



# **COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSGRADO EN FITOSANIDAD**

**ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA**

***Trichogramma atopovirilia* (OATMAN & PLATNER)  
(HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE)  
REPRODUCIDA EN HUEVOS DE UN HUÉSPED  
NATURAL Y UNO FACTICIO**

**ADRIANA ACEVEDO ALCALÁ**

**T E S I S**

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA  
OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

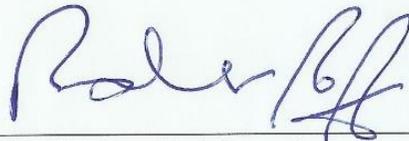
**2020**

La presente tesis titulada "*Trichogramma atopovirilia* (OATMAN & PLATNER) (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE) REPRODUCIDA EN HUEVOS DE UN HUÉSPED NATURAL Y UNO FACTICIO" realizada por la alumna; Adriana Acevedo Alcalá bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS  
FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

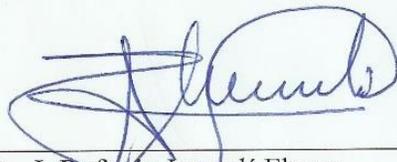
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. Esteban Rodríguez Leyva

ASESOR



Dr. J. Refugio Lomelí Flores

ASESOR



Dr. Martín Palomares Pérez

Montecillo, Texcoco, Estado de México, septiembre de 2020

***Trichogramma atopovirilia* (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE)  
REPRODUCIDA EN HUEVOS DE UN HUÉSPED NATURAL Y UNO FACTICIO**

Adriana Acevedo Alcalá, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2020

**RESUMEN**

Algunas especies del género *Trichogramma* se usan como agentes de control biológico por aumento contra lepidópteros en muchos lugares del mundo, y generalmente se reproducen en huéspedes facticios para disminuir costos de producción. Sin embargo, la calidad de éstos influye en la biología del parasitoide. El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto del tamaño de un huésped natural (*Spodoptera frugiperda*), y dos tamaños del huésped facticio *Sitotroga cerealella* (huevo grandes y pequeños), en las aptitudes biológicas de *T. atopovirilia*. El parasitoide se recolectó de huevos de *S. frugiperda* en campos de maíz en Guanajuato, México. Se establecieron tres crías del parasitoide, una sobre cada calidad de huésped por tres generaciones antes de realizar las evaluaciones. Las crías de *T. atopovirilia* y los ensayos se desarrollaron a  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $75 \pm 5\%$  HR y 12:12 h L: O. El diámetro del huevo de *S. frugiperda* fue mayor por el doble a *S. cerealella* ( $524.1 \pm 1.8$  vs  $263.1 \pm 2.0$   $\mu$ ), los parasitoides criados en el huésped natural fueron más grandes (20%) que los emergidos del huésped facticio. La emergencia de *T. atopovirilia* varió de 87-95% en cualquier huésped, y no hubo diferencias en el tiempo de desarrollo entre tratamientos. La fecundidad de *T. atopovirilia* sobre *S. frugiperda* fue más del doble que *S. cerealella* (145 vs 54 a 57 huevos por hembra). *T. atopovirilia* inició oviposición durante las primeras 24 h de edad y colocó huevos hasta el último día de vida. En ambos huéspedes la mayor tasa de oviposición ocurrió en los primeros cinco días de vida; para ese día se había colocado alrededor del 50% de los huevos totales. La proporción sexual en ambos huéspedes fue 7:3 (♀, ♂). Los adultos del parasitoide desarrollados en *S. frugiperda* con disponibilidad de miel tuvieron mayor longevidad (12.8 d), seguidos de los desarrollados en *S. cerealella* con miel (10.7 d). Sin disponibilidad de miel no hubo diferencia entre tratamientos (4.4 a 5.4 d). En este trabajo se discuten algunas ventajas y desventajas de la cría en cada huésped.

**Palabras clave:** *Spodoptera frugiperda*, *Sitotroga cerealella*, control biológico, calidad de huésped.

# ***Trichogramma atopovirilia* (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE) REARED IN NATURAL AND A FACTITIOUS HOST**

Adriana Acevedo Alcalá, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2020

## **ABSTRACT**

Some *Trichogramma* species are used in augmentative biological control programs against lepidopterans pests, in many places around the world. They are reproduced in factitious hosts and their quality influences biological traits of the parasitoids. The aim of this work was to determine the effect of size of a natural host (*Spodoptera frugiperda*), and two sizes of a factitious host (large and small *Sitotroga cerealella* eggs), on the biological fitness of *T. atopovirilia*. This parasitoid was collected from *S. frugiperda* eggs on maize in Guanajuato, Mexico. A rearing colony was established on each host quality for three generations prior to testing. The colonies, rearing and the assays were carried out at  $25 \pm 2^\circ \text{C}$ ,  $75 \pm 5\% \text{RH}$  and 12:12 h L: O. Diameter of *S. frugiperda* egg was almost twice that of *S. cerealella* ( $524.1 \pm 1.8$  vs  $263.1 \pm 2.0 \mu$ ), parasitoids reared in a natural host were larger (20%) than those emerged from the factitious host. The emergence of *T. atopovirilia* ranged from 87 to 95% in any host, and there were no differences in development time among treatments. Fecundity of *T. atopovirilia* on *S. frugiperda* was more than double compared to *S. cerealella* (145 vs 54 to 57 eggs per female). *T. atopovirilia* began oviposition during the first 24 h of age and laid eggs until its death. The highest oviposition rate occurred in the first 5 d of life in any treatment; when about 50% of total eggs load had been laid. The sex ratio in any treatment was 7: 3 (♀, ♂). The parasitoids developed in *S. frugiperda* with honey availability obtained greater longevity (12.8 d), followed by those developed in *S. cerealella* with honey (10.7 d). Without availability of honey there was no difference among treatments (4.4 to 5.4 d). Some advantages and disadvantages of rearing the wasp in each host are discussed here.

**Key words:** *Spodoptera frugiperda*, *Sitotroga cerealella*, biological control, host quality.

## **DEDICATORIA**

\*A mis padres Lorena Alcalá Vallejo y Adrián Acevedo Luna, gracias por su amor y su apoyo incondicional.

\*A mi hermana Patricia Acevedo Alcalá por siempre animarme en todo.

\*A mi esposo Jovani Tepato Barba por su amor, comprensión y apoyo en todo momento.

\*A la traviesa Frida.

## AGRADECIMIENTOS

A los millones de mexicanos que, con sus aportaciones tributarias, financiaron parte de mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca completa, lo cual me permitió continuar con mi formación académica.

Al Colegio de Postgraduados por darme la oportunidad de realizar mi maestría.

Al Dr. Esteban Rodríguez Leyva, por ser mi consejero y ayudarme en mi formación académica. Gracias por sus críticas en el trabajo experimental y de escritura.

Al Dr. J. Refugio Lomelí Flores, por ser parte de mi consejo y apoyarme con dudas presentes durante la investigación.

Al Dr. Martín Palomares Pérez, por aceptar formar parte de mi consejo y sus comentarios para realizar un mejor trabajo.

Al M.C. Jorge M. Valdez Carrasco por su ayuda y consejos en la toma de fotografías para la investigación.

A Susana Rodríguez y Nadia Gómez por el apoyo en el cuidado de las crías de insectos, por su amistad y los consejos brindados.

A mis amigos: Janet, Reyna, Elissa, Marlen, Elizeth, Viri, Anell, Marino, Oscar, entre otros que me ayudaron y acompañaron durante el proceso de la maestría.

Al personal administrativo Silvia, Carmen y Tania por la ayuda y los consejos brindados durante mi formación.

A mis profesores, Arturo Huerta de la Peña, Víctor Santiago Santiago y Ma. De la Luz Ramírez Vázquez por contribuir en mi formación académica, creer en mí y animarme a realizar la maestría.

## CONTENIDO

RESUMEN .....	iii
ABSTRACT .....	iv
LISTA DE CUADROS .....	ix
LISTA DE FIGURAS .....	x
1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. OBJETIVOS .....	4
2.1 Objetivo general .....	4
2.2 Objetivos específicos .....	4
3. REVISIÓN DE LITERATURA .....	5
3.1 Maíz en México.....	5
3.2 <i>Spodoptera frugiperda</i> .....	5
3.3 Métodos de control.....	7
3.3.1 Control cultural.....	8
3.3.2 Control químico.....	8
3.3.3 Control biológico.....	9
3.4 Trichogrammatidae .....	10
3.5 Producción masiva de <i>Trichogramma</i> .....	10
3.6 Influencia de características de los huéspedes sobre el parasitoide .....	10
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	12
4.1 Material biológico .....	12
4.2 Tamaño del huésped de <i>T. atopovirilia</i> .....	13
4.3 Tamaño de <i>T. atopovirilia</i> .....	13
4.4 Porcentaje de emergencia y número de parasitoides por huevo .....	14
4.5 Tiempo de desarrollo de <i>T. atopovirilia</i> .....	14
4.6 Fecundidad de <i>T. atopovirilia</i> .....	14
4.7 Longevidad de adultos de <i>T. atopovirilia</i> .....	15
4.8 Análisis estadísticos.....	15
5. RESULTADOS.....	16
5.1 Tamaño del huésped y de <i>T. atopovirilia</i> .....	16
5.2 Porcentaje de emergencia y número de parasitoides por huevo .....	17

5.3 Tiempo de desarrollo de <i>T. atopovirilia</i> .....	17
5.4 Fecundidad de <i>T. atopovirilia</i> .....	18
5.5 Longevidad de <i>T. atopovirilia</i> .....	19
6. DISCUSIÓN .....	20
7. CONCLUSIÓN.....	24
8. LITERATURA CITADA .....	25

## LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1.** Tamaño de huésped y de *Trichogramma atopovirilia* (media  $\pm$  EE) desarrollados en condiciones de laboratorio ( $25 \pm 2$  °C,  $75 \pm 5$  % HR y 12:12 h L: O)..... 16
- Cuadro 2.** Parámetros biológicos de *Trichogramma atopovirilia* en un huésped natural y dos tamaños de un huésped facticio ( $25 \pm 2$ °C,  $75 \pm 5$  % HR y 12:12 h L: O). ..... 19

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Tiempo de desarrollo en días de *Trichogramma atopovirilia* sobre un huésped natural y dos tamaños de un huésped facticio ( $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $75 \pm 5\%$  HR y 12:12 h L: O)..... 17
- Figura 2.** Fecundidad de *Trichogramma atopovirilia* sobre un huésped natural y dos tamaños de un huésped facticio (HG= huevos grandes, HP= huevos pequeños). ..... 18

## 1. INTRODUCCIÓN

*Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae), gusano soldado de otoño o gusano cogollero, es una especie nativa del trópico y subtropico americano y se distribuye ampliamente en este continente (Andrews, 1988; Ashley *et al.*, 1989; Goergen *et al.*, 2016). Además, se convirtió en una plaga invasiva a partir de 2016 en al menos 40 países en África y algunos de Asia, particularmente en el sudeste, incluyendo India, China y Tailandia (Sparks, 1979; Chormule *et al.*, 2019; FAO, 2020). Es una plaga polífaga que se alimenta de cultivos de importancia económica, tales como maíz, sorgo, arroz, otros pastos y algodónero (Casmuz *et al.*, 2010; Montezano *et al.*, 2018).

La larva de *S. frugiperda* ocasiona daños directos en el cultivo de maíz al alimentarse de la yema de crecimiento principal, y esto puede ocasionar la muerte de las plantas (Luginbill, 1928; Jaramillo *et al.*, 1989). También ocasiona daños en el tejido foliar de maíz u otras plantas dependiendo del tamaño de la población y susceptibilidad de las mismas (Ruppel *et al.*, 1964; García Roa *et al.*, 1999; Capinera, 2017). En maíz si no se realizan medidas de combate sobre *S. frugiperda*, se estima que reduce el rendimiento del 45% en México y 72% en Argentina (Murúa *et al.*, 2006; Blanco *et al.*, 2014). En los países de reciente ingreso en África las pérdidas se estimaron entre el 20 y 50 % (Early *et al.*, 2018). El daño de *S. frugiperda* puede ser grave si ataca al maíz en los primeros dos meses después de la siembra. Por lo que el control químico es una de las herramientas más frecuentes en esta etapa fenológica, con las consecuencias documentadas en la selección de resistencia, contaminación y eliminación de insectos benéficos (Jaramillo *et al.*, 1989; Morillo y Notz, 2001; Tagliari *et al.*, 2010).

*Spodoptera frugiperda* tiene alrededor de 390 enemigos naturales, 50% de éstos son parasitoides, pero sólo algunos han recibido atención como agentes potenciales de control biológico (Molina-Ochoa *et al.*, 2001; Bahena y Cortez, 2015; Jaraleño-Teniente *et al.*, 2020). Es probable que debido a los riesgos de daño en la yema de crecimiento principal en maíz, en las etapas tempranas de desarrollo, se haya explorado por mucho tiempo el uso de parasitoides de huevo para el combate de esta plaga. Eso en adición a la facilidad de reproducción del enemigo natural podría explicar, en buena parte, el interés en liberaciones masivas de varias especies de *Trichogramma*. Estos parasitoides de huevo se usan en control biológico por aumento (inundación) contra varios lepidópteros plaga en el mundo. Por ejemplo: *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1976),

*Diatraea* spp., *Chilo* spp. (Lepidoptera: Crambidae), o *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae). Aunque Rusia y China tienen el primer lugar en la liberación de *Trichogramma* en varios millones de hectáreas (Smith, 1996; Van Lenteren y Bueno, 2003; Van Driesche *et al.*, 2007), en Brasil y México se ha usado *Trichogramma* spp. por décadas para combatir barrenadores de la caña de azúcar, en menor medida gusano rosado del algodón y *S. frugiperda* en maíz (Williams *et al.*, 2013; Jaraleño-Teniente *et al.*, 2020).

Para usar *Trichogramma* en programas de control biológico por aumento es indispensable la producción masiva en laboratorio (Clausen, 1940; Van Driesche *et al.*, 2007). Para lograr esa producción masiva, considerando costos factibles para la comercialización, se utilizan huéspedes facticios y en muchos países se usa preferentemente *Sitotroga cerealella* (Oliver, 1789) (Lepidoptera: Gelechiidae), aunque también se usan otras especies como *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1789) y *Corcyra cephalonica* (Station, 1866) (Lepidoptera: Pyralidae) (Lewis *et al.*, 1976; Bernardi *et al.*, 2000). Debido a que el huevo (=huésped) es la única fuente de nutrientes para el desarrollo de *Trichogramma* (Lampson *et al.*, 1996), la calidad del huevo constantemente se ha evaluado para mejorar el proceso de producción de los parasitoides, y mejorar potencialmente sus aptitudes biológicas (Corrigan y Laing, 1994).

En los parasitoides de huevo-huevo, como *Trichogramma*, los rasgos biológicos están definitivamente influenciados por la calidad del huésped (Dias-Pini *et al.*, 2014). Por ello las hembras de *Trichogramma* eligen parasitar o no al huésped, y esto causará efectos benéficos o perjudiciales en la aptitud biológica de su descendencia (Klomp y Teerink, 1966; Van Lenteren y Bigler, 2010). Algunos aspectos importantes para los parasitoides son tamaño, forma y capacidad de búsqueda (Schmidt y Smith, 1986, 1987). La calidad del huésped podría afectar a los parasitoides adultos en su longevidad, el vigor y capacidad parasítica (Marston y Ertle, 1973). Por ejemplo, cuando *Trichogramma atopovirilia* (Oatman & Platner, 1983) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) se desarrolló en *A. kuehniella* tuvo tasas de vuelo mayores al compararse con individuos que se desarrollaron en *S. cerealella* y *C. cephalonica* (Dias-Pini *et al.*, 2014).

El tamaño del huevo huésped afecta el número de organismos por unidad, sexo, vigor y tamaño del organismo que emergerá (Marston y Ertle, 1973). Los adultos más grandes de *Trichogramma pretiosum* (Riley, 1879) provinieron de huéspedes grandes, y el tamaño tuvo correlación positiva con algunos atributos biológicos (Bai *et al.*, 1992). Cuando *T. pretiosum* y *T.*

*minutum* Riley (1871) se desarrollaron en huéspedes naturales como *Trichoplusia ni* (Hübner, 1800-1803) (Lepidoptera: Noctuidae), *Choristoreuna fumiferana* (Clemens, 1865) (Lepidoptera: Tortricidae), *Lambdina fiscellaria* (Guenée, 1857) (Lepidoptera: Geometridae) y *Manduca sexta* (L. 1763) (Lepidoptera: Sphingidae) se obtuvieron parasitoides de mayor tamaño, al compararse con los individuos que provinieron del huésped facticio *S. cerealella* (Bai *et al.*, 1992; Bouchier *et al.*, 1993; Corrigan y Laing, 1994). En los parasitoides de huevo, el huésped no sólo afecta el tamaño del parasitoide sino también la fecundidad de la progenie; en general, la fecundidad de los parasitoides aumenta en relación a la longevidad y su tamaño (Bouchier *et al.*, 1993; Kuhlmann y Mills, 1999). Los adultos grandes de *Trichogramma* viven más tiempo y tienen mayor éxito en la búsqueda del macho, en contraste con los parasitoides pequeños (Kazmer y Luck, 1995). Además, la calidad del huésped también puede influir en la longevidad y la proporción sexual de la progenie (Corrigan y Laing, 1994; Kuhlmann y Mills, 1999).

La relación entre el tamaño del huésped y las características biológicas de los parasitoides es indispensable para conocer su calidad (Godfray, 1986). Esa calidad se puede medir mediante parámetros que aseguren parasitoides con características deseables y que incrementen sus posibilidades de parasitismo una vez que se liberen (Van Lenteren y Bigler, 2010; Taghikhani *et al.*, 2019). En la mayoría de las crías comerciales de *Trichogramma* spp. en México y Brasil se usan huevos del huésped facticio *S. cerealella* sin diferenciar las calidades (tamaños de huevo) dentro de la colonia del huésped (Bernardi *et al.*, 2000; Gómez *et al.*, 2006). Además, sólo en contadas ocasiones se compara la calidad de los parasitoides con esas calidades de huéspedes facticios y huéspedes naturales. De manera general, la diferencia entre tamaños de huevo (calidades) de *S. cerealella* pueden considerarse en dos categorías a) grandes y b) pequeños. Estas calidades pueden separarse con tamices comerciales del número 25 y 60 (0.7100 mm y 0.2500 mm, respectivamente) y pueden representar alrededor del 8 y 65% del total de huevos de una cría comercial de *S. cerealella* (Acevedo-Alcalá, datos sin publicar). El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto del tamaño de un huésped natural (*S. frugiperda*) y dos tamaños de un facticio en las características biológicas de *T. atopovirilia*.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo general**

Determinar el efecto de la calidad de un huésped natural y uno facticio en las características biológicas de *Trichogramma atopovirilia*.

### **2.2 Objetivos específicos**

Determinar el efecto del tamaño del huésped sobre el tamaño del parasitoide *T. atopovirilia*.

Determinar el efecto del tamaño del huésped en el tiempo de desarrollo y fecundidad de *T. atopovirilia*.

### 3. REVISIÓN DE LITERATURA

#### 3.1 Maíz en México

El maíz es un alimento básico en la dieta de millones de personas en el mundo (Reséndiz *et al.*, 2016). México, como centro de origen y domesticación de la planta tiene la mayor variabilidad genética, morfológica y fenológica de la especie, lo que contribuyó a la adaptación en cientos de ambientes, y a que las características de variabilidad permitieran mantener rendimiento del cultivo en diferentes áreas agroecológicas (Pecina-Martínez *et al.*, 2011).

La importancia del maíz en México va más allá de área productiva (alrededor de 7.6 millones de hectáreas cultivadas por año en México). Este grano forma parte de la identidad cultural, el consumo per cápita es de 345.6 kg, se consume como grano y en toda la variedad imaginable de productos y derivados. Por su volumen de producción, en México el maíz tiene una participación dominante en los cereales, alrededor del 89% (SIAP, 2019). En México alrededor de 3.15 millones de personas cultivan maíz; y la producción de temporal emplea 2.6 millones de agricultores, que llegan a producir aproximadamente 14 millones de toneladas al año (Nadal, 2000). Existen varios factores que pueden limitar la producción, o que la limitan constantemente. Además de la dependencia de las lluvias para un adecuado desarrollo, existen más de 57 artrópodos que pueden atacar al maíz durante su cultivo o almacen (Mac Gregor y Gutierrez, 1983). Aunque la lista de las especies de importancia pueden variar dependiendo de la región, no hay duda que entre todas las plagas de insectos *Spodoptera frugiperda* es la de mayor importancia.

#### 3.2 *Spodoptera frugiperda*

**Origen y distribución.** *Spodoptera frugiperda* es nativa de América, con amplia distribución en regiones tropicales y subtropicales (Ashley *et al.*, 1989; Capinera, 2017), recientemente se reportó su presencia en 43 países de África y algunos asiáticos; India, China y Tailandia (Chormule *et al.*, 2019; FAO, 2020; Sparks, 1979).

**Hospedantes.** Presenta un amplio rango de hospedantes, se reportan 186 plantas principalmente en las familias Poaceae, Fabaceae, Solanaceae, Asteraceae, entre otras; el 64% de las plantas hospederas se encuentran en Norte y Centroamérica (Casmuz *et al.*, 2010). Aunque se

ha reportado principalmente afectando maíz, sorgo y otras gramíneas, también se tiene registrado que pueden causar pérdidas importantes en algodón, alfalfa y soya (Casmuz *et al.*, 2010). Además, ocasionalmente se detectó y causó lesiones en algunos frutales (manzana, uva, naranjo, papaya), pero es algo que no se considera común (Capinera, 2017).

**Descripción y ciclo de vida.** *S. frugiperda* completa su ciclo aproximadamente en 30 días en los meses de verano, pero puede ampliarse hasta 60 y 90 días en otras estaciones cuando las temperaturas son más bajas (Prasanna *et al.*, 2018). En condiciones de laboratorio ( $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ) Múrua y Virla (2004) reportaron un tiempo de desarrollo de  $36.88 \pm 8.95$  días. Pinheiro *et al.* (2008) encontraron que a temperaturas altas hay menor duración del ciclo. Estos autores reportaron que a 20, 25, 30 y  $32^\circ\text{C}$  *S. frugiperda* tuvo un tiempo de desarrollo de 65.92, 32.67, 23.33 y 21.40 d, respectivamente. Esto puede interpretarse como que esta especie puede extender el tiempo de desarrollo dependiendo del área geográfica y la temperatura.

-Huevo: El huevo mide alrededor de 0.4 mm de diámetro y 0.3 mm de altura. Los huevos los colocan en masa y la cantidad de huevos por masa varía (por lo general 100 a 200 huevos). Una hembra puede llegar a colocar un promedio de 1500 a 2000 huevos en su vida. En etapa de huevo dura alrededor de 2 a 3 días (Prasanna *et al.*, 2018). Múrua y Virla (2004) reportaron una duración de  $3.53 \pm 1.2$  días en condiciones de laboratorio ( $25^\circ\text{C}$ ); sin embargo, Giolo *et al.* (2002) reportaron 2 d en condiciones controladas ( $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ).

-Larva: Pasa por seis instares larvales. El primer instar antes de la alimentación es de color blanco claro y después de haberse alimentado adquiere un color verde (1.68 mm de longitud), el segundo instar es blanco pálido con un tinte marrón en el dorso y mide alrededor de 3.5 mm de longitud, el tercer instar tiene el cuerpo marrón claro en el dorso (6.35 mm de longitud), en el cuarto instar la cabeza es marrón rojizo y el cuerpo marrón oscuro en el dorso (10 mm de longitud), quinto instar de color marrón grisáceo en el dorso y con cabeza de color marrón oscuro, en este instar llega a medir 17.2 mm de longitud; en el último instar alcanza una longitud de 34.2 mm con una coloración marrón grisáceo en el dorso y cabeza marrón rojizo moteado con manchas blancas (Luginbill, 1928; Capinera, 2017). Una característica distintiva es que en la cabeza presenta líneas en forma de “Y” vista desde el dorso, además presenta cuatro puntos negros en forma de trapecio en el octavo segmento abdominal (García-Gutierrez *et al.*, 2012). La duración y el número de

ínstares larvales ésta influenciado por la temperatura, la cual puede ser de 38.9 días a 20°C y de 13.6 días con temperatura de 32°C (Pinheiro *et al.*, 2008).

-Pupa: Forma un capullo en forma ovalada y comúnmente pupa en el suelo. En estado de pupa dura alrededor de ocho a nueve días en el verano, pero con temperaturas bajas puede extenderse hasta 20 o 30 días (Prasanna *et al.*, 2018). En condiciones de laboratorio, cuando la temperatura oscilaba alrededor de 20°C duró 20.9 días, en contraste la pupa a 25, 30 y 32°C tuvo una duración de 9.80, 6.57 y 5.80 días, respectivamente (Pinheiro *et al.*, 2008).

-Adulto: La palomilla tiene una envergadura de 32 a 40 mm, el macho tiene el ala anterior sombreada gris y marrón, con manchas blancas triangulares en la punta y cerca del centro. La hembra con alas anteriores menos marcadas de color marrón grisáceo. Los adultos son más activos durante la noches cálidas y húmedas. El tiempo de oviposición depende de las condiciones ambientales, comúnmente es de tres a cuatro días. Las hembras depositan la mayoría de los huevos en los primeros cuatro a cinco días desde que iniciaron la oviposición (Luginbill, 1928; Capinera, 2017).

**Daños.** La larva es la que causa el daño debido a que se alimenta de la planta. En los primeros estadios la larva rara vez se come la hoja completamente, generalmente se alimenta del tejido foliar, dejando la epidermis membranosa intacta de un lado. Cuando la larva es más grande se alimenta de la zona del crecimiento (denominada cogollo) y también del follaje. Si la larva se alimenta del cogollo puede ocasionar la muerte de la planta, en cambio si se alimenta del follaje la planta puede recuperarse (Luginbill, 1928; Jaramillo *et al.*, 1989). En caso de que no se realicen medidas de combate, *S. frugiperda* puede reducir la producción de maíz en un 45% en México (Blanco *et al.*, 2014) y en un 72% en Argentina (Murúa *et al.*, 2006). Aunque apenas en el 2016 se reportó esta plaga en algunos países africanos, también se reportaron pérdidas del 20 y 50% en maíz (Early *et al.*, 2018). El daño fresco se determina revisando la última hoja formada, revisando si presenta daños (García *et al.*, 1999).

### 3.3 Métodos de control

Para determinar si se realizará o no algún tipo de control se debe monitorear y determinar el nivel de daño económico. Se deben llevar registros de la fecha de presencia de la plaga, el

incremento poblacional de la plaga, nivel de infestación, eventos climáticos como lluvia y la presencia de organismo benéficos. Para el monitoreo de *S. frugiperda* se revisan de 50 a 100 plantas continuas en cada sitio, y por sitio se contabiliza el número de plantas con daño de gusano cogollero. En el total de las plantas se determina el porcentaje de daño y si éste es mayor del 40% se procede a realizar un tipo de combate sobre la plaga (García *et al.*, 1999).

### **3.3.1 Control cultural**

Una actividad que ayuda a regular las poblaciones de *S. frugiperda* en maíz son los riegos nocturnos, que influyen en la oviposición de las hembras y ayuda a la mortalidad de las larvas pequeñas; en maíz de temporal se recomienda realizar las siembras cuando comienza la temporada de lluvias (García *et al.*, 1999). Por supuesto, respetar fechas de siembra y eliminar arvenses que puedan albergar poblaciones de la plaga cuando no hay cultivos de maíz.

### **3.3.2 Control químico**

Algunos de los plaguicidas que se tienen reportados para el control de *S. frugiperda* es Spinosad y en algunos casos con la mezcla de nucleopoliedrovirus (Méndez *et al.*, 2002), también se tiene reportado a metoxifenocida y azaridactina; éstos tres plaguicidas estan reportados como compatibles con los enemigos naturales (Zamora *et al.*, 2008). Sin embargo, en el caso de metoxifenocida se debe tomar en cuenta la residualidad para determinar la dosis letal mínima y que su efecto no actúe sobre los organismos benéficos (García-Gutierrez *et al.*, 2012). De acuerdo con Blanco *et al.* (2010), en México cada año se utilizan alrededor de 3000 toneladas de ingrediente activo para el combate de *S. frugiperda* en maíz.

Aunque uno de los principales métodos de control de *S. frugiperda* es el uso de plaguicidas organpsintéticos (García-Gutierrez *et al.*, 2012), se deben tomar en cuenta algunas de las desventajas de su utilización como, el aumento en los costos de producción, que es nocivo para la salud humana y elimina a organismo benéficos que contribuyen al control del insecto plaga; esto debido al uso indiscriminado de plaguicidas de amplio espectro como oxymatrine, spinosad y bifentrina (García-Gutierrez *et al.*, 2012; Ondarza-Beneitez, 2017).

### 3.3.3 Control biológico

Existen diversos enemigos naturales que atacan a los diferentes estados de desarrollo de *S. frugiperda*, hay registró de 390 enemigos naturales de los cuales 263 son parasitoides, 88 depredadores y 39 entomopatógenos (Molina-Ochoa *et al.*, 2001; Bahena y Cortez, 2015).

El grupo de depredadores de *S. frugiperda* es numeroso e incluye representantes de muchos órdenes y familias de Insecta. Por ejemplo, los dermápteros (=tijerillas) del género *Doru* sp. tienen un alto potencial de regulación natural pues depredan huevos y larvas pequeñas (Romero-Sueldo y Virla, 2009). Aquí también están los depredadores comunes como *Zelus* spp. (Hemiptera: Reduviidae), *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae), *Podisus* sp. (Hemiptera: Pentatomidae), y *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae) (Andrews, 1988; Hoballah *et al.*, 2004). Otros depredadores comunes de *S. frugiperda* son *Coleomegilla maculata* De Geer, 1975, *Hippodamia convergens* Guerin-Meneville, 1842 y *Cycloneda sanguinea* L. 1763 (Coleoptera: Coccinellidae) ((Hoballah *et al.*, 2004; Camacho-Báez *et al.*, 2012) que se alimentan generalmente de huevos de esta plaga. Jaraleño-Teniente *et al.* (2020) reportaron que en centinelas de *S. frugiperda*, en Guanajuato, México, los depredadores más comunes fueron *Doru taeniatum* Dohrn, 1862 (Dermaptera: Forficulidae), *Chrysoperla carnea* Stephens, 1836 (Neuroptera: Chrysopidae), *H. convergens*, hormigas (*Solenopsis* sp.), ácaros (*Balaustium* sp.), chinches (*Podisus* sp.) y avispas (*Polistes* sp.).

El grupo de parasitoides de *S. frugiperda* es todavía más numeroso. Además, este grupo es el que se considera como mejores agentes de control debido a su alta capacidad de búsqueda y especificidad (Salas y Salazar-Solís, 2003). Dentro de los géneros más comunes de este grupo se pueden mencionar como ejemplo a *Chelonus*, *Meteorus* y *Rogas* (Hymenoptera: Braconidae). *Campoletis* y *Pristomerus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Euplectrus* (Hymenoptera: Eulophidae), *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), *Archytas*, *Lespesia*, *Spallanzia* y *Winthemia* (Diptera: Tachinidae). Todos ellos, y otros géneros, se han localizado en muchas de las regiones agroecológicas del país con distinta abundancia y frecuencia (Carrillo-Sanchez, 1993). Por ejemplo, *Chelonus insularis* Cresson, 1865 (Hymenoptera: Braconidae) y *T. atopovirilia* se reportaron como dos de los parasitoides de *S. frugiperda* en Guanajuato (Jaraleño-Teniente *et al.*, 2020).

### **3.4 Trichogrammatidae**

De acuerdo con la base de datos universal de Chalcidoidea, la familia *Trichogrammatidae* está formada por avispa de tamaño pequeño, de 0.3 a 1.2 mm sin tomar en cuenta el ovipositor; con el ovipositor pueden medir alrededor de 1.8 mm de longitud. Esta familia incluye 83 géneros con 839 especies. Existen una gran cantidad de especies y subespecies de *Trichogramma* en todo el mundo, y pueden parasitar a más de 200 especies de insectos pertenecientes a 70 familias y ocho órdenes en diversos hábitats (Jalali *et al.*, 2016).

La mayoría de las especies de *Trichogramma* son endoparasitoides primarios, solitarios o gregarios (Strand y Vinson, 1984). La familia Trichogrammatidae es de amplia distribución, y el género más común es *Trichogramma* (Clausen, 1940). *Trichogramma* es parasitoide de huevos, y se han reproducido masivamente para su liberación en el control biológico por aumento contra plagas de lepidópteros (Clausen, 1940; Van Driesche *et al.*, 2007).

### **3.5 Producción masiva de *Trichogramma***

Hace varias décadas algunos entomólogos observaron que *Trichogramma* era una especie con potencial para emplearse en el control biológico por aumento, así se inició la reproducción de esta especie de manera semimasiva, y se realizaron ensayos para el combate de insectos plaga (Smith, 1996). Experimentando se descubrió que *Trichogramma* podía parasitar y reproducirse en huéspedes facticios, lo que contribuyó a reducir los costos de producción, e incrementó su potencial de uso (Parra *et al.*, 2015).

De acuerdo con Marston y Ertle (1973) *S. cerealella*, *A. kuehniella* y *C. cephalonica* son los huéspedes facticios más comunes para la cría masiva de varias especies de *Trichogramma*. Sin embargo, los investigadores prefieren utilizar a *S. cerealella* porque es más fácil de criar en comparación con las otras dos especies (Lewis *et al.*, 1976; Bernardi *et al.*, 2000). *S. cerealella* se utiliza con esos fines en muchos países; por ejemplo, Perú, Colombia, Alemania, Brasil y México (Parra *et al.*, 2015).

### **3.6 Influencia de características de los huéspedes sobre el parasitoide**

Algunos factores que los parasitoides pueden percibir y evaluar para la elección del huésped son el tamaño, la posición y su forma. Por ejemplo, *Trichogramma minutum* evalúa el

tamaño del hospedero mediante el ángulo entre el escapo y la cabeza (Schmidt y Smith, 1986, 1987).

La calidad de los parasitoides está influenciada por la cantidad y calidad de nutrientes que obtienen del huésped (Marston y Ertle, 1973). Según Bai *et al.* (1992), los individuos de *T. pretiosum* que emergieron de su huésped natural fueron más grandes, con mayor fecundidad y longevidad al compararse con organismos emergidos de un huésped facticio (*S. cerealella*), de menor tamaño. El tamaño de la hembra de *T. pretiosum* depende de dos factores: del tamaño del huésped, y del número de parasitoides que emergen de él. Por ello se ha planteado la hipótesis que las aptitudes físicas de *T. pretiosum* están relacionadas con las características biológicas del huésped. El huésped es la única fuente de nutrientes para el desarrollo del inmaduro, esto influirá en la calidad del parasitoide. Por esta razón la calidad del huésped es clave para que un parasitoide decida parasitar o no al huésped, pero también para que decida dejar descendencia de hembras o machos (Kishani *et al.*, 2016).

Existen varios trabajos que correlacionaron de manera positiva huéspedes de mejor calidad con el tamaño del cuerpo del adulto (*Trichogramma*), y algunas aptitudes biológicas favorables para el parasitoide. Las características deseables que se incrementaron en *Trichogramma* fueron: número de óvulos, tamaño del óvulo, longevidad, capacidad inseminativa del macho y tasa de búsqueda de hembras (Salt, 1940; King, 1987; Marston y Ertle, 1973; Klomp y Teerink, 1966; Boldt y Marston, 1974).

El tamaño de la avispa tiene efectos sobre la capacidad de parasitismo, capacidad reproductiva y el comportamiento de la progenie. Por ejemplo, parasitoides de mayor tamaño presentan mayor fecundidad en comparación con hembras pequeñas, las cuales requieren mayor tiempo de manipulación del huésped y tienen mayor tasa de mortalidad (Gao *et al.*, 2016). El tamaño del parasitoide está positivamente relacionado con el tamaño del huésped (Napoleón y King, 1999) y en la determinación de sexo de la progenie, se obtienen machos en huéspedes más pequeños y hembras de huéspedes más grandes (Otto y Mackauer, 1998). Para determinar la calidad de los parasitoides criados a partir de huéspedes facticios se evalúan parámetros biológicos. Entre los más comunes están el porcentaje de emergencia, tamaño, fecundidad, proporción sexual, vida útil, actividad y porcentaje de parasitismo (Bigler *et al.*, 1987).

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Material biológico

Los experimentos se desarrollaron en laboratorios del Posgrado en Fitosanidad, Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, donde se mantiene una colonia de *S. frugiperda* sobre una dieta merídica de acuerdo a la metodología descrita por Jaraleño-Teniente *et al.*, (2020). Esa cría se incrementó para mantener la colonia del huésped y para ofrecer material para una colonia de *T. atopovirilia*, especie que se recolectó de campo de maíz en Guanajuato, México, en octubre de 2018, y que se reproduce en huevos de su huésped natural *S. frugiperda* desde ese entonces (Jaraleño-Teniente *et al.*, 2020).

Los huevos de *S. cerealella* se obtuvieron semanalmente de una cría comercial, de la empresa de Organismos Benéficos para Agricultura (OBASA) de Autlán, Jalisco, México. Estos huevos se separaron con tamices metálicos del número 25, 40 y 60 que tenían aberturas de 0.71 mm, 0.38 mm y 0.25 mm, respectivamente (FIIC S.A. de C.V. y Tall-Mont®). De esta manera se obtuvieron tres categorías de huevos. Para los experimentos sólo se consideraron las dos categorías extremas (grandes y pequeños) que representan alrededor del 70% del total de huevos. Los tamices se sobrepusieron para colocar las muestras de *S. cerealella*, los huevos grandes se obtuvieron con el tamiz No.25, mientras que los huevos pequeños con el tamiz No.60.

Una colonia de *T. atopovirilia* se mantuvo sobre su huésped natural (*S. frugiperda*), y a partir de octubre de 2019 se establecieron dos colonias adicionales del parasitoide en huevos grandes y pequeños del huésped facticio *S. cerealella*. Las tres colonias del parasitoide se mantuvieron aisladas para prevenir la mezcla de colonias. Para la manutención de esas colonias se utilizaron recipientes de plástico de 26 x 13 x 13 cm con orificios de 5 x 5 cm, cubiertos con tela de serigrafía, para favorecer la ventilación. Allí se le ofrecía diariamente una mecha de algodón saturada con una solución de agua con miel (10:1) y una masa de huevos (alrededor de 100) del huésped correspondiente a cada colonia (*S. frugiperda*, huevos grandes o pequeños de *S. cerealella*). Los huevos de cada huésped se colocaron en tarjetas de opalina (4 x 4 cm) utilizando pegamento comercial (Resistol 850®) y agua en una proporción 10:3. Estas tarjetas con huevos se expusieron a *T. atopovirilia* por 24 h. Transcurrido ese tiempo las tarjetas con huevos se retiraron y colocaron en un recipiente similar al descrito anteriormente (26 x 13 x 13 cm). Periódicamente se colocaban huevos del huésped para la manutención de las tres colonias del parasitoide. Los

ensayos experimentales se iniciaron después de la tercera generación en el huésped facticio en sus dos calidades (huevos grandes y pequeños). Todos los ensayos experimentales se mantuvieron en una cámara de cría a  $25 \pm 2$  °C,  $75 \pm 5$  % HR y 12:12 h L: O.

#### **4.2 Tamaño del huésped de *T. atopovirilia***

Para medir el tamaño del huésped se tomaron dos muestras aleatoriamente, 50 huevos en cada ocasión, de cada colonia del huésped. Después, con una cámara profesional (Canon EOS 50D) adaptada a un estereoscopio (Carl Zeiss®Discovery V20) se tomaron fotografías, y se grabaron imágenes individuales para posteriormente medirlas con el programa de procesamiento digital Image J. A los huevos de *S. frugiperda*, debido a que tienen similitud con una esfera, se les midió el diámetro. A los huevos de *S. cerealella* se les midió el ancho y largo, esta metodología se reportó como útil para ese propósito (Bai *et al.*, 1992).

Para determinar la proporción de las dos categorías de huevos (grandes y pequeños) de la cría comercial de *S. cerealella* se recolectaban muestras, una vez por semana, de 10 mL de huevos. Éstos se separaban usando los tamices descritos en la sección anterior; la proporción de las dos categorías de tamaño se midió en volumen, para ello se usó una probeta de vidrio y se registró la proporción de cada muestra. En total se evaluaron 48 muestras de diferentes fechas de producción.

#### **4.3 Tamaño de *T. atopovirilia***

Está bien establecido que la longitud de la tibia posterior de los parasitoides es un indicador de su tamaño (Bai *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 2018). El tamaño de las tibias de *T. atopovirilia* se midió de una muestra aleatoria de 30 individuos por colonia, hasta completar 60 individuos por sexo. La separación por sexo se realizó con observaciones al microscopio, considerando que el macho de *T. atopovirilia* presenta setas abundantes en la antena y la hembra no las tiene (Oatman y Platner, 1983). Estos individuos se sacrificaron para colocar individualmente la pata trasera derecha sobre una cinta adhesiva, posteriormente se aplicó una gota de glicerol y se pegó sobre un portaobjetos. Con una cámara profesional, adaptada a un estereoscopio, se tomaron fotografías individuales de las tibias posteriores de cada tratamiento (=colonia) y sexo. Se realizaron 60 repeticiones por sexo por tratamiento.

#### **4.4 Porcentaje de emergencia y número de parasitoides por huevo**

Aleatoriamente se recolectaron 15 masas de huevos parasitadas por *T. atopovirilia* hasta completar 30 repeticiones por tratamiento (=colonia), se individualizaron en cajas Petri ( $\Theta = 3$  cm) y se rotularon para identificarlas claramente. Para contabilizar el número de huevos parasitados se obtuvieron imágenes de cada masa, mediante un escáner, y con el programa Image J se determinó y registró el parasitismo. De cada tratamiento se esperó a la emergencia de los parasitoides, y se registró el número de parasitoides emergidos por masa y la estimación del número de parasitoides por huevo.

#### **4.5 Tiempo de desarrollo de *T. atopovirilia***

En cajas Petri ( $\Theta = 3$  cm) se colocaron tarjetas de opalina (1.5 cm x 1.5 cm) con alrededor de 50 huevos de cada tratamiento (tres calidades de huésped). Posteriormente se introdujo una pareja (un macho y una hembra) de *T. atopovirilia* de su respectiva colonia durante 8 h. Transcurrido este tiempo se retiraron los parasitoides. Las masas parasitadas se conservaron en cajas Petri en la cámara de cría, y después de ocho días se revisó el material dos veces al día (9:00 y 17:00 h). Si había parasitoides emergidos se anotaba la fecha de emergencia y el sexo de los individuos. Se realizaron 107 repeticiones para huevos de *S. frugiperda*, y 206 y 213 repeticiones de huevos grandes y pequeños de *S. cerealella*, respectivamente.

#### **4.6 Fecundidad de *T. atopovirilia***

La fecundidad de *T. atopovirilia* se evaluó utilizando hembras de 24-36 h de edad y sin experiencia en oviposición. En una caja Petri ( $\Theta = 3$  cm) se colocó una hembra y un macho del *T. atopovirilia*, a cada pareja se les ofreció una masa de huevos (alrededor de 80 huevos) en una tarjeta de opalina (4 x 4 cm) del huésped correspondiente. Diariamente se expuso esa cantidad de huevos por 8 h a cada pareja de parasitoides, y se continuó hasta la muerte de las hembras. Después de este periodo los huevos se colocaron en una caja Petri y se mantuvieron en las condiciones ambientales ya descritas. Después de ocho días se evaluó el porcentaje de parasitismo en cada caso. Para ello se consideró el cambio de color del huevo huésped, para *S. frugiperda* el huevo cambió

de verde a gris plateado, para *S. cerealella* el huevo cambió de color blanquecino a oscuro. Para facilitar la evaluación de parasitismo, primero se obtuvo una imagen de cada masa de huevos, para ello se utilizó un escáner, y posteriormente cada imagen se analizó con el programa Image J (Schneider *et al.*, 2012). Se realizaron 15 repeticiones al mismo tiempo, y el experimento completo se repitió en dos ocasiones en un tiempo diferente (30 repeticiones por colonia).

#### **4.7 Longevidad de adultos de *T. atopovirilia***

La longevidad de *T. atopovirilia* se evaluó colocando avispas ( $\leq 12$  h de vida) de manera individual en un tubo Eppendorf ( $\Theta = 1$  cm), cada tubo se cubría con tela de serigrafía para permitir la ventilación. Además, cada tercer día se colocaban pequeñas gotas de miel en la pared interna del tubo de acuerdo al tratamiento (con o sin miel). Diariamente se realizaron dos observaciones al día (9:00 y 17:00), y se registró la fecha de muerte de cada uno de los parasitoides. Se realizaron 3 repeticiones en tiempo diferente con 7, 8 y 20 individuos en cada caso (n=35).

#### **4.8 Análisis estadístico**

El tamaño de tibias, porcentaje de emergencia, número de parasitoides por huevo y los parámetros biológicos de *T. atopovirilia* se analizaron como variables respuesta en un diseño completamente al azar. Para cada variable se realizó un análisis de varianza (ANOVA) colocando como tratamiento los huéspedes donde se desarrolló cada colonia de parasitoide. En caso de detectarse diferencias se realizó una comparación de medias mediante una prueba de Tukey ( $\alpha=0.05$ ) en el programa Statistix 8.1. Para el tamaño de huésped, tiempo de desarrollo y tamaño de tibia por sexo se realizaron pruebas de t de Student. Los datos de los ensayos de fecundidad repetidos en el tiempo se analizaron y no se encontraron diferencias significativas entre repeticiones, debido a esto se evaluaron de manera conjunta las 30 repeticiones.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Tamaño del huésped y de *T. atopovirilia*

El ancho de los huevos de los tres tratamientos (huéspedes) tuvieron diferencias significativas ( $F_{2,297} = 6453.53$ ,  $p < 0.0001$ ). El diámetro del huevo de *S. frugiperda* fue casi dos veces mayor a la anchura de los huevos del huésped facticio. Además, no se detectó diferencia en la longitud de huevos grandes y pequeños de *S. cerealella* ( $t = 1.51$ ,  $df = 198$ ,  $p = 0.1325$ ), pero si en sus anchuras (Cuadro 1). De la cría comercial donde se obtenía *S. cerealella* se encontró diferencias significativas entre la proporción de huevos pequeños en comparación con la cantidad de huevos grandes ( $F_{2,36} = 608.43$ ,  $p < 0.0001$ ). Esa proporción fue alrededor de 63% para huevos pequeños y 7% huevos grandes. También se presentó una proporción de huevos más pequeños (los que pasaban por el tamiz del No. 60), pero esos no se consideraron para los ensayos.

Los adultos de *T. atopovirilia* que emergieron del huésped natural, *S. frugiperda*, fueron significativamente más grandes que los emergidos de cualquier tamaño de huevos del huésped facticio ( $F_{2,357} = 276.72$ ,  $p < 0.0001$ ). Las hembras de *T. atopovirilia* que emergieron de *S. frugiperda* fueron 20% más grandes que las que emergieron de *S. cerealella* (Cuadro 1). Además, no se encontró diferencia en el tamaño de los parasitoides desarrollados en huevos grandes o pequeños de *S. cerealella* ( $t = 1.79$ ,  $df = 119$ ,  $p = 0.0754$ ). Aunque se observó una tendencia que las hembras eran ligeramente más grandes que los machos, esa diferencia no fue significativa en ningún tratamiento; cogollero ( $t = 1.73$ ,  $df = 118$ ,  $p = 0.0871$ ), huevos grandes ( $t = 1.84$ ,  $df = 118$ ,  $p = 0.0684$ ) y pequeños ( $t = 1.14$ ,  $df = 118$ ,  $p = 0.2582$ ) de *S. cerealella* (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Tamaño de huésped y de *Trichogramma atopovirilia* (media  $\pm$  EE) desarrollados en condiciones de laboratorio ( $25 \pm 2$  °C,  $75 \pm 5$  % HR y 12:12 h L: O).

Huésped	Dimensiones de huevos ( $\mu$ )			Longitud de tibia ( $\mu$ )				
	Ancho	Largo		Macho	Hembra			
<i>Spodoptera frugiperda</i>	524.12 $\pm$ 1.85	a	No aplica	172.85 $\pm$ 1.68	a	176.75 $\pm$ 1.52	a	
HG <i>Sitotroga cerealella</i>	263.14 $\pm$ 2.05	b	630.55 $\pm$ 4.07	a	143.05 $\pm$ 1.29	b	146.32 $\pm$ 1.22	b
HP <i>S. cerealella</i>	253.75 $\pm$ 1.81	c	622.37 $\pm$ 3.56	a	145.95 $\pm$ 1.30	b	148.14 $\pm$ 1.42	b

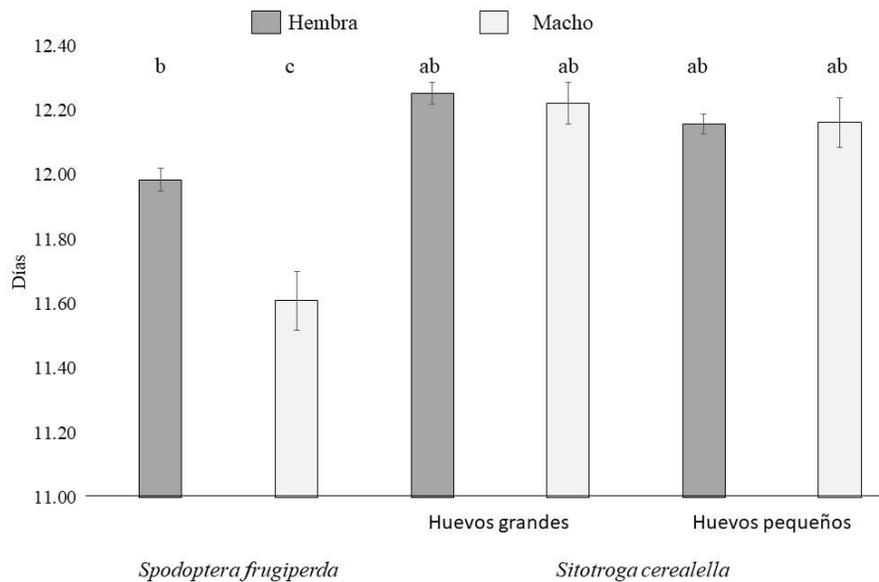
HG= huevos grandes, HP= huevos pequeños. Valores entre columnas seguidos por la misma letra no son estadísticamente diferentes (Tukey  $p \leq 0.05$ ).

## 5.2 Porcentaje de emergencia y número de parasitoides por huevo

El porcentaje de emergencia de *T. atopovirilia* fue alrededor del 86% en huevos de *S. frugiperda*, y fue ligeramente mayor y diferente ( $F_{2,84} = 17.08$ ,  $p < 0.0001$ ) en huevos grandes y pequeños de *S. cerealella* (Cuadro 2). El número de parasitoides que emergieron por huevo fue diferente por tratamiento ( $F_{2,84} = 7.70$ ,  $p = 0.0009$ ). De los huevos de *S. frugiperda* emergieron en algunas ocasiones más de un parasitoide por huevo; aunque esa proporción fue de dos parasitoides por huevo en una de diez ocasiones (Cuadro 2).

## 5.3 Tiempo de desarrollo de *T. atopovirilia*

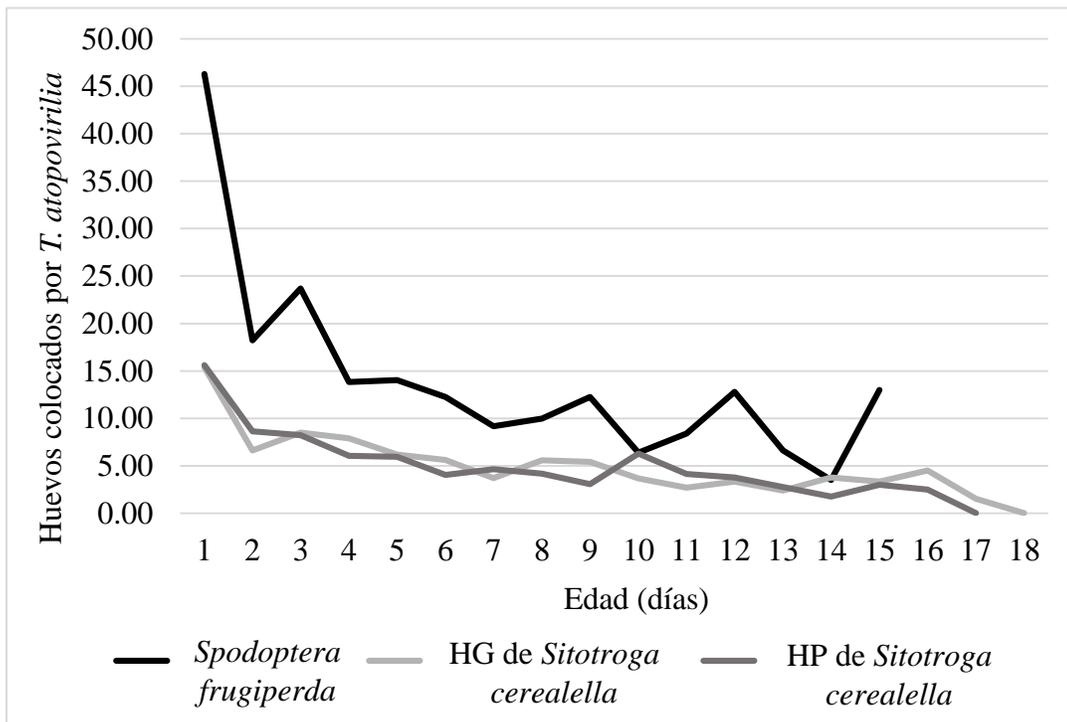
El tiempo de desarrollo entre machos y hembras del parasitoide fue diferente al desarrollarse en *S. frugiperda* ( $F_{2,520} = 6.58$ ,  $p = 0.0015$ ). Los machos de *T. atopovirilia* desarrollados en *S. frugiperda* emergieron primero que las hembras, con una diferencia de alrededor de 12 h (Figura 1). Además, los machos de *T. atopovirilia* desarrollados en *S. frugiperda* tuvieron menor tiempo de desarrollo al compararse con machos y hembras del huésped facticio ( $F_{2,520} = 32.59$ ,  $p < 0.0001$ ), esa diferencia fue de alrededor de 36 h (Figura 1).



**Figura 1.** Tiempo de desarrollo en días de *Trichogramma atopovirilia* sobre un huésped natural y dos tamaños de un huésped facticio ( $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $75 \pm 5\%$  HR y 12:12 h L: O)

#### 5.4 Fecundidad de *T. atopovirilia*

La fecundidad de *T. atopovirilia* fue diferente en cada tratamiento ( $F_{2,83} = 45.04$ ,  $p < 0.0001$ ). La fecundidad de *T. atopovirilia* sobre *S. frugiperda* fue más del doble que en cualquier categoría (huevos grandes y pequeños) de *S. cerealella* (Cuadro 2). De manera general, la fecundidad tuvo un patrón similar independientemente del huésped. La mayor fecundidad se manifestó en los primeros cinco días de vida, desde 15 hasta 45 huevos por día, y disminuyó conforme incrementaba la edad del parasitoide. *T. atopovirilia* reproducido en *S. frugiperda* colocó el 50% del total de huevos en los primeros cinco días de vida, y fueron necesarios 11 días para colocar el 80% del total de huevos. Por su parte, las hembras del parasitoide que provenían de *S. cerealella* también necesitaron de cinco días para colocar el 50% del total de huevos, y de 10 días para colocar el 80% (Figura 2). Al evaluar la longevidad de adultos de *T. atopovirilia* en el ensayo de fecundidad, no hubo diferencias entre tratamientos ( $F_{2,83} = 0.4$ ,  $p = 0.6743$ ). Los adultos vivieron entre 7 y 8 días en cualquier tratamiento (Cuadro 2).



**Figura 2.** Fecundidad de *Trichogramma atopovirilia* sobre un huésped natural y dos tamaños de un huésped facticio (HG= huevos grandes, HP= huevos pequeños).

**Cuadro 2.** Parámetros biológicos de *Trichogramma atopovirilia* en un huésped natural y dos tamaños de un huésped facticio ( $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $75 \pm 5\%$  HR y 12:12 h L: O).

Parámetro	<i>Spodoptera frugiperda</i>	<i>Sitotroga cerealella</i>	
		huevos grandes	huevos pequeños
Emergencia (%)	$86.795 \pm 1.411$	$95.159 \pm 0.601$	$92.587 \pm 0.810$
Parasitoides/huevo	$1.111 \pm 0.019$	$1.041 \pm 0.009$	$1.038 \pm 0.011$
Longevidad (días)	$7.700 \pm 0.730$	$8.400 \pm 0.802$	$7.621 \pm 0.725$
Fecundidad total	$145.330 \pm 14.209$	$57.933 \pm 5.184$	$54.241 \pm 4.945$
Preoviposición (días)	$0.033 \pm 0.033$	$0.100 \pm 0.056$	$0.103 \pm 0.058$
Postoviposición (días)	$0.300 \pm 0.119$	$0.267 \pm 0.082$	$0.448 \pm 0.161$
Proporción de hembras	$0.707 \pm 0.043$	$0.745 \pm 0.029$	$0.751 \pm 0.026$

Las variables preoviposición y postoviposición no tuvieron diferencias por fecha de muestreo ( $F_{3,83} = 1.74$ ,  $p = 0.1659$  y  $F_{3,83} = 1.06$ ,  $p = 0.3685$ , respectivamente), ni tampoco entre tratamientos ( $F_{2,83} = 0.66$ ,  $p = 0.5199$  y  $F_{2,83} = 0.65$ ,  $p = 0.5261$ , respectivamente). *T. atopovirilia* comenzó la oviposición durante las primeras 24 h de edad, y generalmente colocó huevos hasta el último día de su muerte en cualquier huésped. La proporción sexual fue similar en los tres tratamientos, no se encontraron diferencias significativas entre fechas ( $F_{3,80} = 0.67$ ,  $p = 0.5719$ ) ni entre tratamientos ( $F_{2,80} = 0.45$ ,  $p = 0.6371$ ). En todos los casos la proporción sexual se mantuvo favorable para las hembras (7:3).

### 5.5 Longevidad de *T. atopovirilia*

De manera general, el tamaño del huésped y la disponibilidad de una fuente de carbohidratos (miel) afectaron significativamente la longevidad de adultos de *T. atopovirilia* ( $F_{5,186} = 31.97$ ,  $p < 0.0001$ ). El huésped natural (*S. frugiperda*) y miel fue el tratamiento que tuvo mayor longevidad ( $12.8 \pm 0.9$  d). Después de éste siguieron los tratamientos del huésped facticio con miel, sin diferencia en longevidad entre ellos (alrededor de 10.5 y 10.7 d). Finalmente se agruparon los tres tratamientos sin la disponibilidad de miel; la longevidad entre los tres tratamientos no fue diferente y fluctuó entre 4.4 y 5.4 d.

## 6. DISCUSIÓN

Los huevos de los huéspedes natural y facticio de *T. atopovirilia* tuvieron variaciones en tamaño (diámetro, longitud y anchura) de acuerdo con la especie. Los huevos de *S. frugiperda* fueron de mayor anchura ( $0.52 \pm 0.001$  mm) al compararse con los huevos de *S. cerealella* (longitud  $0.62 \pm 0.0$ , anchura  $0.26 \pm 0.002$  mm). El tamaño de huevos de *S. frugiperda* fue ligeramente superior al que se había registrado en trabajos previos por Capinera (1999) y Prassana *et al.* (2018) (0.3 - 0.4 mm), pero las dimensiones de los huevos de *S. cerealella* considerados como grandes y pequeños en este trabajo estuvieron dentro del rango general para la especie (longitud 0.6 mm y anchura 0.27 mm) que reportó Quintero (2014).

La proporción de huevos pequeños (63%) en comparación con la cantidad de huevos grandes (7%) del material comercial de *S. cerealella* fue consistente en las diferentes fechas de muestreo. Adicionalmente se recolectaba una pequeña proporción de huevos (6 %) que se pudiera clasificar como medianos (tamiz No. 40) y una proporción considerable de huevos más pequeños (16 - 24%) que pasaron por el último tamiz (No. 60). Los huevos medianos ni los más pequeños se usaron en este trabajo porque se estableció, desde el inicio, que esa proporción de huevos medianos interferiría con las dos categorías de tamaño de interés, y que los huevos más pequeños generalmente se destinan para la cría de *Chrysoperla*, porque probablemente no permitirían el desarrollo adecuado del parasitoide.

Existía evidencia que la longitud de la tibia posterior de *T. pretiosum* era un indicador representativo y confiable del tamaño del parasitoide (Kazmer y Luck, 1995; Bai *et al.*, 1992). Los parasitoides de *T. atopovirilia* que emergieron del huésped natural (*S. frugiperda*) fueron aproximadamente 20% más grandes (longitud de la tibia ♀ =  $0.176 \pm 0.001$  mm), al compararse con aquéllos que emergieron de huevos grandes o pequeños del huésped facticio (*S. cerealella*). Además, no se encontró diferencias entre el tamaño de los parasitoides que emergieron de huevos grandes (♀ =  $0.146 \pm 0.001$  mm) y pequeños (♀ =  $0.148 \pm 0.001$  mm) de *S. cerealella*. Esto pudiera explicarse porque las diferencias entre dimensiones de ese grupo de huevos (grandes y pequeños) tuvo diferencias numéricas, pero aparentemente ninguna importancia biológica. La explicación común del tamaño de los parasitoides que emergen de huevos, como es el caso de *T. atopovirilia*, está relacionada con la restricción por la disposición de nutrientes de acuerdo al

tamaño del huésped (King, 1987, 1989; Barrett y Schmidt, 1991). El tamaño de *T. atopovirilia* disminuyó al disminuir el volumen del huevo huésped como se demostró para *T. pretiosum* (Bai *et al.*, 1992).

El tamaño del huésped afectó el tamaño del parasitoide, y también algunas de sus características biológicas. La fecundidad de *T. atopovirilia* fue mayor en *S. frugiperda*,  $145.33 \pm 14.20$  huevos por hembra, al compararse con huevos grandes y pequeños de *S. cerealella*,  $57.93 \pm 5.18$  y  $54.24 \pm 4.94$  huevos por hembra, respectivamente. La disminución en la fecundidad como resultado de la disminución del tamaño de las hembras, por provenir de un huésped pequeño, se registró previamente en *T. pretiosum* (Bai *et al.*, 1992). Los mismos autores indicaron que las hembras de *T. pretiosum* más pequeñas ( $< 0.13$  mm) tuvieron menor fecundidad. Por su parte Gao *et al.* (2016) y Kazmer y Luck (1995) también reportaron disminución en la fecundidad cuando se redujo el tamaño de las hembras de parasitoides. Estos autores experimentaron con los parasitoides *Sclerodermus pupariae* Yang and Yao (Hymenoptera: Bethyridae) y *T. pretiosum*, y registraron que huevos grandes de *Thyestilla gebleri* Faldermann, 1835 (Coleoptera: Cerambycidae) y del lepidóptero *T. ni* proporcionaron hembras de mayor tamaño, y mayor fecundidad al compararse con hembras pequeñas de las mismas especies que emergieron de huéspedes pequeños (*T. gebleri* y *S. cerealella*).

De acuerdo con algunos investigadores, la hipótesis más aceptada para explicar mayor fecundidad de las hembras grandes podría relacionarse con el almacenamiento de más recursos y energía que se destinan para la reproducción, aunque no se descarta la eficiencia del suministro y transporte del esperma (Blackburn, 1991; Honek, 1993; Kasamatsu y Abe, 2015). *T. atopovirilia* con presencia de huésped no vivió más cuando se desarrolló sobre el huésped natural *S. frugiperda*, en comparación cuando se desarrolló sobre *S. cerealella*. Entonces la ganancia en tamaño se manifestó directamente en mayor fecundidad sin incrementarse la longevidad.

La mayor tasa de oviposición de *T. atopovirilia* se obtuvo el primer día de edad, los parasitoides provenientes de *S. frugiperda* lograron colocar hasta 45 huevos/hembra, y para *S. cerealella* esa oviposición llegó a 15 huevos/hembra. El patrón de mayor oviposición en los primeros días de vida es una característica bien establecida para varias especies de *Trichogramma* (Nagarkatti y Nagaraja 1978), y ese patrón de oviposición generalmente se mantiene en los huéspedes facticios (Bourarach y Hawlitzky 1989; Cañete y Foerster 2003). Ese patrón de

oviposición, en huéspedes naturales o facticios, se relaciona con la biología de *T. atopovirilia*, ésta es una especie proovigénica que coloca un número variable de huevos por día y que tiene un promedio de vida menor de 10 días (Heimpel y Rosenheim, 1998). En este trabajo la proporción sexual de *T. atopovirilia* favoreció siempre a las hembras (7:3), sin obtener diferencias entre tratamientos. Este comportamiento fue similar al obtenido por Morales *et al.* (2004), ellos reportaron mayor proporción de hembras (4:1) de *T. atopovirilia* sobre el huésped facticio *S. cerealella*. Estos autores atribuyeron esa proporción a la influencia de factores genéticos como la arrenotoquia, esquema dominante en la determinación del sexo en himenópteros (Heimpel y de Boer, 2008). Un factor adicional que pudo influir fue la edad del huésped, ya que Kishani *et al.* (2016) observaron que las hembras de *T. brassicae* colocaron más progenie femenina en los huéspedes de un día de edad (relación 3:1), en contraste con huevos refrigerados de 25 a 45 días de edad.

El número de *T. atopovirilia* por huevo del huésped fue ligeramente mayor al utilizar *S. frugiperda* (1.11), al compararse con el huésped facticio de menor tamaño (1.03). Es decir, en el caso de *S. frugiperda* emergieron dos parasitoides en uno de cada diez huevos parasitados. El huevo de *S. frugiperda* tuvo más recursos que *S. cerealella*, pero aparentemente no fueron suficientes para que se generalizara más de un descendiente por huevo. A ese respecto, Bai *et al.* (1992) al trabajar con *T. pretiosum* y diferentes huéspedes encontraron que ese parasitoide colocaba sólo un huevo en huéspedes facticios de menor tamaño como *A. kuehniella*, *S. cerealella* y *Plodia interpunctella* Hübner, 1813 (Lepidoptera: Pyralidae), pero que colocaba generalmente dos huevos en el huésped natural *T. ni*, que era de mayores dimensiones que los huéspedes facticios (proporcionalmente el doble de volumen). Además, ante un huésped mucho más grande (huevos de *M. sexta*), proporcionalmente 20 veces el volumen de *T. ni*, *T. pretiosum* logró colocar huevos para que emergieran hasta 26 parasitoides por huevo del huésped. Sólo podemos establecer la hipótesis que los huevos de *S. frugiperda* ofrecieron mejores recursos al parasitoide (parasitoides más grandes), pero que no fueron suficientes para que esta colonia de *T. atopovirilia* lograra dejar más de un huevo por huésped. Al mismo tiempo se podría sugerir, como idea complementaria a la hipótesis anterior, que la ligera disminución en emergencia de huevos de *S. frugiperda* pudiera deberse, al menos en parte, a la limitación en recursos en esa pequeña proporción de parasitoides donde había más de un parasitoide por huevo. A decir verdad, en este trabajo las diferencias en porcentaje de emergencia de *T. atopovirilia* en su huésped natural (*S. frugiperda* 87%) y facticio

(*S. cerealella* 95 y 92% de emergencia en huevos grandes y pequeños, respectivamente) estuvieron dentro de los rangos reportados para la misma especie de parasitoide sobre huevos de *A. kueniella*, del 89 – 100% (Lisboa *et al.*, 2012).

Finalmente, como sucede con prácticamente todos los parasitoides, la longevidad de adultos de *T. atopovirilia* fue mayor cuando tuvo disponibilidad de una fuente de carbohidratos (miel). El efecto favorable en la longevidad de *T. atopovirilia* que provino de un huésped más grande (*S. frugiperda*) fue de 2 d al compararse con huevos grandes o pequeños del huésped facticio (*S. cerealella*). No obstante, sin la disponibilidad de miel no hubo diferencia entre tratamientos. En otras palabras, los parasitoides reproducidos en *S. frugiperda* que no tuvieron disponibilidad de miel no fueron más resistentes ni más longevos que los provenientes de *S. cerealella* sin miel. En este caso la calidad del huésped de mayor tamaño influyó la calidad del parasitoide (mayor tamaño), como se ha demostrado en trabajos con *Trichogramma* (Marston y Ertle, 1973; Kuhlmann y Mills, 1999), pero ese incremento en tamaño no fue una ventaja cuando no hubo una fuente de carbohidratos. Esta situación fortalece la necesidad de asegurar una fuente de carbohidratos (flores, mielecilla de hemípteros o suplementos de carbohidratos) en el campo, para que este parasitoide manifieste su potencial reproductivo. De otra manera, no habrá suficiente energía para mantener las funciones vitales, y menos para acumular glicógeno para incrementar su longevidad, desplazamiento y parasitismo (Bernstein y Jervis 2008; Strand y Casas 2008).

## 7. CONCLUSIÓN

El tamaño del huevo-huésped tuvo una influencia decisiva en el tamaño de *Trichogramma atopovirilia*. Los huevos más grandes (*S. frugiperda*) originaron parasitoides alrededor de 20% más grandes que los desarrollados en huevos del huésped facticio (*S. cerealella*). Los parasitoides de mayor tamaño tuvieron cambios favorables en algunas características biológicas. Por ejemplo, las hembras fueron más del doble de fecundas, en comparación con hembras desarrolladas en el huésped facticio, y tuvieron una longevidad mayor como adultos en presencia de una fuente de carbohidratos. Aunque no se detectaron diferencias en preoviposición, proporción sexual ni tiempo de desarrollo. Con este trabajo se proporciona evidencia experimental del efecto del tamaño del huésped sobre el parasitoide de huevo *T. atopovirilia*, pero se debe establecer la necesidad de realizar ensayos para comprobar si esas características biológicas, influenciadas por el tamaño del huésped, le confieren alguna ventaja en campo.

## 8. LITERATURA CITADA

- Andrews K. L. 1988. Latin American Research on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Florida Entomologist 71: 630-653.
- Ashley T. R., Wiseman B. R., Davis F. M., Andrews K. L. 1989. The Fall Armyworm: A Bibliography. Florida Entomologist 72: 152-202.
- Bahena J. F., Cortez M. E. 2015. Gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), pp. 181–250. *In: Casos de Control Biológico en México 2*. Biblioteca Básica de Agricultura, Guadalajara, Jalisco, México.
- Bai B., Luck R. F., Forster L., Stephens B., Janssen J. M. 1992. The effect of host size on quality attributes of the egg parasitoid, *Trichogramma pretiosum*. Entomologia Experimentalis et Applicata 64: 37- 48.
- Barrett M., Schmidt J. M. 1991. A comparison between the amino acid composition of an egg parasitoid wasp and some of its hosts. Entomologia Experimentalis et Applicata 59: 29-41.
- Bernardi E. B., Haddad M. L., Parra J. R. P. 2000. Comparison of artificial diets for rearing *Corcyra cephalonica* (Stainton, 1865) (Lep., Pyralidae) for *Trichogramma* mass production. Revista Brasileira de Biología 60: 45-52.
- Bernstein C., Jervis M. 2008. Food-searching in parasitoids: the dilemma of choosing between ‘immediate’ or future fitness gains, pp. 129-171. *In: Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications* (E. Wajnberg, C. Bernstein, J. van Alphen Eds.), Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK.
- Bigler F., Meyer A., Bosshart S. 1987. Quality assessment in *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé reared from eggs of the factitious hosts *Ephesttia kuehniella* Zell. and *Sitotroga cerealella* (Olivier). Journal of Applied Entomology 104: 340-353.
- Blackburn T. M. 1991. Evidence for a Fast-Slow'continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. Functional Ecology 5: 65-74.
- Blanco C. A., Portilla M., Jurat-Fuentes J. L., Sánchez J. F., Viteri D., Vega-Aquino P., Terán-Vargas A. P., Azuara-Domínguez A., Zhu Y. C. 2010. Susceptibility of isofamilies of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to Cry1Ac and Cry1Fa proteins of *Bacillus thuringiensis*. Southwestern Entomologist 35: 409-415.
- Blanco C.A., Pellegaud J. G., Nava-Camberos U., Lugo-Barrera D., Vega-Aquino P., Coello J., Terán-Vargas A. P., Vargas-Camplis J. 2014. Maize pests in Mexico and challenges for the adoption of integrated pest management programs. Journal of Integrated Pest Management 5: 1-9.
- Boldt, P. T., Marston N. 1974. Eggs of the greater wax moth as a host for *Trichogramma*. Environmental Entomology 3: 545-548.

- Bourarach K., Hawlitzky N. 1989. Étude comparative des potentialités biologiques de deux trichogrammes: *Trichogramma evanescens* et *Trichogrammatoidea lutea* [Hym.: Trichogrammatidae]. *Entomophaga* 34: 95-104.
- Bourchier R. S., Smith S. M., Song S. J. 1993. Host acceptance and parasitoid size as predictors of parasitoid quality for mass-reared *Trichogramma minutum*. *Biological Control* 3: 135-139.
- Camacho-Báez J. R., García-Gutiérrez C., Mundo-Ocampo M., Armenta-Bojorquez A. D., Nava-Pérez E., Valenzuela-Hernández J. I., González-Guitrón U. 2012. Enemigos naturales de las moscas de los estigmas del maíz: *Euxesta stigmatias* (Loew), *Chaetopsis massyla* (Walker) y *Eumecosomyia nubila* (Wiedemann) en Guasave Sinaloa, México. *Ra Ximhai* 8: 71-77.
- Cañete C. L., Foerster L. A. 2003. Incidência natural e biologia de *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner, 1983 (Hymenoptera, Trichogrammatidae) em ovos de *Anticarsia gemmatalis* Hübner, 1818 (Lepidoptera, Noctuidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 201-204.
- Capinera J. L. 2017. Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). University of Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, EDIS.
- Casmuz A., Juárez M. L., Socías M. G., Murúa M. G., Prieto S., Medina S., Willink E., Gastaminza G. 2010. Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 69: 209-231.
- Chen J., Zhou S., Wang Y., Shi M., Chen X., Huang J. 2018. Biocontrol characteristics of the fruit fly pupal parasitoid *Trichopria drosophilae* (Hymenoptera: Diapriidae) emerging from different hosts. *Scientific Reports* 8: 1-8.
- Chormule A., Shejawal N., Sharanabasappa C. M., Asokan R., Swamy H. M. 2019. First report of the Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae) on sugarcane and other crops from Maharashtra, India. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 7: 114-117.
- Clausen C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw-Hill book Company, Incorporated.
- Corrigan J. E., Laing J. E. 1994. Effects of the rearing host species and the host species attacked on performance by *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology* 23: 755-760.
- Devescovi F. 2015. Estudios sobre el superparasitismo de larvas de la mosca del Mediterráneo *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) por el parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales 1-115.

- Dias-Pini N. S., DaSilva C. S. B., Penaflor M. F. G. V., Parra J. R. P. 2014. Does host determine short-range flight capacity of trichogrammatids? *Journal of Applied Entomology* 138: 677-682.
- Early R., González-Moreno P., Murphy S.T., Day R. 2018. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm. *NeoBiota* 40: 25-50.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). First Detection of Fall Armyworm in China. Rome, Italy: FAO. Available online: <https://www.ippc.int/fr/news/first-detection-of-fall-armyworm-in-china/> Consultado en Enero 2020.
- Gao S., Tang Y., Wei K., Wang X., Yang Z., Zhang Y. 2016. Relationships between body size and parasitic fitness and offspring performance of *Sclerodermus pupariae* Yang and Yao (Hymenoptera: Bethyidae). *Plos ONE* 11: 1-14
- García Roa F. A., Mosquera A. T., Vargas C. A., Rojas L. 1999. Manejo integrado del gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria-CORPOICA 1-18. Boletín No. 7: 2-11.
- García-Gutiérrez C., González-Maldonado M. B., Cortez-Mondaca E. 2012. Uso de enemigos naturales y biorracionales para el control de plagas de maíz. *Ra Ximhai* 8: 57-71.
- Giolo F., Grutzmacher A., García M., Busato G. 2002. Parámetros biológicos de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lep.: Noctuidae) oriundas de diferentes localidades e hospedeiros. *Revista Brasileira de Agrociencia* 8: 219-224.
- Godfray H. C. J. 1986. Models for clutch size and sex ratio with sibling interaction. *Theoretical Population Biology* 30: 215-231.
- Goergen G., Kumar P. L., Sankung S. B., Togola A., Tamò M. 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa. *Plos ONE* 11: 1-9
- Gómez M. R., Zavala A. F., Vázquez J. C., Flores J. R., Rivera J. M., Franco R. C. 2006. Identificación del parasitoide de la palomilla de los cereales *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Gelechiidae). *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 2: 169-172.
- Heimpel G. E., De Boer J. G. 2008. Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review Entomology* 53: 209-230.
- Heimpel G. E., Rosenheim J. A. 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control* 11: 160-168.
- Hoballah M. E., Degen T., Bergvinson D., Savidan A., Tamo C., Turlings T. C. 2004. Occurrence and direct control potential of parasitoids and predators of the fall armyworm (Lepidoptera:

- Noctuidae) on maize in the subtropical lowlands of Mexico. *Agricultural and Forest Entomology* 6: 83-88.
- Honek A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Jalali S. K., Mohanraj P., Lakshmi B. L. 2016. Trichogrammatids, pp. 139-181. *In: Ecofriendly Pest Management for Food Security*. Academic Press.
- Jaraleño-Teniente J., Lomelí-Flores J. R., Rodríguez-Leyva E., Bújanos-Muñiz R., Rodríguez-Rodríguez S. E. 2020. Egg parasitoids survey of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in maize and sorghum in Central Mexico. *Insects* 11: 157-160.
- Jaramillo D. A., Jaramillo G. O., Jaramillo P. A. E., Gómez L. H. 1989. Efecto del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) sobre el rendimiento del maíz. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 42: 25-33.
- Kasamatsu E., Abe J. 2015. Influence of body size on fecundity and sperm management in the parasitoid wasp *Anisopteromalus calandrae*. *Physiological Entomology* 40: 223-231.
- Kazmer D. J., Luck R. F. 1995. Field tests of the size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology* 76: 412-425.
- King B. H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *The Quarterly Review of Biology* 62: 367-396.
- King B. H. 1989. Host-size-dependent sex ratios among parasitoid wasps: does host growth matter? *Oecologia* 78: 420-426.
- Kishani F. H., Ashouri A., Zibae A., Abroon P., Alford L. 2016. The effect of host nutritional quality on multiple components of *Trichogramma brassicae* fitness. *Bulletin of Entomological Research* 106: 633-641.
- Klomp H., Teerink B. J. 1966. The significance of oviposition rates in the egg parasite, *Trichogramma embryophagum* Htg. *Archives Neerlandaises de Zoologie* 17: 350-375.
- Kuhlmann U., Mills N. J. 1999. Comparative analysis of the reproductive attributes of three commercially-produced *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Biocontrol Science and Technology* 9: 335-346.
- Lampson L. J., Morse J. G., Luck R. F. 1996. Host selection, sex allocation, and host feeding by *Metaphycus helvolus* (Hymenoptera: Encyrtidae) on *Saissetia oleae* (Homoptera: Coccidae) and its effect on parasitoid size, sex, and quality. *Environmental Entomology* 25: 283-294.
- Lewis W. J., Nordlund D. A., Gross Jr H. R., Perkins W. D., Knipling E. F., Voegelé J. 1976. Production and performance of *Trichogramma* reared on eggs of *Heliothis zea* and other hosts. *Environmental Entomology* 5: 449-452.

- Lisboa M. A., Pratisoli D., Polanczyk R., Madgan L. 2012. Selección de especies de *Trichogramma* sp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) criadas en los huevos de *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Idesia (Arica)* 30: 101-108.
- Luginbill P. 1928. The fall army worm. US Dept. of Agriculture. Technical bulletin No. 34: 1-93
- MacGregor L. R., Gutiérrez O. 1983. Guía de insectos para la agricultura en México. Ed. Alambra mexicana. México. 166.
- Marston N., Ertle L. R. 1973. Host influence on the bionomics of *Trichogramma minutum*. *Annals of the Entomological Society of America* 66: 1155-1162.
- Méndez W. A., Valle J., Ibarra J. E., Cisneros J., Penagos D. I., Williams T. 2002. Spinosad and nucleopolyhedrovirus mixtures for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in maize. *Biological control* 25: 195-206.
- Molina-Ochoa J., Ham J. J., Lezama-Gutiérrez R., López-Edwards M., González-Ramírez M., Pescador-Rubio A., Lezama-Gutiérrez R., López-Edwards M., González-Ramírez M. 2001. A survey of Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) parasitoids in the Mexican states of Michoacan, Colima, Jalisco, and Tamaulipas. *Florida Entomologist* 84: 31-36.
- Montezano D. G., Specht A., Sosa-Gómez D. R., Roque-Specht V. F., Sousa-Silva J. C., Paula-Moraes S. D., Peterson J.A., Hunt T. E. 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology* 26: 286-300.
- Morales J., Vásquez C., Gallardo J., Gutiérrez F., Ríos Y., Pérez N. 2004. Potencial biológico de *Trichogramma atopovirilia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) como parasitoide de la polilla de los granos. *Bioagro* 16: 197-204.
- Morillo F., Notz A. 2001. Resistance of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) to lambda-cyhalothrin and methomyl. *Entomotropica* 16: 79-87.
- Murúa G., Molina-Ochoa J., Coviella C. 2006. Population dynamics of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and its parasitoids in northwestern Argentina. *Florida Entomologist* 89: 175-182.
- Nadal A. 2000. El caso del maíz mexicano en el NAFTA: Variabilidad genética y liberalización comercial. *Biodiversidad* 24: 3-12.
- Nagarkatti S., Nagaraja H. 1978. Experimental comparison of laboratory reared vs. wild-type *Trichogramma confusum* [Hym.: Trichogrammatidae] I. Fertility, fecundity and longevity. *Entomophaga* 23: 129-136.
- Napoleon M. E., King B. H. 1999. Offspring sex ratio response to host size in the parasitoid wasp *Spalangia endius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 325-332.
- Ondarza-Beneitez M. A. 2017. Biopesticidas: tipos y aplicaciones en el control de plagas agrícolas. *Agroproductividad* 10:31-367.

- Otto M., Mackauer M. 1998. The developmental strategy of an idiobiont ectoparasitoid, *Dendrocerus carpenteri*: influence of variations in host quality on offspring growth and fitness. *Oecologia* 117: 353-364.
- Parra J. R. P., Zucchi R. A., Coelho Jr A., Geremias L. D., Cónsoli F. L. 2015. *Trichogramma* as a tool for IPM in Brazil, pp. 472-496. *Augmentative Biological Control Using Trichogramma spp.: Current Status and Perspectives*. Northwest A&F University Press, Shaanxi, China.
- Pecina Martínez J. A., Mendoza Castillo M., López Santillán J. A., Castillo González F., Mendoza Rodríguez M., Ortiz Cereceres J. 2011. Rendimiento de grano y sus componentes en maíces nativos de Tamaulipas evaluados en ambientes contrastantes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34: 85-92.
- Pinheiro J. C. A., de Moura Pádua L. E., Portela G. L. F., Branco R. T. P. C., dos Reis A. S., Silva P. R. R. 2008. Biología comparada de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) visando ao seu zoneamento ecológico no estado do Piauí. *Revista Caatinga* 21: 197-203.
- Prasanna B. M., Huesing J. E., Eddy R., Peschke V. M. 2018. *Fall armyworm in Africa: a guide for integrated pest management*. First Edition. México, CDMX. CIMMYT 109.
- Quintero J. C. D. 2014. Diseño y construcción de una máquina clasificadora para obtención de huevos de *Sitotroga* en la empresa Bioagro (Doctoral dissertation, Universidad Tecnológica de Pereira. Facultad de Ingeniería Mecánica. Ingeniería Mecánica).
- Reséndiz R. Z., López S. A., Osorio H. E., Estrada D. B., Pecina M. J. A., Mendoza C. Ma. Del C., Reyes M. C.A. 2016. Importancia de la resistencia del maíz nativo al ataque de larvas de lepidópteros. *Temas de Ciencia y Tecnología* 20: 59-200.
- Romero-Sueldo M., Virla E. G. 2009. *Doru lineare* (Dermaptera: Forficulidae), insecto benéfico en cultivos de maíz del norte argentino: Preferencias alimenticias y tasas de consumo.
- Ruppel R. F., Bravo Viana G., Carmona B., Idrobo E., Pepinosa R. 1964. Control químico del cogollero del maíz. *Agricultura Tropical (Colombia)* 20: 253-267.
- Sagarra L. A., Vincent C., Stewart R. K. 2001. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research* 91: 363.
- Salas A. M. D., Salazar-Solís E. 2003. Importancia del uso adecuado de agentes de control biológico. *Acta universitaria* 13: 29-35.
- Salt G. 1940. Experimental studies in insect parasitism. VII the effects of different hosts on the parasite *Trichogramma evanescens* Westw. (Hym. Chalcidoidea.). In *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* 15:10-12.

- Schmidt J. M., Smith J. J. B. 1986. Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurement. *Journal of Experimental Biology* 125: 271-285.
- Schmidt J., Smith J. J. B. 1987. Measurement of host curvature by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*, and its effect on host examination and progeny allocation. *Journal of Experimental Biology* 129: 151-164.
- Schneider C. A., Rasband W. S., Eliceiri K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671-675
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2019. Consultado 11-01-2020 en <http://www.siap.sagarpa.gob.mx/>
- Smith S. M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* 41: 375-406.
- Sparks A. N. 1979. A review of the biology of the Fall Armyworm. *Florida Entomologist* 62: 82–87.
- Strand M. R., Casas J. 2008. Parasitoid and host nutritional physiology in behavioral ecology, pp. 113-128. *In: Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications* (E. Wajnberg, C. Bernstein, J. van Alphen Eds.), Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK.
- Strand M. R., Vinson S. B. 1984. Facultative hyperparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77: 679-686.
- Taghikhani N., Fathipour Y., Bagheri A., Talebi A. A. 2019. Generation-dependent fitness of the parasitoid wasp *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in laboratory and insectarium condition. *Journal of Crop Protection* 8: 351-359.
- Tagliari M. S., Knaak N., Fiuza L. M. 2010. Efeito de extratos de plantas na mortalidade de lagartas de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Arquivos do Instituto Biológico* 77: 259-264.
- Van Driesche R., Hoddle M., Center T. D., Ruíz C. E., Coronada B. J. Manuel A. J. 2007. Control de plagas y malezas por enemigas naturales. US Department of Agriculture, US Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team.
- Van Lenteren J.C and Bigler F. 2010. Quality control of mass reared egg parasitoids, pp. 315-317. *In: Egg parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma*. Universidad de Sao Paulo. Springer, Dordrecht.
- Van Lenteren J.C., Bueno V.H.P., 2003. Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl* 48: 123–139.

- Williams T., Arredondo-Bernal H. C., Rodríguez-del-Bosque L. A. 2013. Biological pest control in Mexico. *Annual Review of Entomology* 58: 119-140
- Zamora M. C., Martínez A. M., Nieto M. S., Schneider M. I., Figueroa J. I., Pineda, S. 2008. Actividad de algunos insecticidas biorracionales contra el gusano cogollero. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31: 351-357.