas (Tabla 3-3).

Figura 9-3: Niveles de glucógeno (media \pm error estándar) en hembras (A) y machos (B) de *A. pelleranoi* recién emergidos y bajo cuatro dietas alimenticias

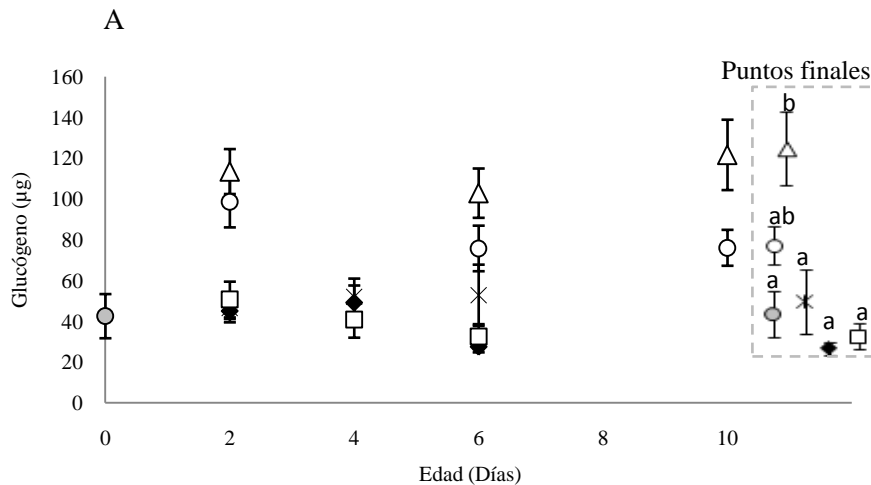
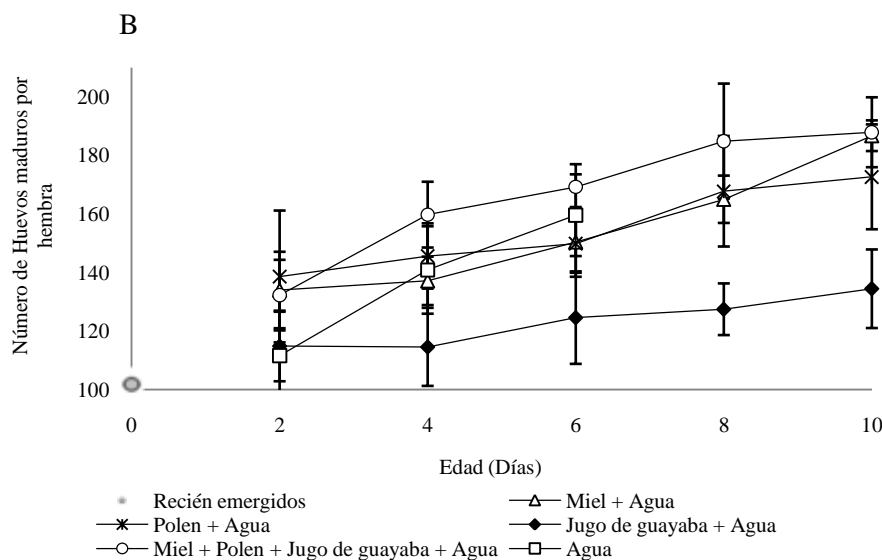


Figura 10-3: (Continuación)



De igual manera, en *A. pelleranoila* edad tuvo un efecto significativo sobre la maduración de huevos ($F=8,12$; $gl=5$; $P=0,000$). Las hembras emergieron con $102 \pm 16,42$ huevos maduros y a los dos días de edad produjeron entre 154 y 167 huevos. Entre el cuarto y décimo día el número de huevos maduros fue constante (Figura10-3). El análisis de regresión múltiple reveló que el factor dieta afectó la maduración de huevos en hembras de *A. pelleranoi* cuando las dietas miel *versus* jugo de guayaba y jugo de guayaba *versus* polen fueron comparadas. De igual manera, la edad tuvo un efecto al comparar las dietas miel *versus* polen y miel *versus* guayaba.

Tabla 4-3: Análisis de regresión múltiple que indica el efecto de la dieta, edad y la interacción dieta*edad sobre la producción de huevos de hembras de *D. longicaudata* y *A. pelleranoi*

	gl	<i>D. longicaudata</i>			<i>A. pelleranoi</i>			
		CM	F	P	gl	CM	F	P
Egg load (miel vs. jugo de guayaba)								
Dieta	1	585.22	2.20	0.142	1	18892	18.18	0.000
Edad	4	4952.4	18.63	0.000	4	3331	3.207	0.018
Dieta x edad	2	531.52	1.99	0.143	4	672.4	0.647	0.631
Egg load (miel vs. polen)								
Dieta	1	1083.7	3.064	0,084	1	1.290	0.01	0.977
Edad	4	2235.9	6.321	0,000	4	5175	3.316	0,015
Dieta x edad	2	180.65	0.511	0,602	4	295.6	0.189	0.943
Egg load (jugo de guayaba vs. polen)								
Dieta	1	65.025	0.139	0.711	1	19736	10.60	0.020
Edad	2	6961.6	14.90	0.000	4	2018.	1.084	0.371
Dieta x edad	2	1318.0	2.822	0.069	4	218.0	0.117	0.976
Egg load								
Dieta	4	383.61	1.198	0.313	1	10091	6.481	0.000
Edad	6	6315.1	19.72	0.000	4	10108	6.852	0.000
Dieta x edad	8	346.94	1.083	0.377	4	642.6	0.436	0.961

4. Discusión

Este estudio demuestra que tanto *D. longicaudata* como *A. pelleranoi* reciben mínimos beneficios en términos de su *fitness*, al tener acceso a los componentes nutritivos presentes en jugo de fruta de guayaba *Psidium guajava*. Por el contrario, estas especies obtienen un incremento en su *fitness* a través del consumo de fuentes alimenticias con altos niveles de carbohidratos como la miel.

La longevidad en machos y hembras de *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* incrementó significativamente en dietas en las cuales la miel estuvo disponible, por el contrario avispa que tuvieron acceso a solo jugo de guayaba no presentaron un aumento significativo en su longevidad. Wu *et al.*, (2008), señalan que tanto la composición como la concentración de azúcares como sacarosa, glucosa y fructosa pueden afectar la longevidad de los parasitoides, presentándose además una variabilidad de efectos entre las diferentes especies de parasitoides (Lee *et al.*, 2004; Chen y Fadamiro, 2006; Wyckhuys *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2010; Aung *et al.*, 2010). Al respecto, la longevidad reducida de *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* con acceso a únicamente jugo de guayaba podría deberse a las pequeñas cantidades de azúcares presentes en esta fruta que comprenden glucosa 1,30-3,04%, fructosa 1,75-3,53% y sacarosa 0,81-4,21% (De Moreno *et al.*, 1995), mientras que la miel contiene mayores cantidades de glucosa (31,3%) y fructosa (38,2%) (Moreira y De María, 2001), azúcares comúnmente encontradas en el néctar floral. Los datos obtenidos en el presente estudio son consistentes en demostrar que *D. longicaudata* y *A. pelleranoi*, están bien adaptados para asimilar estas fuentes de carbohidratos, al igual que los braconidos *Cotesia glomerata* al ser provisto con glucosa, fructosa y sacarosa, cuya longevidad fue de 32 días (Wäckers, 2001) y *Macrocentrus grandii* que alimentado con sacarosa alcanzó una longevidad de 27 días, valores cercanos a la longevidad registrada en *D. longicaudata* en este estudio. No obstante, los resultados obtenidos de una longevidad reducida en *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* al suministrar jugo de guayaba, difieren con los registrados por Sivinski *et al.*, (2006), quienes obtuvieron un incremento significativo en la longevidad de *D. longicaudata* al suministrarle jugo de naranja. Hein y Dorn (2008), demostraron que *Hyssopus pallidus* Askew (Hymenoptera: Eulophidae) un ectoparasitoide larval de la plaga *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) cuyas larvas se alimentan dentro de las manzanas, puede incrementar su longevidad al consumir la pulpa de esta fruta. Los anteriores resultados sugieren que muy probablemente los jugos de naranja y manzana presentan una mayor calidad nutricional que el jugo de guayaba cuyos contenidos de azúcares no son suficientes para alcanzar un incremento en la longevidad de las especies estudiadas. Por otro lado, en el presente estudio se encontró que la longevidad de *A. pelleranoi* estuvo afectada tanto por la dieta como por la variable sexo, esto coincide con los resultados de estudios anteriores realizados en los parasitoides *Gonatocerus* spp. (Irvin *et al.*, 2007) y *Microplitis mediator* (Luo *et al.*, 2010). Sin embargo, la longevidad de *D. longicaudata* estuvo influenciada únicamente por la dieta, al igual que en la especie *Pseudacteon tricuspis* (Chen y Fadamiro, 2006).

Los niveles de fructosa, azúcares totales y glucógeno detectados en *D. longicaudata* y *A. pelleranoi*, fueron más altos en avispas alimentadas con miel que en avispas en inanición. Similares resultados fueron obtenidos por Olson *et al.*, (2000), Fadamiro y Heimpel (2001) y Lee *et al.*, (2004). Sin embargo, la tendencia de una posible movilización de fructosa y glucógeno a azúcares totales, encontrada en especies como *Macrocentrus grandii* (Fadamiro y Heimpel, 2001), no se evidenció en *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* en este estudio. De igual forma, tampoco se encontró un patrón de incremento en los niveles de azúcares con la edad, como el detectado en el parasitoide *Diadegma insulare* (Lee *et al.*, 2004). Por otro lado, machos y hembras que recibieron miel presentaron unos niveles de azúcares superiores a los detectados en avispas provistas con jugo de guayaba y polen, a lo largo de sus vidas. Esto sugiere tentativamente que *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* no metabolizan los azúcares presentes en *P. guajava* o que las bajas concentraciones de azúcares contenidos en esta fruta son insuficientes para el mantenimiento de actividades somáticas en estos parasitoides. Con respecto al impacto de las diferentes fuentes alimenticias sobre los niveles de glucógeno, Boggs (1997) indica que parasitoides adultos alimentados con una dieta rica en carbohidratos como la proporcionada en la miel, tienen la capacidad de almacenar una mayor cantidad de nutrientes. En este estudio *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* provistos con miel tuvieron más altos niveles de glucógeno que las cantidades detectadas en los puntos finales de avispas recién emergidas. Resultados similares fueron encontrados en la especie *D. insulare* por Lee *et al.*, (2004). Sin embargo, los niveles de glucógeno no se incrementaron significativamente con la edad en *D. longicaudata* y *A. pelleranoi*. Análogo patrón se encontró en hembras alimentadas con miel de la especie *Nasonia vitripennis* (Walker) (Rivero y West, 2002).

Con respecto a la dinámica ovárica analizada en este estudio, tanto *D. longicaudata* como *A. pelleranoi* emergen con una determinada cantidad de huevos maduros y posteriormente las hembras continúan madurando huevos durante su vida adulta, indicando su carácter sinovigénico (Thompson, 1999). La especie *D. longicaudata* emergió con $24,6 \pm 14,57$ huevos maduros, igual cantidad fue registrada en el icneumonídeo *D. insulare* (Lee *et al.*, 2004). El parasitoide *A. pelleranoi* emergió con $102 \pm 16,42$ huevos maduros lo que evidencia la capacidad de almacenamiento de esta especie y su posible habilidad de ovipositar un alto número de huevos en los hospederos en un periodo corto de tiempo (Flanders, 1942). La emergencia de hembras con un número de huevos maduros sugiere que el material para su producción inicial proviene de reservas de cuerpos grasos adquiridos durante el estado inmaduro (Rivero y Casas, 1999). Por otro lado, en el presente estudio, las dietas suministradas no afectaron la fecundidad potencial (*egg load*) de *D. longicaudata*, mientras que en el parasitoide *A. pelleranoi* las dietas de miel o polen incrementaron significativamente la maduración de huevos en comparación con agua o jugo de guayaba. Diferentes estudios indican que la alimentación con azúcares tiene un efecto positivo sobre la maduración de huevos en parasitoides. Olson y Andow (1998) encontraron que hembras de *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis incrementaron su fecundidad al consumir miel, por el contrario hembras que permanecieron en inanición produjeron el mismo número de huevos que avispas recién emergidas. De igual forma, Baggen y Gurr, (1998) registraron el mismo efecto positivo sobre la fecundidad de *Copidosoma koehleri* Blanchard al alimentarse con miel. Otra fuente alimenticia alternativa que estimula la maduración de huevos es el jugo de frutas como el de la naranja que incrementó la fecundidad de *D. longicaudata* (Sivinski *et al.*, 2006). En el presente estudio, el jugo de guayaba no contribuyó significativamente con la maduración de huevos en las especies evaluadas. No obstante, ésta fuente alimenticia proporcionó los nutrientes suficientes a la especie *A. pelleranoi* para mantener una fecundidad (relativamente baja) en el transcurso del tiempo, aunque no haya incrementado ni su longevidad ni sus niveles de azúcares corporales. En

contraste, la dinámica ovárica en las dos especies evaluadas fue similar bajo las dietas de polen y miel, lo que sugiere que el polen proporciona nutrientes esenciales para la maduración de huevos en parasitoides de moscas de la fruta. Similares efectos fueron encontrados en las especies *Melanostoma fasciatum* (Macquart) y *Melangyna novaezelandiae* (Macquart) (Diptera: Syrphidae) (Irvin *et al.*, 1999; Hickman *et al.*, 1995). El parasitoide *Asobara tabida* incrementó las reservas de lípidos cuando estuvo provisto de polen, sugiriendo que algunos parasitoides pueden obtener nutrientes del polen (Eijs *et al.*, 1998). El presente estudio confirma que incluso para parasitoides de moscas de la fruta que cuentan con un amplio acceso a componentes frutales, el polen puede proporcionar nutrientes esenciales a estos enemigos naturales (Jervis *et al.*, 1996).

El componente frutal constituye una fuente alimenticia alternativa para parasitoides de moscas de la fruta y que además tiene implicaciones en el comportamiento de forrajeo de los parasitoides adultos. El presente estudio confirma que el uso de nutrientes en sistemas tritróficos (planta - insecto fitófago endofítico - enemigo natural), depende en gran medida de la especie de planta hospedera. Si bien en este estudio los nutrientes derivados de *P. guajava* no fueron completamente adecuados para *D. longicaudata* y *A. pelleranoi*, hay reportes en los cuales los nutrientes contenidos en frutas tales como *Citrus sinensis* Osbeck y *Malus domestica* Borkh, influyen positivamente sobre longevidad y fecundidad para *D. longicaudata* e *Hyssopus pallidus* Askew, respectivamente (Sivinski *et al.*, 2006; Hein y Dorn, 2008). Es así que los nutrientes aportados por una determinada especie vegetal pueden influir positiva o negativamente sobre la eficacia biológica o *fitness* de parasitoides de moscas de la fruta. Por tanto, es posible que la explotación o no del componente frutal por parte de un parasitoide en campo dependa del cultivo donde sea liberado. De igual forma, la influencia positiva de alimentos ricos en carbohidratos como la miel, sugieren que especies como *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* consumirían y aprovecharían alimentos no hospederos en cultivos de guayaba. Por lo anterior, la implementación de plantas con flores o con nectarios extraflorales como una táctica de manejo del hábitat dentro de un programa de control biológico por conservación (Lee *et al.*, 2006; Hogg *et al.*, 2011) sería adecuado para aumentar la eficacia de las dos especies de parasitoides en el control de moscas de la fruta. Al respecto, diferentes autores han observado un incremento en los niveles de parasitismo en campo a través de la selección y establecimiento de especies de plantas que benefician el *fitness* de los parasitoides (Lavandero *et al.*, 2005; Berndt *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2008). En este sentido, es necesario investigar el impacto de especies florales sobre diferentes componentes relacionados con el *fitness* de *D. longicaudata* y *A. pelleranoi* en campo. De igual manera, se hace necesario evaluar el potencial que tienen tácticas como las aspersiones de azúcar artificial sobre el incremento de la efectividad de estos enemigos naturales. El presente estudio provee valiosa información de la fisiología nutricional de *D. longicaudata* y *A. pelleranoi*, permitiendo mejorar su empleo como controladores biológicos de moscas de la fruta y su óptima incorporación en paquetes de Manejo Integrado de Plagas MIP.

Bibliografía

- Aluja, M. 1993. Manejo Integrado de Moscas de la Fruta. ed. Trillas. México D.F. 251 p.
- Aluja, M., Sivinski, J., Ovruski, S., Guillén, L., López, M., Cancino, J., Torres-Anaya, A., Gallegos-Chan, G., Ruíz, L. 2008. Colonization and domestication of seven species of native New World hymenopterous larval-prepupal and pupal fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids. *Biocontrol Science and Technology*, 19, 49-79.
- Andow D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36, 561-86.
- Aung, K., Takagi, M., Ueno, T. 2010. Influence of Food on the Longevity and Egg Maturation of the Egg Parasitoid *Ooencyrtus nezarae* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of the Faculty of Agriculture Kyushu University*, 55, 79-81.
- Azzouz, H., Giordanengo, P., Wäckers, F., Kaiser, L. 2004. Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 31, 445-452.
- Baggen, L., Gurr, G. 1998. The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control*, 11, 9-17.
- Berndt, L., Wratten, S., Scarratt, S. 2006. The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biological Control*, 37, 50-55.
- Bernstein, C., Jervis, M. 2007. Food-searching in parasitoids: the dilemma of choosing between 'intermediate' or future *fitness* gains. En: *Behavioural Ecology of Parasitoids*. Wajnberg, E., Bernstein, C., van Alphen, J. (eds.). Oxford: Blackwell. 129-171 p.
- Boggs, C. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology*, 6, 508-518.
- Boggs, C. 1997. Dynamics of reproductive allocation from juvenile and adult feeding: radiotracer studies. *Ecology*, 78, 192-202.
- Brecht, J., Yahia, E. 2009. Postharvest Physiology. En: *The Mango: Botany, Production and Uses*. Litz, R. (ed.). CAB International. London. 496 p.
- Cancino, J. 1993. Cría de *Diachasmimorpha longicaudata*, parasitoide de moscas de la fruta. Fundamentos y procedimientos, pp.39-49. En: Memorias del "VII Curso Internacional sobre Moscas de la Fruta." Programa Moscamed. DGSV-SARH-APHIS-USDA, Metapa de Domínguez, Chiapas, México.
- Candy, D., Becker, A., Wegener, G. 1997. Coordination and integration of metabolism in insect flight. *Comparative Biochemistry & Physiology*, 117, 497-512.
- Casas, J., Nisbet, R., Swarbrick, S., Murdoch, W. 2000. Eggload dynamics and oviposition rate in a wild population of a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, 69, 185-193.
- Casas, J., Driessen, G., Mandon, N., Wielaard, S., Desouhant E., Van Alphen, J., Lapchin, L., Rivero, A., Christides, J., Bernstein, C. 2003. Energy dynamics in a parasitoid foraging in the wild. *Journal of Animal Ecology*, 72, 691-697.

-
- Casas, J., Pincebourde, S., Mandon, N., Vannier, F., Poujol, R., Giron, D. 2005. Lifetime nutrient dynamics reveal simultaneous capital and income breeding in a parasitoid. *Ecology*, 86, 545-554.
- Carvalho, R., Nascimento, A. 2002. Criação e utilização de *Diachasmimorpha longicaudata* para controle biológico de moscas das frutas (Tephritidae). En: *Controle Biológico no Brasil. Parasitóides e Depredadores*. Parra, J., Botelho, P., Correa-Ferreira, B., Bento J. (eds.). ed. Manole Ltda., Barueri, SP, Brasil. 165-170 p.
- Chapman, R. 1998. *The Insects: Structure and Function*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Chen, L., Fadamiro, H. 2006. Comparing the effects of five naturally occurring monosaccharide and oligosaccharide sugars on longevity and carbohydrate nutrient levels of a parasitic phorid fly, *Pseudacteon tricuspis*. *Physiological Entomology*, 31, 46-56.
- DeBach, P., Hagen, K. 1964. Manipulation of entomophagous species. En: *Biological control of insect pests and weeds*. DeBach, P. (ed.). Chapman & Hall, London. 429-458 p.
- DeBach, P., Rosen, D. 1991. *Biological control by natural enemies* (2nd ed.). Cambridge, England: Cambridge Univ. Press.
- De Moreno, L., Marín, M., De Rincón, C., Sandoval, L. 1995. Determinación por HPLC de los azúcares en los frutos de guayaba (*Psidium guajava* L.) de una plantación comercial del Municipio Mara. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad del Zulia*, 12, 467-483.
- Duan, J., Messing, R. 1997. Biological control of fruit flies in Hawaii: Factors affecting non-target risk analysis. *Agriculture and Human Values*, 14, 227-236.
- Eben, A., Benrey, B., Sivinski, J., Aluja, M. 2000. Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 29, 87-94.
- Eijs, I., Ellers, J., Van Duinen, G. 1998. Feeding strategies in drosophilid parasitoids: the impact of natural food resources on energy reserves in females. *Ecological Entomology*, 23, 133-138.
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46, 387-400.
- Eilenberg, J., Hokkanen, H. 2006. *An ecological and societal approach to biological control*. Springer. Press. The Netherlands.
- Ellers, J., van Alphen, J., Sevenster, J. 1998. A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *Journal of Animal Ecology*, 67, 318-324.
- Elzen, G., King, E. 1999. Periodic Release and Manipulation of Natural Enemies. En: *Handbook of biological control. Principles and Applications of Biological Control*. Bellows, F., Fisher, T. (eds.). Academic Press. 253 p.
- Fadamiro, H., Heimpel, G. 2001. Effects of partial sugar deprivation on lifespan and carbohydrate mobilization in the parasitoid *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94, 909-916.
- Fadamiro, H., Chen, L. 2005. Utilization of aphid honeydew and floral nectar by *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of imported fire ants, *Solenopsis* spp. (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Control*, 34, 73-82.
- Flanders, S. 1942. Oösorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 35, 251-266.
- Flanders, S. 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. *Canadian Entomologist*, 82, 134-40.
- Giron, D., Casas, J. 2003. Lipogenesis in an adult parasitic wasp. *Journal of Insect Physiology*, 49, 141-147.

- Guimarães, J., Zucchi, R. 2004. Parasitism behavior of three species of Eucolinae (Hymenoptera: Figitidae) fruit fly parasitoids (Diptera) in Brazil. *Neotropical Entomology*, 33, 217-224.
- Gurr, G., Scarrat, S., Wratten, S., Berndt, L., Irvin, N. 2004. Ecological engineering, habitat manipulation and pest management. En: *Ecological Engineering for Pest Management. Advances in Habitat Manipulation for Arthropods* Gurr, G., Wratten, S., Altieri, M. (eds) CSIRO, Australia.
- Hagley, E., Barber, D. 1992. Effect of food sources on the longevity and fecundity of *Pholetesor ornigis* (Weed) (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist*, 124: 241-246.
- Hajek, A. 2004. Natural enemies, an introduction to biological control. Cambridge, University Press, 378 p.
- Heimpel, G., Collier, T. 1996. The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biological Reviews*, 71, 373-400.
- Heimpel, G., Mangel, M., Rosenheim, J. 1998. Effects of time limitation and egg limitation on lifetime reproductive success of a parasitoid in the field. *The American Naturalist*, 152, 273-289.
- Heimpel, G., Rosenheim, J., Kattari, D. 1997. Adult feeding and lifetime reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83, 305-315.
- Heimpel, G., Rosenheim, J. 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 11, 160-168.
- Hein, S., Dorn, S. 2008. The parasitoid of a fruit moth caterpillar utilizes fruit components as nutrient source to increase its longevity and fertility. *Biological Control*, 44, 341-348.
- Hickman J., Lövei G., Wratten S. 1995. Pollen feeding by adults of the hoverfly *Melanostoma fasciatum* (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 22, 387-92.
- Hogg, B., Bugg, R., Daane, K. 2011. Attractiveness of common insectary and harvestable floral resources to beneficial insects. *Biological Control*, 56, 76-84.
- Idris, A., Grafius, E. 1995. Wildflowers as nectar sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology*, 24, 1726-1735.
- Irvin, N., Wratten, S., Frampton, C., Bowie, M. Evans, A., Moar, N. 1999. The phenology and pollen feeding of three hover fly (Diptera: Syrphidae) species in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 26, 105-115.
- Irvin, N., Hoddle, M., Castle, S. 2007. The effect of resource provisioning and sugar composition of foods on longevity of three *Gonatocerus* spp., egg parasitoids of *Homalodisca vitripennis*. *Biological Control*, 40, 69-79.
- Jacob, H., Evans, E. 1998. Effects of sugar spray and aphid honeydew on field populations of the parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology*, 27, 1563-1568.
- Jervis, M. 2005. *Insects as Natural Enemies: A Practical Perspective*. Kluwer Academic Publishers. 764 p.
- Jervis, M., Ellers, J., Harvey, J. 2008. Resource Acquisition, Allocation, and Utilization in Parasitoid Reproductive Strategies. *Annual Review of Entomology*, 53, 361-385.
- Jervis, M., Ferns, P. 2005. The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of *fitness* and of resource allocation. *Oikos*, 107, 449-460.
- Jervis, M., Kidd, N. 1986. Host feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Review*, 61, 395-434.
- Jervis, M., Kidd, N., Fitton, M., Huddleston, T., Dawah, H. 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History*, 27, 67-105.

-
- Jervis, M., Kidd, N., Heimpel, G. 1996. Parasitoid adult feeding behaviour and biocontrol-a review. *Biocontrol News and Information*, 17, 11-26.
- Jonsson, M., Wratten, S., Landis, D., Gurr, G. 2008. Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biological Control*, 45, 172-175.
- Kogan, M., Gerling, D., Maddox, J. 1999. Enhancement of Biological Control in Annual Agricultural Environments. En: *Handbook of biological control. Principles and Applications of Biological Control*. Bellows, F., Fisher, T. (eds.). Academic Press. 253 p.
- Koul, O., Dhaliwal, G., Cuperus, G. (eds.). 2004. Integrated pest management: potential, constraints and challenges. CABI international, Wallingord, UK.
- Koul, O., Cuperus, G. (eds) 2007. Ecologically based integrated pest management. CABI international, Wallingord, UK.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. En: *Insect-Plant Interactions*. Bernays, E. (ed.), CRC Press, Boca Raton. 81-129 p.
- Landis, D., Wratten, S., Gurr, G. 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.
- Lavandero, B., Wratten, S., Shishehbor, P., Worner, S. 2005. Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): movement after use of nectar in the field. *Biological Control*, 34, 152-158.
- Lawrence, P. 1981. Host vibration: a cue to host location by the parasitoid *Biosteres longicaudatus*. *Oecologia*, 48, 249-251.
- Lee, J., Andow, D., Heimpel, G. 2006. Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecological Entomology*, 31, 470-480.
- Lee, J., Heimpel, G. 2003. Sugar feeding by parasitoids in cabbage fields and the consequences for pest control. Proc. 1st Int. Symp. Biol. Control of Arthropods. Honolulu, Hawaii. 220-225 p.
- Lee, J., Heimpel, G., Leibe, G. 2004. Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 111, 189-199.
- Lee, J., Heimpel, G. 2008. Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *Journal of Animal Ecology*, 77, 565-572.
- Lundgren, J. 2009. Relationships of Natural Enemies and Non-prey Foods. Springer International, Dordrecht, The Netherlands.
- Luo, S., Li, J., Liu, X., Lu, Z., Pan, W., Zhang, Q. 2010. Effects of six sugars on the longevity, fecundity and nutrient reserves of *Microplitis mediator*. *Biological Control*, 52, 51-57.
- Messing, R., Jang, E. 1992. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) to host fruit stimuli. *Biological Control*, 21, 1189-1195.
- Montoya, P., Benrey, B., Barrera, J., Zenil, M., Ruiz, L., Liedo, P. 2003. Oviposition behavior and conspecific host discrimination in *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), a fruit fly parasitoid. *Biocontrol Science and Technology*, 13, 683-690.
- Morales-Ramos, J., Rojas, M., King, E. 1996. Significance of adult nutrition and oviposition experience on longevity and attainment of full fecundity of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 89, 555-563.
- Moreira, R., De María, C. 2001. Sugars in honey. *Quimica Nova*, 24, 516-525.
- Morris, D. 1948. Quantitative determination of carbohydrates with Dreywood's anthrone reagent. *Science*, 107, 254.

- Oldham, S., Montagne, J., Radimerski, T., Thomas, G., Hafen, E. 2000. Genetic and biochemical characterization of dTOR, the *Drosophila* homolog of the target of rapamycin. *Genes & Development*, 18, 2689-2694.
- Olson, D., Andow, D. 1998. Larval crowding and adult nutrition effects on longevity and fecundity of female *Trichogramma nubilale* (Ertle and Davis) (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 27, 507-514.
- Olson, D., Fadamiro, H., Lundgren, J., Heimpel, G. 2000. Effect of sugar feeding on carbohydrate and lipid metabolism in a parasitoid wasp. *Physiological Entomology*, 25, 17-26.
- Onagbola, E., Fadamiro, H., Mbata, G. 2007. Longevity, fecundity, and progeny sex ratio of *Pteromalus cerealellae* in relation to diet, host provision, and mating. *Biological Control*, 40, 222-229.
- Ovruski, S. 1994. Comportamiento en la detección del huésped en *Aganaspis pelleranoi* (Brèthes) (Hymenoptera: Cynipoidea, Eucoilidae) parasitoide de larvas de *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 53, 121-127.
- Ovruski, S., Aluja, M., Sivinski, J., Wharton, R. 2000. Hymenopteran parasitoids on fruit infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and the southern United States: diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. *International Journal of Pest Management*, 5, 81-107.
- Ovruski, S., Schliserman, P., Aluja, M. 2004. Indigenous parasitoids (Hymenoptera) attacking *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in native and exotic host plants in Northwestern Argentina. *Biological Control*, 29, 43-57.
- Ozkan, C. 2007. Effect of food, light and host instar on the egg load of the synovigenic endoparasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Pest Science*, 80, 79-83.
- Peshin, R., Dhawan. A. 2009. Integrated Pest Management: Innovation-Development Process. Springer Science. India.
- Purcell, M., Jackson, C., Long, J., Batchelor, M. 1994. Influence of guava ripening on parasitism of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae), by *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and other parasitoids. *Biological Control*, 4, 396-403.
- Riddick, E. 2007. Influence of honey and maternal age on egg load of lab-cultured *Cotesia marginiventris*. *BioControl*, 52, 613-618.
- Rivero, A., Casas, J. 1999. Rate of nutrient allocation to egg production in a parasitic wasp. *Proceedings of the Royal Society London B*, 266, 1169-1174.
- Rivero, A., Casas, J. 1999. Incorporating physiology into parasitoid behavioral ecology: the allocation of nutritional resources. *Researches in Population Ecology*, 41, 39-45.
- Rivero, A., Giron, D., Casas, J. 2001. Lifetime allocation of juvenile and adult nutritional resources to egg production in a holometabolous insect. *Proceedings of the Royal Society London B*, 268, 1231-1237.
- Rivero, A., West, S. 2002. The physiological costs of being small in a parasitic wasp. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 407-420.
- Röse, U., Lewis, J., Tumlinson, J. 2006. Extrafloral nectar from cotton *Gossypium hirsutum* as a food source for parasitic wasps. *Functional Ecology*, 20, 67-74.
- Schmale, I., Wäckers, F., Cardona, C., Dorn, S. 2001. Control potential of three hymenopteran parasitoid species against the bean weevil in stored beans: the effect of adult parasitoid nutrition on longevity and progeny production. *Biological Control*, 21, 134-139.
- Scott, R., Schuldiner, O., Neufeld, T. 2004. Role and regulation of starvation-induced autophagy in the *Drosophila* fat body. *Developmental Cell*, 7, 167-178.

-
- Siekman, G., Tenhumberg, B., Keller, M. 2001. Feeding and survival in parasitic wasps: Sugar concentration and timing matter. *Oikos*, 95, 425-430.
- Siekman, G., Keller, M., Tenhumberg, B. 2004. The sweet tooth of adult parasitoid *Cotesia rubecula*: ignoring hosts for nectar?. *Journal of Insect Behavior*, 17, 459-476.
- Sivinski, J., Aluja, M., López, M. 1997. The spatial and temporal distributions of parasitoids of Mexican *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) within the canopies of fruit trees. *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 604-618.
- Sivinski, J., Aluja, M., Holler, T., Eitam, A. 1998. Phenological comparison of two braconid parasitoids of the Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, 27, 360-365.
- Sivinski, J., Piñero, J., Aluja, M. 2000. The distributions of parasitoids (Hymenoptera) of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) along an altitudinal gradient in Veracruz, Mexico. *Biological Control*, 18, 258-269.
- Sivinski, J., Aluja, M., Holler, T. 2006. Food sources for adult *Diachasmimorpha longicaudata*, a parasitoid of tephritid fruit flies: effects on longevity and fecundity. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118, 193-202.
- Steppuhn, A., Wäckers, F. 2004. HPLC sugar analysis reveals the nutritional state and the feeding history of parasitoids. *Functional Ecology*, 18, 812-819.
- Strand, M., Casas, J. 2007. Parasitoid and host nutritional physiology in behavioral ecology. En: *Behavioural Ecology of Parasitoids*. Wajnberg, E., van Alphen, J. (eds.). Oxford: Blackwell. 129-171 p.
- Suarez, R., Darveau, C., Welch, K., O'Brien, D., Roubik, D., Hochachka, P. 2005. Energy metabolism in orchid bee flight muscles: carbohydrate fuels all. *Journal of Experimental Biology*, 208, 3573-3579.
- Thompson, S. 1999. Nutrition and culture of entomophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 44, 561-592.
- Thompson, S. 2003. Trehalose – the insect ‘blood’ sugar. *Advances in Insect Physiology*, 31, 205-285.
- Todd, F., Vansell, G. 1942. Pollen grains in nectar and honey. *Journal of Economic Entomology*, 35, 728-731.
- van Handel, E. 1985. Rapid determination of glycogen and sugars in mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 1, 299-301.
- Wäckers, F. 2001. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology*, 47, 1077-1084.
- Wäckers, F. 2003. The effect of food supplements on parasitoid-host dynamics. 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods. Netherlands Institute of Ecology, Center of Terrestrial Ecology, Heteren, The Netherlands. 226 p.
- Wäckers, F. 2004. Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control*, 29, 307-314.
- Wäckers, F. 2005. Suitability of (extra-) floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. En: *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and its Applications*. Wäckers, L., van Rijn, P., Bruin, J. (eds.). Cambridge University Press, U.K. 17-74 p.
- Wang, X., Messing, R. 2004. Potential interactions between pupal and egg- or larval-pupal parasitoids of tephritid fruit flies. *Environmental Entomology*, 33, 1313-1320.

- Wharton, R., Ovruski, S., Gilstrap, F. 1998. Neotropical Eucilidae (Cynipoidea) associated with fruit infesting Tephritidae, with new records from Argentina, Bolivia and Costa Rica. *Journal of Hymenoptera Research*, 7, 102-115.
- Wu, H., Meng, L., Li, B. 2008. Effects of feeding frequency and sugar concentrations on lifetime reproductive success of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 45, 353-359.
- Wyckhuys, K., Strange-George, J., Kulhanek, C., Wäckers, F., Heimpel, G. 2008. Sugar feeding by the aphid parasitoid *Binodoxys communis*: How does honeydew compare with other sugar sources?. *Journal of Insect Physiology*, 54, 481-491.