

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA ORIENTAL DEL URUGUAY
FACULTAD DE AGRONOMÍA

**PREFERENCIA Y DESARROLLO DE *ENCARSIA FORMOSA* Y
ENCARSIA LYCOPERSICI (HYMENOPTERA, APHELINIDAE)
CON RELACIÓN A LOS ESTADIOS NINFALES DE
TRIALEURODES VAPORARIORUM (HEMIPTERA,
ALEYRODIDAE)**

por

Gabriela Grille Rosa

TESIS presentada como parte de las exigencias del
Programa de Posgrado de la Facultad de Agronomía
para la obtención del Título de *Magister* de Ciencias
Agrarias, Opción Ciencias Vegetales

Montevideo

Uruguay

junio 2011

Tesis aprobada por:

Dr. César Basso

Dr. Marcos Gerding

Dr. Enrique Castiglioni

Dra. Gabriela Asplanato

Fecha: 16/12/2009

Autora: Ing. Agr. Gabriela Grille Rosa

Director: Dr. César Basso

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. César Basso por el apoyo, corrección y sugerencias volcadas durante el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Jorge Franco por el análisis estadístico de los datos fruto del estudio.

A los integrantes del tribunal por las recomendaciones realizadas.

Al Dr. Bernard Pintureau (INSA de Lyon, Francia) por su ayuda en la interpretación de la taxonomía utilizada para la separación de sexos de la especie *Encarsia lycopersici* y, a su colaborador, Patrice Bolland, por la preparación del material (montaje y fotografía).

Al Bach. Juan Pablo Burla por su gran disposición para el mantenimiento de todo el material utilizado: producción de plantas y cría de los parasitoides.

A la Ing. Agr. María Eugenia Lorenzo por su permanente colaboración en el mantenimiento de la cría de moscas blancas y sus parasitoides.

A la Ing. Agr. Alejandra Borges por su ayuda en la interpretación de los análisis estadísticos.

Al productor de hortalizas Sr. Carlos Bentancur por su gran colaboración al permitir retirar material biológico de su predio para la reposición de las crías de laboratorio.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS.....	VI
RESUMEN.....	VII
SUMMARY.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	2
2.1. <i>TRIALEURODES VAPORARIORUM</i>	2
2.1.1. <u>Ubicación taxonómica</u>	2
2.1.2. <u>Origen</u>	2
2.1.3. <u>Hospederos</u>	3
2.1.4. <u>Daños</u>	3
2.1.5. <u>Biología</u>	4
2.2. <i>ENCARSIA FORMOSA</i>	6
2.2.1. <u>Importancia</u>	6
2.2.2. <u>Biología</u>	7
2.3. <i>ENCARSIA LYCOPERSICI</i>	12
2.3.1. <u>Datos generales</u>	12
2.3.2. <u>Descripción</u>	13
2.4. <i>ENCARSIA FORMOSA</i> Y <i>ENCARSIA LYCOPERSICI</i> : LAS RELACIONES ENTRE ESPECIES DE UNA COMUNIDAD DE PARASITOIDES.....	14
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	16
3.1. SUMINISTRO DE MATERIAL PARA LOS ENSAYOS.....	16

3.1.1. <u>Colonia de insectos</u>	16
3.1.2. <u>Colonia de plantas</u>	16
3.2. <u>OBTENCIÓN DE LOS DIFERENTES ESTADIOS DE <i>T. vaporariorum</i></u>	17
3.3. <u>PREFERENCIA DE OVIPOSICIÓN, DURACIÓN Y LONGEVIDAD DE LOS PARASITOIDES</u>	18
3.3.1. <u>Capacidad de parasitación de <i>E. formosa</i> durante 24 horas sobre los diferentes estadios de <i>T. vaporariorum</i></u>	18
3.3.2 <u>Duración del desarrollo preimaginal de <i>E. formosa</i> a 25 °C</u>	20
3.3.3 <u>Longevidad de <i>Encarsia formosa</i> a 25, 30°C y temperatura diaria variable entre los 20 y 28 °C</u>	20
3.3.4. <u>Capacidad de parasitación de <i>E. lycopersici</i> durante 24 horas sobre los diferentes estadios de <i>T. vaporariorum</i></u>	21
3.3.5 <u>Duración del desarrollo preimaginal de <i>E. lycopersici</i> a 25 °C</u>	21
3.3.6 <u>Longevidad de <i>Encarsia lycopersici</i> a 25, 30 °C y temperatura diaria variable entre los 20 y 28 °C</u>	22
3.4. <u>ANÁLISIS ESTADÍSTICO</u>	23
4. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	24
4.1 <u>LONGEVIDAD</u>	24
4.2 <u>DESARROLLO PREIMAGINAL</u>	26
4.3 <u>CAPACIDAD DE PARASITACIÓN</u>	28
5. <u>CONCLUSIONES</u>	31
6. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	33
7. <u>ANEXO</u> (Preferencia de <i>Encarsia formosa</i> y <i>Encarsia lycopersici</i> con relación a los estadios ninfales de <i>Trialeurodes vaporariorum</i>).....	41

LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro N°	Página
1 Longevidad de <i>E. formosa</i> y <i>E. lycopersici</i> a 25 °C, 30 °C y condiciones variables (20-28 °C)	25
2 Duración del desarrollo preimaginal de los estadios de <i>E. Formosa</i> y <i>E. lycopersici</i>	27
3 N° de individuos parasitados por <i>E. formosa</i> y <i>E. lycopersici</i>	29
Figura N°	Página
1 Adulto y pupario de <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	5
2 Adulto de <i>Encarsia formosa</i>	8
3 Adulto de <i>Encarsia lycopersici</i>	13
4 Plantas de tabaco.....	18
5 Clip-cage.....	19
6 Planta de tabaco con clip-cages.....	20
7 Genitalia y antenas de machos y hembras de <i>E. lycopersici</i>	22
8 N° de puparios parasitados por estadio y por especie.....	30

RESUMEN

La mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum*, es una de las plagas más importantes en cultivos hortícolas bajo cubierta. La utilización de *Encarsia formosa* se presenta como la técnica más eficaz para controlar biológicamente esa plaga, lo que ha llevado a multiplicarlo y liberarlo en Uruguay. Aunque este enemigo natural se encuentra en forma espontánea, no se conoce su adaptación a los invernaderos en el país. También *E. lycopersici* se encuentra parasitando el mismo hospedero sin que se disponga de información sobre su relación con *E. formosa*. Ello justificó estudiar las diferencias en el nicho, preferencia y características biológicas de esas dos especies con relación a los estadios ninfales de *T. vaporariorum* que pudieran “justificar” un manejo diferente de los parasitoides en las actividades de cría y liberación. El hospedero se multiplicó sobre plantas de tabaco, donde se evaluó la capacidad de parasitación ubicando individualmente 20 parasitoides de las dos especies durante 24 horas dentro de ‘clip cages’ que cubrían trozos de hojas de las plantas conteniendo un gran número de individuos de *T. vaporariorum* en sus cuatro estadios ninfales. Se determinó también la duración de desarrollo preimaginal y la longevidad de los adultos. Se comprobó que ambos parasitoides pertenecen al mismo nicho, aun cuando *E. lycopersici* presentó una mayor preferencia por el primer estadio del hospedero y *E. formosa* lo hizo por los restantes. *E. formosa* presentó una mayor longevidad a 25 y 30 °C, y una menor duración de desarrollo a 25 °C, lo cual le daría ventajas en liberaciones bajo esas condiciones de temperaturas. *E. lycopersici* presentó una mayor longevidad en condiciones variables de temperatura (20-28 °C) y demoró más en cumplir su desarrollo preimaginal. La duración del desarrollo preimaginal de *E. formosa* no presentó diferencias cuando la parasitación tuvo lugar en los primeros tres estadios de su hospedero, al tiempo que fue más corta cuando ésta se realizó en el cuarto estadio que no difirió del tercero. Los resultados sugieren ajustes de manejo en la cría y liberación a profundizar en posteriores estudios.

Palabras claves: Preferencia, desarrollo preimaginal, longevidad, parasitoides, mosca blanca.

SUMMARY

Preferences and development of *Encarsia formosa* and *Encarsia lycopersici* (Hymenoptera, Aphelinidae) in relation with the nymphal instars of *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera, Aleyrodidae)

The greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum*, is one of the most important pests of greenhouse-grown crops. The releasing of *Encarsia formosa* is found to be the most efficient technique of biologically controlling this pest, consequently this parasitoid is being multiplied and released in Uruguay. Although this natural enemy can be spontaneously found, its adaptation to greenhouse conditions in the country is not known. *E. lycopersici* is also found parasitizing the same host, but there is no information about its relationship with *E. formosa*. This was the rationale for the study of the differences in niche, preferences and biological characteristics between those two species in relation with the nymphs instars of *T. vaporariorum* that would lead to a different parasitoid breeding and releasing management. The host was multiplied on tobacco plants, where the parasitism capacity was evaluated by placing 20 parasitoids of both species individually for 24 hours in clip cages covering leaf pieces each containing a great number of *T. vaporariorum* individuals in the four nymphs instars. Preimaginal development and adult longevity was also determined. It was proven that both parasitoids belong to the same niche, even though *E. lycopersici* showed higher preferences for first instar hosts while *E. formosa* showed higher preferences for the others. *E. formosa* showed higher longevity at 25-30 °C, and less development time at 25 °C, which represents an advantage for releasing under those temperature conditions. *E. lycopersici* showed higher longevity under variable temperature conditions (20-28 °C), and its preimaginal development was slower. *E. formosa* development time showed no differences when parasitism took place in the first three instars of this host, while it was shorter when it took place in fourth instar which was similar to the third one. The results suggest a change in breeding and releasing management, which should be further studied.

Keys word: preference, preimaginal development, longevity, parasitoids, whitefly

1. INTRODUCCIÓN

Trialeurodes vaporariorum (Westwood) (Hemiptera, Aleyrodidae), conocida como la “mosca blanca de los invernáculos”, es una de las plagas hortícolas más importantes en cultivos bajo invernadero en el mundo. Sus principales efectos consisten en la reducción de la fotosíntesis de la planta y disminución de la calidad de la producción al favorecer la proliferación de fumagina sobre hojas y frutos, y en la transmisión de virosis que afectan las plantas. La utilización del parasitoide *Encarsia formosa* (Gahan) (Hymenoptera, Aphelinidae) se presenta como la técnica más eficaz de control biológico de esta plaga, lo que ha llevado a la instalación de biofábricas de producción de este enemigo natural, fundamentalmente en Europa y Estados Unidos.

En Uruguay, *T. vaporariorum* es también una de las principales plagas del cultivo de tomate bajo invernadero, lo que ha llevado a la Unidad de Entomología de la Facultad de Agronomía a desarrollar desde el año 2002 la multiplicación y liberación masiva de *E. formosa*. No obstante, si bien *E. formosa* se encuentra en forma espontánea sobre *T. vaporariorum* en predios sin aplicación de insecticidas, no se conoce que tan adaptadas están las poblaciones de este enemigo natural a las condiciones en los invernaderos en nuestro país. En efecto, la producción hortícola bajo cubierta en Uruguay es muy diferente a la realizada en Europa dado que, entre otras características, los invernaderos carecen de regulación térmica, lo que los lleva a alcanzar temperaturas en su interior superiores a 30 °C en el verano. Esta situación podría comprometer la aplicación de dicho método de control dado que la mayor eficacia de este parasitoide se alcanza entre 18 y 24 °C. Por otra parte, la inestabilidad térmica de la primavera genera complicaciones en el inicio de las liberaciones, y dificulta el protocolo de utilización de este parasitoide.

En otro orden, una segunda especie del género *Encarsia*, *E. lycopersici* (De Santis), se encuentra en los invernáculos de tomate en Uruguay parasitando la mosca blanca, pero no se dispone de información sobre sus características biológicas y, en especial, su relación con *E. formosa* como integrantes de la comunidad de parasitoides de este hospedero. Las preguntas que surgen entonces son si existen diferencias en el nicho, y si

hay preferencia o diferentes características biológicas de estas dos especies en su relación con los estadios de *T. vaporariorum* que justifiquen un manejo diferente de ellas en las actividades de cría y liberación.

Para responder a estas interrogantes, en este estudio se evaluó la capacidad de parasitación y la duración del desarrollo preimaginal de los dos parasitoides sobre cada uno de los instares ninfales de la mosca blanca, y se determinó la longevidad de los parasitoides en tres regímenes diferentes de temperatura.

Como hipótesis se planteó que pudieran existir diferencias en el nicho, preferencia o características biológicas de *E. formosa* y *E. lycopersici* en su asociación con los diferentes estadios ninfales de *T. vaporariorum* que justificaran un manejo diferente de las dos especies parasitoides en las actividades de cría y utilización en prácticas de control biológico.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. TRIALEURODES VAPORARIORUM

2.1.1. Ubicación taxonómica

Trialeurodes vaporariorum pertenece al orden Hemiptera, super-familia Aleyrodoidea, familia Aleyrodidae y sub-familia Aleyrodinae. Según Byrne y Bellows (1991), de las sub-familias de Aleyrodidae, *T. vaporariorum* pertenece a la que presenta el mayor número de especies y de más amplia distribución.

2.1.2. Origen

El origen geográfico de las “moscas blancas” es muy controvertido (Byrne y Bellows, 1991), pero la mayoría de las especies del género *Trialeurodes* se atribuyen al Nuevo Mundo (Vet *et al.*, 1980), pudiendo ser Brasil o México los lugares de origen (Castresana, 1989 ; Byrne y Bellows, 1991).

Westwood describe a *T. vaporariorum* en 1856 y supone que su aparición en Inglaterra en ese año proviene de una importación de orquídeas desde México (van Lenteren *et al.*, 1996). Esta especie se ha convertido en cosmopolita, con una distribución que comprende los cinco continentes (Russell, 1980; Soto, 1997).

2.1.3. Hospederos

T. vaporariorum es una especie polífaga, al punto que se la ha registrado sobre 898 especies de plantas en 121 familias y 469 géneros (Xu *et al.*, 1988). Existe una preferencia por ciertos hospederos hortícolas como son berenjena, pepino, tomate y pimiento donde desarrolla su mayor potencial biótico expresado en una mayor longevidad y fecundidad (Suárez y López 1992, citado por Soto, 1997). El mejor hospedero para el desarrollo de la mosca blanca de los invernáculos es berenjena seguido de pepino, tomate y morrón en orden decreciente de preferencia (Onillon, 1977; van de Merendok y van Lenteren, 1978). Sobre berenjena el insecto vive más tiempo y produce más huevos (Van Boxtel *et al.*, 1978). En Uruguay se encuentra sobre un gran número de especies vegetales que incluyen cultivos hortícolas protegidos como tomate (*Lycopersicum esculentum* M.), berenjena (*Solanum melongena var. esculennta* L.), chaucha (*Phaseolus vulgaris* L.), melón (*Cucumis melo* L.), zapallito (*Cucurbita maxima subsp.maxima*), pepino (*Cucumis sativus* L.) ,en menor grado, morrón (*Capsicum annum* L.); y también diversas malezas y plantas ornamentales.

2.1.4. Daños

Este insecto ocasiona daños directos e indirectos a sus plantas hospederas. Los primeros por la succión de savia en los vegetales y, dependiendo de la magnitud de su población, provoca un debilitamiento mayor o menor de la planta. Son los daños indirectos los que se consideran de mayor importancia. Por un lado la excreción de mielecilla que se deposita sobre el vegetal sirve de sustrato para la proliferación de un conjunto de hongos denominado “fumagina”. Éstos provocan el ennegrecimiento de hojas y frutos, quitando capacidad fotosintética a la planta y provocando daño cosmético

a los órganos comercializables. El otro daño indirecto se genera a partir de la capacidad de transmitir virus a las plantas. En efecto, es vector del virus del “falso amarillamiento de la remolacha” transmitido también a la lechuga y pepino en Holanda y Francia (Dorst *et al.*, 1983) y el TICV (Tomato Infectious Chlorosis Virus) que puede provocar grandes pérdidas en los rendimientos de los cultivos (Liu *et al.*, 2000). Estas virosis no se encuentran citadas para nuestro país.

2.1.5. Biología

Trialeurodes vaporariorum presenta una metamorfosis de tipo neometabolía, que incluye los estados de huevo, ninfa y adulto.

Descripción y duración de los estados (Nechols y Tauber, 1977b; Byrne y Bellows, 1991; Gerk *et al.*, 1995) (Figura 1):

Huevo: es elíptico, disponiendo de un pedicelo en forma de pinza como una extensión del corion que se inserta en una ranura realizada por el ovipositor en la superficie foliar. La coloración del huevo es inicialmente amarillenta tornándose marrón a medida que se aproxima la eclosión. En general, la disposición de los huevos es circular cuando ocurre sobre hojas glabras, y no uniforme si se depositan sobre superficies pubescentes.

Ninfa: el primer estadio es móvil por un período no mayor a las 12 horas y luego se fija por medio de su aparato bucal. Presenta coloración transparente con patas y antenas bien desarrolladas. El segundo estadio es sedentario, aplanado y transparente. El tercer estadio es similar al segundo pero más grueso. El cuarto estadio se caracteriza por pasar por tres sub-estadios. Uno temprano que es achatado, transparente y opaco donde el insecto aún se alimenta. Un segundo sub-estadio de transición más grueso que el anterior, blanco-opaco con setas como espinas en todo el cuerpo, y uno final (llamado también maduro o adulto ‘pharate’), que no se alimenta, presenta los ojos rojos y un aspecto amarillo previo a la emergencia del adulto. Este sub-estadio es comúnmente denominado pupa (o pupario), aunque Nechols y Tauber (1977b) cuestionan que se utilice ese nombre y lo refieren a los sub-estadios de transición y final.

La duración del estado de huevo es 6,86 días, del primer estadio ninfal 3,5 días, del segundo estadio ninfal 2,36 días, del tercer estadio ninfal 2,78 días, del cuarto estadio inicial 3,62 días, del cuarto estadio ninfal de transición 2,22 días y del cuarto estadio ninfal final 3,66 días, resultando un período preimaginal total de 25 días a 25 °C sobre plantas de tomate.

Adulto: al emerger presenta sus alas transparentes y luego de algunas horas comienza a cubrirse con una sustancia cerosa de color blanco. Las hembras viven de 30 a 40 días, al tiempo que los machos poseen una longevidad un poco menor, pero estas características varían considerablemente en función de la temperatura y sus plantas hospederas. La reproducción de estos insectos es sexual, pero pueden presentar partenogénesis. La hembra alcanza a depositar más de 350 huevos, siendo normal una oviposición de 150 huevos durante toda su vida.



Figura 1: Adulto y pupario de *Trialeurodes vaporariorum*. (Foto: Magnus Gammelgaard. www.plant-diseases.com) Acceso 23/01/2009.

Las poblaciones de mosca blanca pueden mantenerse activas durante todo el año cumpliendo generaciones sucesivas. En invierno las poblaciones son menos abundantes,

se desarrollan más lentamente y aumenta la mortalidad de los primeros estadios ninfales y de los adultos (Stenseth (1971) citado por Castresana, 1989).

La tasa de oviposición varía según las condiciones ambientales y la planta hospedera. Burnett (1949) reportó que la fecundidad de *T. vaporariorum* a 18 °C fue de 319,5 huevos/hembra y se redujo a 5,5 a 33 °C y a 0 a 9 °C. La fecundidad se quintuplicaba cuando el insecto era ubicado en una nueva hoja.

La oviposición ocurre generalmente sobre las hojas más nuevas de la planta (Castresana, 1989; Estay, 1993), lo cual sumado a la inmovilidad de los estados inmaduros y al crecimiento de la planta lleva a una estratificación vertical en ésta con una ubicación de los estados más avanzados en la base de la planta (Noldus *et al.*, 1986; Basso *et al.*, 2001).

En invernáculo, la población de *T. vaporariorum* presenta una distribución espacial agrupada o de contagio de tipo Binomial Negativa (van Lenteren *et al.*, 1976; Xu *et al.*, 1980; Basso *et al.*, 2001) tal como sucede con otras especies (Taylor, 1984). Noldus *et al.* (1986) no confirman esta información para esta misma especie en baja densidad de población.

2.2. ENCARSIA FORMOSA

2.2.1. Importancia

Encarsia formosa pertenece al Orden Hymenóptera, familia Aphelinidae que incluye insectos diminutos (raramente exceden 1 mm de largo) con peculiaridades bioecológicas que representan la estrategia más avanzada de reproducción, interdependencia biocenótica y competencia, que convierte a este grupo en uno de los más interesantes entre los Hymenoptera parasítica. La mayoría de las especies de esa familia pertenecen a las faunas paleárticas y australianas, aunque muchos están presentes en otras regiones zoogeográficas, frecuentemente debido a la introducción accidental de sus hospederos (Viggiani, 1984).

Encarsia formosa fue descrita por Gahan en 1924 desde especímenes criados sobre un aleuródido no identificado sobre geranio (*Pelargonium sp.*) en un invernadero en

Idaho (Estados Unidos). No hay sinónimos en la literatura (Hoddle *et al.*, 1998). En 1926 un productor de tomates llamó la atención del entomólogo inglés Speyer sobre la presencia de “puparios negros” de *T. vaporariorum* en su cultivo, que resultaron parasitados por *E. formosa* (Speyer, 1927, citado por van Lenteren y Woets, 1988). A partir de esa experiencia, esta especie fue multiplicada en el laboratorio, y en los años 30 enviada a otros países europeos, Canadá, Australia y Nueva Zelanda. En la década del 40 se dejó de utilizar a raíz del advenimiento de los insecticidas sintéticos, retomándose su uso a comienzos de la década del 70 cuando numerosas poblaciones de plagas tuvieron lugar como consecuencia de la aplicación de dichos productos, y se retomó el interés por el control biológico (van Lenteren y Woets, 1988). Con el paso del tiempo este parasitoide se transformó en el más utilizado en el mundo para el control biológico de la mosca blanca de los invernaderos (López y Botto, 1995; van Lenteren y Martin, 1999), especialmente en el cultivo de tomate (van Lenteren y Woets, 1988). Teniendo en cuenta que, desde el punto de vista de su valor monetario, el 80% de los enemigos naturales comercializados en el mundo son utilizados en invernaderos, *E. formosa* representa el 25% de entre ellos (van Lenteren, 2003).

El origen de esta especie se ubicaría en las zonas subtropicales y tropicales, posiblemente Centroamérica o Brasil (Llorens y Garrido, 1992). En función de su amplia liberación en invernaderos de muchas partes del mundo, su distribución es cosmopolita y su rango nativo incierto (Hoddle *et al.*, 1998).

2.2.2. Biología

Los estados de desarrollo de este parasitoide incluyen huevo, tres estadios de larva, pupa y adulto. La reproducción es de tipo partenogenética telítoca, generando sólo progenie femenina. Los machos existen pero de modo poco frecuente. La telitoquia de *E. formosa* es mediada por la bacteria *Wolbachia* que pertenece al supergrupo B y al grupo For. La especie está totalmente infectada, y no podría ser de otro modo dado que los machos, obtenidos luego de tratamientos con antibióticos o térmico, son estériles. Por lo tanto, se puede suponer que la larga evolución en simbiosis entre la especie y la

bacteria ha vuelto inútil la función macho, ha condicionado la acumulación de mutaciones deletéreas sobre los genes controlando esta función, para finalmente bloquearla. De este modo la asociación simbiótica se volvió obligatoria, porque si las *Wolbachia* desaparecieran, lo haría también la especie (Pintureau, 2009). Esta característica representa una gran ventaja en su utilización como agente de control biológico porque asegura la reproducción y parasitismo por cada individuo liberado (López y Botto, 1995).

Las hembras miden 0,6 mm de longitud, presentan la cabeza de color café oscuro, el tórax negro con lados amarillos y el abdomen amarillo brillante con un ovipositor que se extiende más allá del cuerpo. Antenas filiformes de 0,5 mm de longitud y color café claro. Alas hialinas cubiertas de pelos cortos y un fleco de pelos largos (Figura 2). Los machos son largos con antenas largas y abdomen color café oscuro (van Lenteren y Woets, 1988).



Figura 2: Adulto de *Encarsia formosa* ([http://www.syngenta-bioline.co.uk/controldocs/html/Encarsia formosa.htm](http://www.syngenta-bioline.co.uk/controldocs/html/Encarsia%20formosa.htm)). Acceso 24/3/09.

Según Sánchez (1994), la duración de desarrollo de *E. formosa* desde huevo a adulto es de 25 días a 20 °C. Para Stenseth (1976), ese tiempo varía de 29 a 39 días a 18 °C, de 25 a 35 a 21 °C y de 16 a 24 días a 24 °C. Por su parte, Woets y van Lenteren (1976) citan un tiempo de desarrollo de 15 días a 25 °C, y una temperatura óptima para su desarrollo que oscila entre 22 y 27 °C.

El aumento de la temperatura provoca un incremento de la fecundidad y disminución del ciclo de vida del parasitoide cuando *T. vaporariorum* es el hospedero (Vet *et al.*, 1980), por tanto mejora el control de la mosca blanca.

Yano (1988) menciona que la temperatura óptima de parasitación debe oscilar entre 18 y 24 °C, y van Lenteren y Huspas-Jordan (1983) reportan que *E. formosa* puede parasitar bien a una temperatura nocturna de 7 °C si la temperatura en el día asciende a los 17 °C.

No obstante, Di Pietro (1977), citado por Soto (1997) observó que el aumento de la temperatura, en el rango de 17 a 32 °C, provoca una disminución de la longevidad de *E. formosa* (de 21,29 a 4,89 días) y de los días de oviposición de esta especie (de 19,29 a 4,30), al tiempo que su fecundidad fue máxima a 22 °C (70,45) comparado con 17 °C (59,59), 27 °C (32,13) y 32 °C (23,15). Por su parte, Soto *et al.* (2001) determinaron el tiempo de desarrollo de huevo a adulto de *E. formosa* cuando se le permitió parasitar el tercer o el cuarto estadio ninfal de *T. vaporariorum* en un rango de temperatura comprendido entre 14,6 y 33,5 °C. Comprobaron que la duración varió de 28,4 a 9,4 días en el primer caso y entre 29,5 y 10,0 días en el segundo, resultados que no difirieron sustancialmente con los alcanzados por Woets y van Lenteren (1976), Vet *et al.* (1980) y Gerk *et al.* (1995). La temperatura base del parasitoide cuando parasitó el tercer estadio ninfal del hospedero fue 5,50 °C, y cuando lo hizo sobre el cuarto estadio fue 5,06 °C, al tiempo que la constante térmica fue de 294,1 grados día para la primera situación y de 322,5 grados día para la segunda.

La disponibilidad del alimento y la temperatura son los factores ecológicos más importantes que influyen sobre la longevidad de los adultos. Con una alimentación

adecuada y entre ciertos umbrales térmicos, la longevidad es más larga a temperaturas más bajas (Viggiani, 1984).

La eficiencia parasitaria de esta especie se ve influenciada por la pubescencia de las hojas, la secreción de mielecilla y la temperatura. Así, el ritmo de encuentro de hospederos depende de la rapidez en la marcha del parasitoide, el tamaño de las ninfas de moscas blancas y el número de dichos hospederos por hoja. Dicha rapidez se reduce a mayor venación de las hojas, más alta densidad de tricomas, excesiva mielecilla, encuentro de ninfas convenientes para parasitar o alimentarse, descenso de la temperatura, baja presión barométrica y cantidad de huevos depositados (Hoddle *et al.*, 1998).

La actividad de oviposición de *E. formosa* es variable pero continua hasta la muerte de los adultos (Lopez y Botto, 1995), pudiendo parasitar entre 50 y 200 ninfas de mosca blanca (Parr, 1976; Sánchez, 1994). Como todos los Aphelinidae se trata de una especie sinovigénica (Viggiani, 1984), de manera que cuando la hembra adulta emerge aún no posee todos los huevos maduros y éstos maduran a lo largo de su vida relacionado con su alimentación.

Los adultos del parasitoide se alimentan de néctar de las flores y exudaciones azucaradas excretadas por las moscas blancas, y también de los líquidos de heridas causadas por el ovipositor en el cuerpo del hospedero al momento de efectuar el parasitismo. A su vez, *E. formosa* puede obtener nutrición proteica por predación de todos los estados pre-imaginales de *T. vaporariorum* (excepto los huevos), comportamiento conocido como host-feeding, pero prefiere el segundo estadio ninfal y la pupa. Ninfas que han sido objeto de host-feeding no son utilizadas para parasitar u oviponer y viceversa (Nell *et al.*, 1976). Para alimentarse de este modo, el parasitoide inserta su ovipositor en el cuerpo del hospedero y, luego de una serie de movimientos, cuando lo retira comienzan a emerger fluidos de éste a través de un tubo producido por el afelínido. En ese momento, el parasitoide gira y aspira el fluido (Viggiani, 1984).

La oviposición de *E. formosa* puede realizarse en todos los estados inmaduros de *T. vaporariorum*, excepto en el huevo y el estadio móvil del primer estadio, pero prefiere el

tercer y cuarto estadio, lo cual se refleja en una tasa de emergencia mayor en ellos (Nechols y Tauber, 1977a). Soto *et al.* (2002) comprueban que el parasitoide prefiere parasitar el tercer y cuarto estadios (sin diferencias entre ellos) $p < 0,001$, y alcanza niveles de parasitación significativamente menores en el segundo instar y mas bajos en el primer instar ($p < 0,001$). Ello no coincide por lo reportado por Nell *et al.* (1976) cuando señalaron que la parasitación del primer o segundo estadio ninfal lleva a la muerte del hospedero y del parasitoide.

Nechols y Tauber (1977a) demostraron que cuando *E. formosa* parasita ínstaes de *T. vaporariorum* anteriores al cuarto, los huevos del parasitoide eclosionan, pero el desarrollo larval se suprime hasta que el hospedero alcanza el cuarto estadio. Sin embargo, Hu *et al.* (2002) sostienen que cuando el primer estadio *T. vaporariorum* era parasitado, el segundo estadio del parasitoide era detectado en el tercer estadio del hospedero. No obstante, sin importar el estadio inicialmente parasitado, el parasitoide no realizaba su última muda hasta que se alcanzaba el último sub-estadio del cuarto estadio del hospedero (adulto “pharate”).

El desarrollo ninfal de *T. vaporariorum* a partir del cuarto estadio “inicial” aparentemente no es afectado por la acción del ovipositor, la presencia de huevos o estados larvales de *E. formosa*. Si las moscas blancas son atacadas desde su segundo estadio hasta el sub-estadio de transición del cuarto estadio el hospedero continúa su desarrollo y se detiene en ese último momento. Cuando el último sub-estadio es parasitado, éste no puede completar su desarrollo y muere (Nechols y Tauber, 1977b). La detención del desarrollo del hospedero en el sub-estadio de transición coincide con el desarrollo del parasitoide a partir de su primer estadio ya reseñado (Nechols y Tauber, 1977a).

En resumen, del mismo modo de lo que sucede en la parasitación de moscas blancas por otros Aphelinidae, el estadio parasitado influye en el efecto provocado sobre el hospedero. Así, cuando son parasitados los primeros ínstaes ninfales, los parasitoides se comportan como coinobiontes, al permitir que el hospedero continúe alimentándose, creciendo, desarrollándose y excretando mielecilla con posterioridad a la parasitación.

Sin embargo, cuando la oviposición se realiza sobre los últimos ínstares ninfales, el hospedero detiene su desarrollo, lo cual es característico de los parasitoides idiobiontes (Jones y Greenberg, 1998; Antony *et al.*, 2003).

La estrategia de parasitismo de *E. formosa*, siguiendo la regla general al respecto, se basa en un balance entre la facilidad para parasitar al hospedero y su oportunidad de supervivencia. De este modo, si bien los ínstares ninfales más pequeños son más abundantes y fáciles de encontrar, como es menor su supervivencia, disminuye la probabilidad del parasitoide de dejar descendencia a partir de ellos. Por otra parte, el desarrollo sobre estos estadios requiere un mayor tiempo debido a que contienen una menor cantidad de nutrientes que los estadios más grandes, lo cual significa un mayor período de exposición a factores abióticos y bióticos adversos (Pennacchio y Strand, 2006).

Existe un efecto de la especie de mosca blanca hospedera sobre el desarrollo de los estados inmaduros de la avispa. *Encarsia formosa* criada sobre *Bemisia tabaci* (Gennadius) experimenta una mayor mortalidad pre-imaginal y una mayor duración de desarrollo que si lo hace sobre *T. vaporariorum* (Szabo *et al.*, 1993 citado por Hoddle *et al.*, 1998).

También la planta hospedera de la mosca blanca afecta al desarrollo del parasitoide. En efecto, su desarrollo es más largo en poroto (*Phaseolus vulgaris*), que sería el hospedero más pobre, que en algodón (*Gossypium hirsutum*) que sería el mejor hospedero (Shishehbor *et al.*, 1997, citado por Hoddle *et al.*, 1998).

2.3. ENCARSIA LYCOPERSICI

2.3.1. Datos generales

Se dispone de muy escasa información sobre esta especie. Fue descrita por De Santis (1957) a partir de individuos colectados en La Plata (Buenos Aires) de un aleuródido no identificado que atacaba tomate. En ese mismo país, se reporta su presencia sobre *T. vaporariorum* en tomate en Concordia (provincia de Entre Ríos) (Castresana y Paz, 2007). En Brasil, se cita parasitando preferentemente ninfas de

segundo estadio de *T. vaporariorum* (De Oliveira *et al.*, 2003). En Chile está citada sobre *T. vaporariorum* en tomate (Estay y Bruna, 2002). Por su parte, en Uruguay se observa por primera vez sobre ese mismo hospedero en cultivos orgánicos de tomate de la zona de San Bautista (Canelones) en el año 2003.

2.3.2. Descripción

Las hembras son de color amarillo limón, con los ojos y borde oral negruzcos, y los ocelos de color de carmín. La zona ocelar, el borde del occipucio entre los ojos, la línea divisoria entre frente y vértice, la banda transversal en el occipucio a la altura del foramen, el pronoto, la parte media del escudo del mesonoto, la parte superior de las parápsides y de las axilas, las tégulas, el propodeo, la membrana peciolar y los seis primeros urotergitos son de color pardo. El primer urotergito claro presenta un par de manchas amarillentas sub-laterales. Las antenas, las pleuras, las tibias y los tarsos de las patas son más o menos ennegrecidas. La faz ventral del cuerpo es de color blanco amarillento. El macho se distingue de la hembra por los genitales, la conformación de las antenas, y su coloración más intensa, con algo de anaranjado (De Santis, 1957).



Figura 3: Adulto de *Encarsia lycopersici* (<http://www.cronicarural.com.ar/index.asp>)

Acceso 24/3/09.

Es posible realizar la identificación molecular de esta especie a través de isoenzimas alfa, beta esterasas usadas como marcadores moleculares para reconocer variaciones entre especies (De Oliveira y Lima, 1997).

2.4. ENCARSIA FORMOSA Y E. LYCOPERSICI: LAS RELACIONES ENTRE ESPECIES DE UNA COMUNIDAD DE PARASITOIDES.

La coexistencia de especies parasitoides de un mismo hospedero (tal como *E. formosa* y *E. lycopersici* en relación a *T. vaporariorum*) depende de la disponibilidad espacio-temporal de los individuos capaces de albergarlos, pero también del potencial reproductivo de cada especie parasitoide. En cuanto a la disponibilidad del hospedero influye el tamaño de la población de éste, pero también su calidad ligada al estado de desarrollo y a la proporción entre hospederos sanos y parasitados (Mackauer, 1990).

Por su parte, el potencial reproductivo de los parasitoides se manifiesta mediante relaciones muy complejas entre los mismos en su condición de integrantes de una comunidad o ‘cluster’ de especies, la cual puede ser relativamente constante o variar considerablemente en las diferentes áreas del rango geográfico del hospedero (Ehler, 1994). Cuando dicha interacción se manifiesta como competencia entre dos especies no es común que ambas sobrevivan, porque la palabra competencia supone que exista un vencedor y un vencido. Para que las dos especies continúen viviendo deben existir mecanismos estabilizadores que impidan que una especie al ganar lleve a otra a la extinción. El mecanismo sugerido habitualmente radica en que los nichos de las dos especies competidoras, entendido como los diferentes roles de las especies (Simberloff y Dayan, 1991), no son jamás exactamente los mismos, permitiendo a cada una de ellas ser “ganadora” en ámbitos diferentes. En ausencia de ese mecanismo que permite la coexistencia, las especies con un bajo potencial reproductivo podrían ser rápidamente eliminadas por las especies competidoras más agresivas (Combes, 1995).

Muchos ejemplos de parasitoides implican la ocurrencia de competencia por ‘interferencia’, donde el mecanismo involucra contacto directo entre larvas. También ha sido documentada una fuerte competencia entre parasitoides por ‘explotación’, donde

una de las especies limita a la otra por el número de hospederos que pueden alcanzar el tamaño suficiente para ser parasitados por ésta. Asimismo, la competencia puede tener también efectos indirectos más difíciles de demostrar, que incluyen modificaciones en el comportamiento de los hospederos en respuesta a los comportamientos de búsqueda de los parasitoides (Rojas-Rousse, 2009). Estas situaciones son más fácilmente demostrables en sistemas ‘sintéticos’ donde la planta, el hospedero y el parasitoide son importados (ver, por ejemplo, Luck y Podoler, 1985), pero son más limitadas las evidencias en sistemas ‘más naturales’. Si bien ello no compromete la convicción de la ocurrencia de fenómenos de competencias entre parasitoides, no explica totalmente la coexistencia de las especies y por ende la influencia de la competencia en la biodiversidad (Basso y Grille, 2009).

La búsqueda de una población de hospederos potenciales, y la selección de los hospederos aptos para el desarrollo de un parasitoide, representan temas de estudio de gran importancia para quienes se interesan en establecer parasitoides importados en el marco del control biológico de un fitófago, puesto que la competencia entre las especies puede influir en la estructura y estabilidad de las comunidades. En efecto, en la puesta en práctica de una iniciativa de control biológico la competencia entre varias especies introducidas y las nativas puede explicar porqué a veces hay fracaso o impedimentos que imposibilitan que una especie pueda establecerse y controlar eficazmente a los fitófagos (Mackauer, 1990).

Por otra parte, el conocimiento preciso del nicho de cada parasitoide con relación a sus hospederos influirá en los protocolos de cría masiva en laboratorio y liberación de los enemigos naturales en los cultivos, por cuanto resultará esencial para determinar el momento más adecuado para provocar la asociación hospedero-parasitoide y su amplitud con relación a los estados de desarrollo de los hospederos.

Estas particularidades de las relaciones de competencia entre parasitoides y su influencia en las prácticas de control biológico aparecen como relevantes en el caso de *E. formosa* y *E. lycopersici* en su asociación con *T. vaporariorum*.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Para cumplir con los objetivos de estos estudios fue necesario contar con la disponibilidad de dos especies parasitoides (*E. formosa* y *E. lycopersici*), el insecto hospedero (*T. vaporariorum*) y la planta hospedera (*Nicotiana tabacum* L.). Todas las actividades se llevaron a cabo en las instalaciones de la Unidad de Entomología de la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República de Uruguay en el período comprendido entre agosto del 2008 y marzo del 2009.

3.1. SUMINISTRO DEL MATERIAL PARA LOS ENSAYOS

3.1.1. Colonia de insectos

Los individuos de *E. formosa* utilizados en los estudios provinieron de una colonia de este insecto mantenida desde 2001 en la Unidad de Entomología de la Facultad de Agronomía, en tanto *E. lycopersici* fue colectada y criada expresamente para este estudio. Las colonias se integraron y reforzaron a partir de individuos traídos de cultivos comerciales de tomate ubicados en el sur del Uruguay.

Los insectos hospederos de los parasitoides provinieron de una colonia de *T. vaporariorum* multiplicada en piezas climatizadas a 22-26 °C de temperatura, 60-70% de humedad relativa y fotoperíodo natural siguiendo un protocolo ajustado por Gabriela Grille y César Basso a partir de Scopes y Biggerstaff (1971) y E. Tabonne¹. Esta colonia es reforzada periódicamente con el agregado de adultos y pupas provenientes de cultivos hortícolas comerciales infestados por este insecto.

3.1.2 Colonia de plantas

La elección de *N. tabacum* como planta hospedera de *T. vaporariorum* se basó en estudios previos realizados en la Unidad de Entomología, donde berenjena, tabaco y ruda aparecieron como las más apropiadas para esa mosca blanca (Pascal *et al.*, 2003).

¹ Com. pers. octubre, 2006

Características del tabaco como su rusticidad, poca susceptibilidad a problemas sanitarios y bajo costo de producción hizo que esta especie fuera elegida para tal fin.

Las plantas de tabaco se multiplicaron inicialmente a partir de semillas provenientes de áreas comerciales de la zona norte del país. La rutina consistió en su producción mensual en almacigueras de plástico de 26 cm de largo por 18,5 cm de ancho por 8 cm de profundidad en un sustrato de turba rubia.

Luego, fueron transplantadas en forma individual a macetas de 9 cm de diámetro hasta que alcanzaron aproximadamente 4 hojas, momento en que fueron nuevamente transplantadas a envases de 21 cm de diámetro (7 litros de capacidad) en un sustrato de tierra y turba, y con el agregado de dos fertilizaciones de urea (Figura 4). Cuando las plantas alcanzaron un desarrollo de 6 a 8 hojas se consideraron adecuadas para la cría de las moscas blancas. Las plantas se produjeron en un invernadero de plástico no climatizado de 45 m² de superficie.

3.2. OBTENCIÓN DE LOS DIFERENTES ESTADIOS DE *TRIALEURODES VAPORARIORUM*

Grupos de cuatro plantas de tabaco se expusieron sistemáticamente durante 24 horas a un número elevado de adultos de moscas blancas dentro de jaulas de metal de 45 por 45 de base y 75 cm de altura, recubiertas por una capucha de organza de nylon. La actividad se llevó a cabo en una pieza climatizada con una temperatura que alternó entre los 22 y 26 °C, una humedad relativa cercana al 60 ±5% y fotoperíodo natural. De este modo se buscó concentrar en el tiempo la oviposición de los insectos sobre las plantas. Luego de transcurrido ese período, los adultos fueron retirados por medio de una aspiradora manual y las plantas colocadas en otra pieza a las mismas condiciones ambientales.

A partir de esas colonias se obtuvieron individuos de *T. vaporariorum* en sus distintos estadios ninfales de desarrollo. La separación de los ínstares se realizó con apoyo de una lupa manual (10x).



Figura 4: Plantas de tabaco utilizadas para las experiencias

3.3. PREFERENCIA DE OVIPOSICIÓN, DURACIÓN Y LONGEVIDAD DE LOS PARASITOIDES

3.3.1. Capacidad de parasitación de *Encarsia formosa* durante 24 horas en los diferentes estadios de *Trialeurodes vaporariorum*

Se colocaron individualmente 20 adultos de *E. formosa*, con no más de un día de emergidos, en cajitas plásticas de 3cm de diámetro y 2 cm de altura (que denominaremos ‘clip cages’ siguiendo la metodología aplicada por Liu y Stansly (1996), Jones y Greenberg (1998) y Antony *et al.* (2003) (Figura 5) cubriendo porciones de hojas de plantas de tabaco (Figura 6) seleccionadas por disponer, en su envés, un número de individuos de *T. vaporariorum* que excediera la capacidad de parasitación del parasitoide. Se agregó una gota de miel sobre el trozo de hoja cubierto por las ‘clip cages’ para la alimentación del parasitoide. Esta experiencia se repitió con los cuatro

ínstares ninfales de *T. vaporariorum* (el estado móvil del inicio del primer estadio no fue considerado). Se identificó con fecha, repetición e instar

Al cumplirse 24 horas se retiró la 'clip cage' y se registró si el parasitoide estaba vivo, muerto o desaparecido. Mediante un círculo en la hoja de tabaco se delimitó el área donde se había colocado la 'clip cage', y se identificó con fecha, repetición y el estadio utilizado para la experiencia en el haz de la correspondiente porción de la hoja. Cuando las ninfas de moscas blancas comenzaron a tornarse negras, los círculos de las hojas se cortaron y se colocaron, durante 24 horas, en una caja de plástico en el interior de una cámara climatizada a 25 °C de temperatura para facilitar el secado del folíolo y evitar la proliferación de hongos sobre los círculos de hojas de tabaco.



Figura 5: Detalle de una 'clip cage' donde se colocaban los parasitoides
Posteriormente, cada círculo se colocó en una caja de plástico de 6,5 cm de diámetro y 2,5 cm de profundidad y se contabilizó el número de puparios parasitados.

3.3.2. Duración del desarrollo preimaginal de *Encarsia formosa* a 25 °C

Esos mismos círculos de hoja de tabaco se colocaron en una cámara de cría a la temperatura de 25 °C y se observaron diariamente para determinar la fecha de emergencia de los parasitoides según el estadio del hospedero parasitado. De esa forma se determinó la duración del desarrollo preimaginal de los parasitoides.



Figura 6: Planta de tabaco en una maceta y disposición de las ‘clip cages’ en la hoja

3.3.3. Longevidad de *Encarsia formosa* a 25, 30 °C y temperatura diaria variable entre los 20 y 28 °C.

Se colocaron individualmente 20 adultos de *E. formosa* en tubos de vidrio de 1,5 cm de diámetro y 9 cm de largo, en cámaras climatizadas a 25 y 30 °C de temperatura, y una sala de cría con temperatura diaria variable entre 20 y 28 °C, 70% de humedad relativa y fotoperíodo natural. Se agregó una gota de miel dentro de cada tubo para la alimentación del adulto. Se controló diariamente para registrar el día de la muerte de cada individuo.

3.3.4. Capacidad de parasitación de *Encarsia lycopersici* durante 24 horas sobre los diferentes estadios de *Trialeurodes vaporariorum*

Por tratarse *E. lycopersici* de una especie biparental se procedió a colocar, a la temperatura de 25 °C, un grupo de pupas parasitadas de esa especie hasta la emergencia de los parasitoides de ambos sexos. Luego de lo cual, se los dejó juntos por 24 horas para permitir la fecundación de las hembras. A continuación, los parasitoides se colocaron individualmente en las clip cages donde permanecieron por 24 horas.

Como no fue posible separar por sexo los individuos con anterioridad a la experiencia (por carecer éstos de rasgos morfológicos distintivos notorios a simple vista), luego de retirados se guardaron con la numeración correspondiente a la repetición para ser separados posteriormente bajo microscopio óptico. Para ello se procedió al montaje en líquido de Hoyer's y observación de la genitalia y las antenas tomando como referencia la descripción de De Santis (1957). Para facilitar este procedimiento se enviaron individuos de *E. lycopersici*, conservados en alcohol, al laboratorio de Biologie Fonctionnelle, Insectes et Interactions-UMR INRA/INSA de Lyon (Francia) donde Patrice Bolland, supervisado por Bernard Pintureau, montó y fotografió especímenes de los dos sexos (Figura 7).

El procedimiento utilizado con las clip cages y los círculos de hojas de tabaco fue similar a lo descrito para *E. formosa*. Cuando la observación del preparado de un individuo indicó que se trataba de un macho el resultado de la 'clip cage' correspondiente se desechaba. Esta particularidad vinculada con la determinación del sexo obligó a realizar un número mayor de repeticiones para retener solo las correspondientes a 20 hembras.

..3.3.5. Duración de desarrollo preimaginal de *Encarsia lycopersici* a 25 °C

Para determinar la duración del desarrollo preimaginal se procedió del mismo modo que con *E. formosa*.

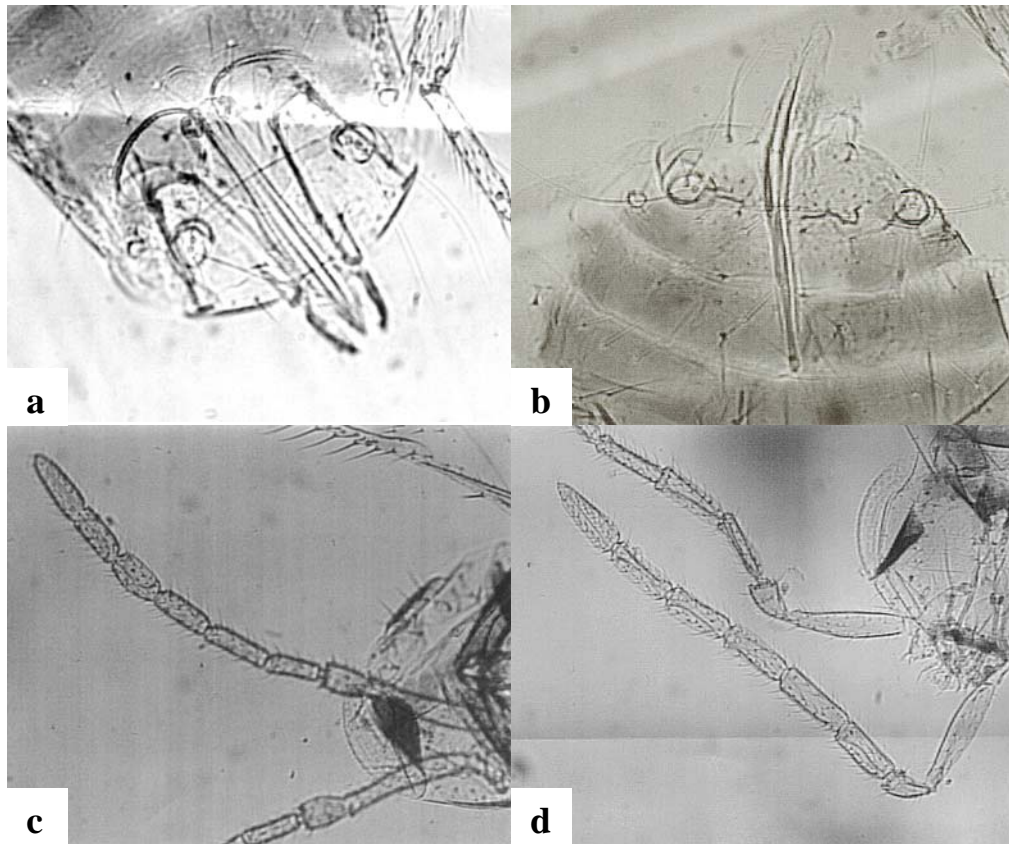


Figura 7: a) genitalia de hembra, b) genitalia de macho, c) antena de hembra, d) antena de macho de la especie *Encarsia lycopersici*

3.3.6. Longevidad de *Encarsia lycopersici* a 25, 30°C y temperatura diaria variable entre los 20 y 28 °C

Se colocaron individualmente 20 adultos de *E. lycopersici* en tubos de vidrio de 1,5 cm de diámetro y 9 cm de largo, en cámaras climatizadas a las temperaturas de 25 y 30 °C, y una sala de cría con temperatura diaria variable entre 20 y 28 °C, con una humedad relativa del $70 \pm 5\%$ y 16:8 (luz/oscuridad) de fotoperíodo. Se agregó una gota de miel dentro de cada tubo para la alimentación del adulto. Se registró diariamente la muerte y el sexo de cada individuo.

3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El diseño experimental fue completamente aleatorio y los tratamientos se organizaron en un factorial completo con dos factores: estadio de la mosca blanca (en 4 niveles) y especie de parasitoide (en dos niveles) y se analizaron las características en estudio: capacidad de parasitismo y desarrollo preimaginal en los diferentes estadios.

Para evaluar la capacidad de parasitismo se analizó el número de puparios parasitados. El modelo utilizado fue Lineal Generalizado, distribución Poisson con un parámetro de sobredispersión y función con enlace logarítmico que se adapta a una distribución binomial negativa. Las medias fueron retransformadas (desde el log) y se calcularon sus intervalos de confianza. Para esta prueba se descartaron las repeticiones sin parasitar porque solo se consideró como válidos aquellos resultados donde se constataba que la hembra había parasitado en forma efectiva.

Para la duración preimaginal expresada en días, se utilizó un modelo Lineal General. Se realizó un análisis de varianza, incluyendo análisis de interacciones entre factores usando como covariable el número de individuos, y posteriormente un test de Tuckey para contraste de medias.

Para evaluar el efecto de la temperatura sobre la longevidad de los adultos se realizó un diseño completamente al azar para cada nivel de temperatura donde las repeticiones por especie fueron de veinte individuos. El modelo utilizado fue Lineal Generalizado, distribución Poisson con un parámetro de sobredispersión y función con enlace logarítmico. Las medias fueron retransformadas (desde el log) y se calcularon sus intervalos de confianza. Para cada temperatura se realizaron contrastes comparando especie y sexo, y un contraste donde se comparan ambas especies.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. LONGEVIDAD

La comparación de la longevidad de los adultos de las dos especies permitió determinar que, a la temperatura de 25 °C, los adultos *E. formosa* vivieron más que los

de *E. lycopersici* (sin discriminar los sexos) ($p=0,0001$). Cuando se tuvo en cuenta los sexos se comprobó que la longevidad promedio de 17 días de *E. formosa* fue significativamente mayor que la de las hembras de *E. lycopersici* (8,7 días) ($p=0,0017$) y la de los machos de esa especie (7,5 días) ($p=0,0029$) (Cuadro 1). El valor obtenido para *E. formosa* fue mayor tanto a los 11,2 días reportados por Qiu *et al.* (2004) para individuos provenientes de *E. formosa* (originarios de Dutch) criados sobre *T. vaporariorum*, como a lo señalado por Di Pietro (1977) de 5,55 días a 27 °C sobre ese mismo hospedero, y menor a los 30,5 días indicados por Qiu *et al.* (2004) para *E. formosa* (originarios de Beltsville) de 30,5 días, en este caso criada sobre *B. tabaci*. No se detectaron diferencias entre las longevidades de machos y hembras de *E. lycopersici* ($p=0,6488$).

Con temperatura variable la longevidad de *E. formosa* (7,8 días) fue inferior a la de *E. lycopersici* ($p<0,0001$), tanto si se la comparaba con las hembras (19,7 días) como con los machos (18,3 días). No se comprobó diferencias entre la longevidad de los sexos de *E. lycopersici* ($p=0,5650$). Cuando éstos no se tuvieron en cuenta, se confirmó que *E. lycopersici* vivió en promedio más que *E. formosa* ($p<0,001$).

No se encuentra una explicación clara para lo ocurrido a temperaturas variables donde *E. lycopersici* alcanzó una longevidad mucho mayor que *E. formosa* mostrando una mayor capacidad de adaptación a cambios en la temperatura que osciló entre los 20 y los 28 °C.

A la temperatura de 30 °C, la longevidad de *E. formosa* (11,1 días) fue mayor que la de *E. lycopersici*, tanto cuando se la comparó con las hembras (3,8 días) ($p<0,0001$) como con la de los machos (4,5 días) ($p=0,0094$). No existieron diferencias significativas entre la longevidad de los sexos de *E. lycopersici* ($p=0,6589$). Cuando los sexos no se tuvieron en cuenta, la longevidad promedio de *E. formosa* fue 7,2 días más prolongada que la de *E. lycopersici* ($p<0,001$), lo que significó que la primera especie más que duplicó la longevidad de la segunda.

Cuadro 1: Longevidad de *Encarsia formosa* y *E. lycopersici* a la temperatura de 25 °C, 30 °C y variable (20-28 °C)

Especie	Longevidad a 25 °C (en días)	Longevidad a 30 °C (en días)	Longevidad a temperatura variable (en días)
<i>Encarsia formosa</i>	17,0 ±2,0 a	11,1 ±1,1 a	7,8 ±0,8 b
<i>Encarsia lycopersici</i> ♀	8,7 ±1,6 b	3,8±0,8 b	19,7 ±1,29 a
<i>Encarsia lycopersici</i> ♂	7,5 ±1,9 b	4,5 ±1,5 b	18,3 ±2,0 a

Medias seguidas por la misma letra no presentan diferencias significativas. Contrastes: Prueba χ^2 ($p < 0,001$)

La longevidad de *E. formosa* a 30 °C fue próxima a la señalada por Enkegaard (1993) de 9,2 días a 28 °C, y muy diferente a la reportada por Di Pietro (1977) de 4,89 a 32 °C.

Los resultados obtenidos podrían indicar que *E. formosa* se adaptaría mejor que *E. lycopersici* a las condiciones que se presentan en los invernáculos en el Uruguay en los meses de verano, dado que presentó una longevidad mucho más extensa a 30 °C, que es una temperatura esperable en función de las temperaturas externas en ese período del año. Teniendo en cuenta que la fecundidad de *E. formosa* es variable pero continua hasta la muerte de los adultos (Botto y López, 1995) este parasitoide sería el más adecuado por su mayor período de parasitación. A la vez, la mayor longevidad de *E. formosa* comparado con *E. lycopersici* a 25 °C (temperatura próxima a la considerada óptima

para esa primera especie), coincide con los mayores niveles de control de mosca blanca por *E. formosa* observado en primavera y otoño en Uruguay. Esa temperatura sería esperable en el interior de los invernáculos dada la temperatura exterior en esos momentos.

4.2. DESARROLLO PREIMAGINAL

Cuando se comparó la duración preimaginal de las dos especies de parasitoides sin tener en cuenta el estadio *T. vaporariorum* en el cual se efectuó la parasitación por parte de la hembra, se comprobó que *E. lycopersici* demoró más que *E. formosa* en alcanzar el estado adulto ($p < 0,0001$) (23,3 y 19,1 días respectivamente). La duración obtenida para la primera especie es muy próxima a la reportada por Qiu *et al.* (2004) para *E. formosa* (originaria de Beltsville) que fue de 19,8 días y de 15,6 días para individuos de esa misma especie originaria de Dutch.

A nivel de cada especie, la duración preimaginal de *E. formosa* no presentó diferencias entre sí cuando la parasitación tuvo lugar en los primeros tres estadios de su hospedero, al tiempo que fue más corta cuando la parasitación se realizó en el cuarto estadio ($p < 0,01$) que no difirió del tercero ($p = 0,0713$).

Considerando el estadio ofrecido, *E. formosa* tuvo un desarrollo preimaginal de 21,1 días para el primero, 20,1 días para el segundo, 19,3 días para el tercero y 16,0 días para el cuarto (Cuadro 2).

Para el primer y segundo estadio se registraron resultados muy similares a los obtenidos por Hu *et al.* (2002) de 21,2 y 18,4 días respectivamente, pero difirieron de los reportados por el mismo autor cuando *B. tabaci* fue el hospedero. En ese caso se registraron duraciones de 18,1 y 14,9 días para esos estadios. Estas diferencias entre hospederos podrán ser explicadas por diferencias en el tamaño del hospedero, la tasa de desarrollo del mismo, y las condiciones del medio ambiente donde se desarrolla el parasitoide (Hu *et al.*, 2003).

Cuadro 2: Duración del desarrollo preimaginal de *Encarsia formosa* y *E. lycopersici* en los diferentes instares de *T. vaporariorum* a 25 °C

Especie	Instar	Duración preimaginal (en días)
<i>Encarsia formosa</i>	1	21,0 ±0,10 a
	2	20,1 ±0,11 a
	3	19,3 ±0,09 ab
	4	16,0 ± 0,10 b
<i>Encarsia lycopersici</i>	1	24,9 ±0,08 a
	2	24,0±0,11 a
	3	22,1 ±0,11 a
	4	22,1 ±0,12 a

Medias seguidas por la misma letra no presentan diferencias significativas. (Test de Tuckey $p < 0,01$)

Para los restantes estadios, Soto (1997) encuentra un tiempo de desarrollo de 16,3 días para el estadio 3 y de 18,6 días para el estadio 4. Según Stenseth (1976) el ciclo puede oscilar entre los 16 y 24 días.

Existe una proteína soluble contenida en los estadios tercero y cuarto de *T. vaporariorum* que se encuentra en menor cantidad que la presente en los mismos estadios de *B. tabaci*. El incremento en esa proteína podría explicar el menor tiempo de desarrollo de *E. formosa* en *B. tabaci* (Gelman *et al.*, 2002 citado por Hu *et al.*, 2003).

Por su parte, la duración preimaginal de *E. lycopersici* no presentó diferencias significativas cuando la parasitación se efectuó en cualquiera de los cuatro estadios de *T. vaporariorum*.

4.3. CAPACIDAD DE PARASITACIÓN

El análisis de la capacidad de parasitación de ambos parasitoides con relación a los instares de *T. vaporariorum* mostró comportamientos diferentes (interacción especie x estadio, $p=0,0020$) (Cuadro 3). La manifestación de parasitismo de *E. formosa* solo fue más baja cuando se lo expuso al primer estadio del hospedero comparado con el cuarto ($p=0,0218$), no existiendo diferencias en la parasitación realizada en los restantes estadios.

Estos resultados difieren de lo constatado por Qiu *et al.* (2004) quienes comprobaron una preferencia de esta especie por el tercer estadio en *B. argentifolii* Bellows & Perring en comparación con los restantes, y por Nell *et al.* (1976), Nechols y Tauber (1977b) y Soto *et al.* (2002) quienes demostraron una preferencia por el tercer y cuarto estadio de *T. vaporariorum*.

Por su parte, en el presente estudio *E. lycopersici* mostró la mayor parasitación en el primer estadio con diferencias con el tercero ($p=0,0042$) y, a un menor nivel de significación, con el cuarto ($p=0,0110$), mientras que entre los restantes estadios no hubieron diferencias. Comparando la manifestación de parasitación de cada uno de los estadios para las dos especies solo se encontró diferencias en la parasitación del primero estadio, que fue mayor en el caso de *E. lycopersici* ($p=0,0011$).

Cuando en el análisis no se tuvo en cuenta el estadio del hospedero, se comprobó que *E. formosa* parasitó 5,1 individuos en las primeras 24 horas. Este valor fue similar a los obtenidos por Qiu *et al.* (2004) que fueron de 5,25 individuos de *E. formosa* (originaria de Beltsville) criada sobre *B. tabaci* sobre *Poinsettia* y de 6,75 para *E. formosa* (originaria de Dutch) criada sobre *T. vaporariorum* sobre tabaco. También fue similar al resultado mencionado por Enkegaard (1994) de 5,6 ninfas de *B. tabaci* por día. En el caso de *E. lycopersici*, se comprobó que parasitó en promedio 5,2 hospederos las primeras 24 horas, no existiendo datos de esta especie en la bibliografía consultada que permitan realizar comparaciones. En el estudio se obtuvieron muchas hembras que

no parasitaron hospederos, lo cual podría explicarse porque, dado el carácter biparental de esta especie, pudo no haber ocurrido la fecundación de las hembras o a la existencia de un período de preoviposición más extenso que las 24 horas que duró la experiencia.

Cuadro 3: Número de individuos parasitados por *Encarsia formosa* y *E. lycopersici* en sus primeras 24 horas luego de la emergencia

Especie	1° estadio	2° estadio	3° estadio	4°estadio
<i>Encarsia formosa</i>	4,0 ±0,6 a	5,1 ±0,7 ab	5,4 ±0,7 ab	6,2 ±0,7 ab
<i>Encarsia lycopersici</i>	7,2 ±0,8 a	5,4 ±0,7 ab	4,2±0,6 b	4,5 ±0,6 ab

Medias seguidas en forma horizontal por la misma letra no presentan diferencias significativas. Contraste: Prueba χ^2 $p < 0,01$)

Como se explicó en la metodología, estos ‘ceros’ no se tuvieron en cuenta en el análisis estadístico. La imposibilidad del sexado bajo lupa estereoscópica por ausencia de caracteres morfológicos visibles tal vez explique la falta de estudios sobre esta especie.

Los bajos valores de parasitación de las dos especies de *Encarsia* en las primeras 24 horas de exposición a los hospederos con relación a su fertilidad total podría ser explicada por su carácter de anautógenas, lo que significa que las hembras no tienen huevos maduros en sus ovarios a la emergencia (Qiu *et al.*, 2004). Esta situación no se presenta con otros parasitoides de moscas blancas, tal como los pertenecientes al género *Eretmocerus* (Aphelinidae) que presentan la mayor parasitación el primer día por ser

autógenas, tienen huevos maduros en sus ovarios a la emergencia (Headrick *et al.*, 1999).

Los resultados obtenidos en este estudio confirman que existe un aporte de ambos parasitoides al parasitismo de *T. vaporariorum* en sus primeros estadios, lo que concuerda con lo mencionado por Soto *et al.* (2002) quienes comprobaron que el primer estadio representaba el 24,5% y el segundo estadio el 37,4% del número total de hospederos parasitados para *E. formosa*.

Ello debería ser tomado en cuenta para iniciar liberaciones de parasitoides más tempranas con relación al ciclo de su hospedero que aquellas comúnmente recomendadas, que enfatizan en la conveniencia de hacerlas coincidir con el tercer y cuarto estadio de la misma (Koppert, 1999). Ello permitiría comenzar a establecer más tempranamente el parasitoide en los cultivos y prevenirse de incrementos abruptos de la plaga.

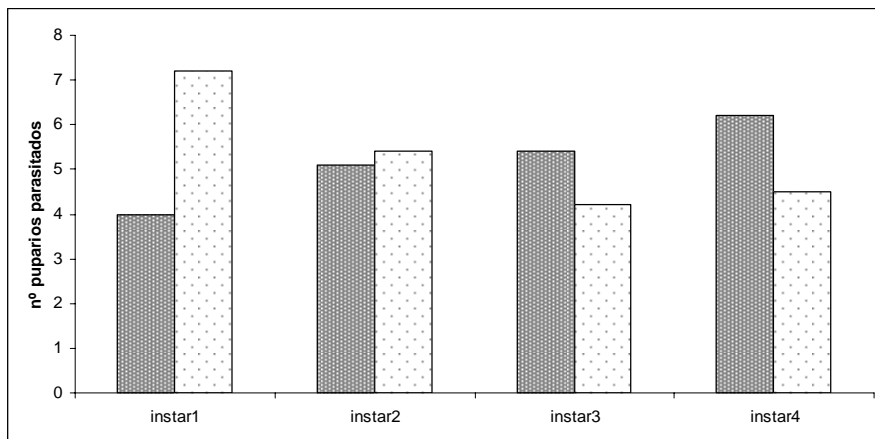


Figura 8: Número de puparios parasitados por *Encarsia formosa* y *E. lycopersici*

Analizando a estos parasitoides en función del nicho que ocupan con respecto a *T. vaporariorum* se desprende que ambas especies comparten el mismo nicho porque son

capaces de parasitar del mismo modo todos los estadios de la mosca blanca. Sin embargo, *E. lycopersici* presenta una preferencia por el primer estadio y *E. formosa* lo hace por lo restantes, lo cual podría tener consecuencias en sus relaciones de competencia. Sería importante confirmar estos resultados en futuros estudios, dado que ambas especies son parte de una misma comunidad de parasitoides de *T. vaporariorum* y, por lo ello, van a estar relacionadas tanto si se las libera en forma conjunta como si una de ellas está presente cuando se libera la otra.

5. CONCLUSIONES

1. *Encarsia formosa* y *E. lycopersici* ocupan el mismo nicho en la comunidad de parasitoides de *T. vaporariorum*, aun cuando la primera presenta una mayor preferencia por los estadios del segundo al cuarto, y la segunda prefiere el primero pero solo en relación al tercero.
2. Más allá de las diferencias de preferencia, ambas especies fueron capaces de parasitar todos los estadios de *T. vaporariorum*, lo cual indicaría la conveniencia de considerarlo tanto en las prácticas de cría como en las liberaciones sobre el cultivo, incorporando los parasitoides en estadios más tempranos de la mosca blanca y reforzando las poblaciones en los últimos, sobre todo para *E. formosa*.
3. *Encarsia formosa* presentó una mayor longevidad a 25 y 30 °C, y una menor duración de desarrollo preimaginal a 25 °C que *E. lycopersici*, lo cual le daría ventajas como parasitoide si es utilizado en liberaciones en invernáculos de cultivos bajo esas condiciones de temperaturas.
4. *Encarsia lycopersici* presentó una mayor longevidad que *E. formosa* en condiciones variables de temperatura, lo cual debe ser tenido en cuenta dado que

es una situación que se presenta en los invernáculos en los períodos de transición entre estaciones climáticas en Uruguay.

5. *Encarsia lycopersici* demoró más que *E. formosa* en cumplir su desarrollo preimaginal, aunque no mostró diferencias de tiempo en relación al estadio originalmente parasitado. *Encarsia formosa* no presentó diferencias cuando la parasitación tuvo lugar en los primeros tres estadios de su hospedero, al tiempo que fue más corta la duración cuando la parasitación se realizó en el cuarto estadio que no difirió estadísticamente del tercero.
6. El carácter biparental y de difícil separación de los sexos a simple vista de *E. lycopersici* podría explicar la falta de información existente para esta especie. No obstante, su alta abundancia en algunos años en cultivos de tomate orgánicos en Uruguay justificaría continuar los estudios sobre las condiciones ecológicas que le son favorables.
7. Las diferencias encontradas entre las dos especies merecerían nuevos estudios para profundizar en sus interacciones de competencia, tanto para conocer sus relaciones en la naturaleza como para facilitar su utilización como agentes de control biológico.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Antony, B.; Palaniswami, M.S.; Henneberry, T.J.** 2003. *Encarsia transvena* (Hymenoptera: Aphelinidae) development of different *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae) instars. *Environmental Entomology* 32: 584-591.
- Basso, C.; Grille, G.** 2009. La competencia entre especies parasitoides y su influencia en la biodiversidad. *In: Basso, C. y Grille, G. (eds) Relaciones entre organismos en los sistemas hospederos-parasitoides-simbiontes.* Montevideo. Facultad de Agronomía. pp. 133-146.
- Basso, C.; Franco, J.; Grille, G.; Pascal, C.** 2001. Distribución espacial de *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) en plantas de tomate. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas* 27: 475-487.
- Botto, E.; López, N.S.** 1995. Parámetros biológicos del parasitoide *Encarsia formosa* (Gahan) (Hymenoptera: Aphelinidae) en condiciones de laboratorio. *Ecología Austral*, 5: 105-110.
- Boxtel, W van; Woest, J.; Lenteren, J.C van.**1978. Determination of host-plant quality of eggplant (*Solanum melongena* L.), Cucumber (*Cucumis sativus* L.), Tomate (*Lycopersicon esculentum* M.) and Paprika (*Capsicum annum* L.) for the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera, Aleyrodidae). *Medicine Faculty Landbouww Rijksuniv Gent*, 43: 397-408.
- Burnett, T.** 1949. The effect of temperature on an insect host-parasite population. *Ecology* 30: 113-134.
- Byrne, D.N.; Bellows Jr., T.S.** 1991. Whitefly biology. *Annual Review Entomology* 36: 431-457.
- Castresana, J.** 1989. La mosca blanca de los invernaderos. *Horticultura*. 44: 48-59.
- Castresana, J.; Paz, M.** 2007. Control biológico de la mosca blanca en cultivos de tomate y pimiento. *Novedades hortícolas.* Inta.

[www.inta.gov.ar/CONCORDIA/info/boletines/boletinhorticola/Boletín Novedades Hortícolas11.pdf](http://www.inta.gov.ar/CONCORDIA/info/boletines/boletinhorticola/Boletín_Novedades_Hortícolas11.pdf) (acceso 17 de marzo de 2009).

- Combes, C.** 1995. Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme. Paris. Masson. 524p.
- De Merendonk, S. van; Lenteren, J.C. van.**1978. Determination of mortality of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) eggs, larvae, y pupae on four host-plant species: eggplant (*Solanum melongena* L.), Cucumber (*Cucumis sativus* L.), Tomate (*Lycopersicon esculentum* L.), and Paprika (*Capsicum annuum* L.). Medicine Faculty Landbouww Rijksuniv Gent, 43: 421-429.
- De Oliveira, M.R.V.; Amancio, E., Laumann, R.A.; Gomes, L.O.** 2003. Natural enemies of *Bemisia tabaci* (gennadius) B biotype and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Hemiptera: Aleyrodidae) in Brasilia, Brazil. Neotropical Entomology 32:1.
- De Oliveira, M.R.V.; Lima, L.H.C.** 1997. Padroes isoenzimaticos de *Trialeurodes vaporariorum* e *Bemisia tabaci* (Homoptera, Aleyrodidae) e de *Encarsia formosa* e *E. lycopersici* (Hymenoptera, Aphelinidae). Pesquisa Agropecuaria Brasileira 32: 683-687.
- De Santis, L.** 1957. Adiciones a La Fauna de Afelínidos. III (Hymenoptera: Chalcidoidea). Ministerio de Educación de la Nación, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Notas del Museo. Tomo XIX. Zoología, N°172: 103-106.
- Di Pietro, J.** 1977. Contribution à l'étude d'une méthodologie de lutte biologique contre l'Aleurode des serres, *T. vaporariorum*. Thèse pour le grade de docteur. 112p.
- Dorst, H.J., Van Huijberts, N.; Bos, L.** 1983. Yellow of glasshouse vegetables transmitted by *Trialeurodes vaporariorum*. Netherlands Journal of Pathology, 89: 347-386.

- Ehler, L.E.** 1994. Parasitoid communities, parasitoid guilds, and biological control. *In:* Hawins, B.A. y Sheehan, W. (eds.) Parasitoid community ecology. Oxford. Oxford University Press. pp. 418-436.
- Enkegaard, A.** 1994. Temperature dependent functional response of *Encarsia formosa* parasitizing the Poinsettia-strain of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci*, on Poinsettia. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 73: 19-29.
- Enkegaard, A.** 1993. *Encarsia formosa* parasitizing the Poinsettia-strain of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci*, on Poinsettia: bionomics in relation to temperature. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 69: 251-261.
- Estay, P.** 1993. Mosquita blanca de los invernaderos. *Investigación y Progreso Agrícola* 78: 30-36.
- Estay, P.; Bruna, A.** 2002. Insectos, ácaros y enfermedades asociadas al tomate en Chile. Santiago de Chile. INIA. 111p.
- Gerik, A.O.; Vilela, E.F.; Pires, C.S.S.; Eiras, A.E.** 1995. Biometria e ciclo de vida da mosca branca, *Trialeurodes vaporariorum* (West.) e aspectos da Orientação do seu parasitóide *Encarsia formosa* Gahan. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 24: 89-97.
- Headrick, D.H.; Bellows, T.S.; Perring, T.M.** 1999. Development and reproduction of a population of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) on *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *Biological Control*, 28: 300-306.
- Hoddle, M.S.; Van Driesche, R.G.; Sanderson, J.P.** 1998. Biology and use of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa*. *Annual Review Entomology* 43: 645-669.
- Hu, J.S.; Gelman, D.B.; Blackburn, M.B.** 2003. Age-specific interaction between the parasitoid, *Encarsia formosa* and its host, the silverleaf whitefly, *Bemisia tabaci* (Strain B). *Journal of Insect Science*. 3: 28.
- Hu, J.S.; Gelman, D.B.; Blackburn, M.B.** 2002. Growth and Development of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) in the Greenhouse Whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae): Effect of host Age. *Archives of the Insect biochemistry and Physiology* 49: 125-136.

- Jones, W.J.; Greenberg, S.M.** 1998. Suitability of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) instars for the parasitoid *Eretmocerus mundus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology* 27: 1569-1573.
- Koppert,** 1999. Products with directions for use. Koppert B.V. Berkel en Rodenrijs. 51p.
- Lenteren, J.C. van.** 2003. Commercial availability of biological control agents. *In:* Quality control and production of biological control agents. Theory and testing procedures. CABI Publishing. Wallingford.
- Lenteren, J.C. van; Martin, N.A.** 1999. Biological control of whiteflies. *In:* **Albajes, R., Gullino, M.L.; Lenteren, J.C. van; Elad, Y.** 1999. Integrated pest and diseases management in greenhouse crops. The Netherlands. Kluwer Academic Publishers. pp. 202-216.
- Lenteren, J.C. van; Roermund, H.J.W van; Sütterlin, S.** 1996. Biological control of greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) with the parasitoid *Encarsia formosa*: how does it work? *Biological Control* 6: 1-10.
- Lenteren, J.C. van; Woets, J.** 1988. Biological and integrated pest control in greenhouses. *Annual Review of Entomology* 33: 239-269.
- Lenteren, J.C. van; Huspas-Jordan, P.M.** 1983. Influence of the low temperature regimes on the capacity of *Encarsia formosa* and other parasites in controlling the greenhouse whitefly *Encarsia formosa*. *Bulletin of .I.L.B./S.R.O.P.* 3: 54-70.
- Lenteren, J.C. van; Eggenkamp-Rotteveel Mansveld, M.H.; Ellenbroek, F.J.M.** 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia Formosa* (Hymenoptera: Aleyrodidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) V. Population dynamics of *Trialeurodes vaporariorum* and *Encarsia formosa* in a glasshouse. *Bulletin O.I.L.B./S.R.O.P.* 1976/4: 125-137.
- Llorens, J.; Garrido, A.** 1992. Homoptera III. Mosca blanca y su Control Biológico. Pisa Ediciones. Alicante. 203p.

- López, S.; Botto, E.** 1995. Parámetros biológicos del parasitoide *Encarsia formosa* (Gahan) (Hymenoptera: Aphelinidae) en condiciones de laboratorio. *Ecología Austral* 5: 105-110.
- Liu, H.-Y.; Wisler, G.C.; Duffus, J.E.** 2000. Particle lengths of whitefly-transmitted crinivirus. *Plant Diseases*, 84(7), 803-805.
- Liu, T.-X.; Stansly, P.A.** 1996. Oviposition, development, and survivorship of *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae) in four instars of *Bemisia argentifoli* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annual of Entomology Society of American* 89: 96-102.
- Luck, R.F.; Podoler, H.** 1985. Competitive exclusion of *Aphytis lingnanensis* by *A. melinus*: potential role of host size. *Ecology* 66: 904-913.
- Mackauer, M.** 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. *Critical Issues in Biological Control*: 41-62.
- Nechols, J.R.; Tauber, M.J.** 1977a. Age-specific interaction between the greenhouse whitefly and *Encarsia formosa*: Influence of host on the parasite's oviposition and development. *Environmental Entomology* 6: 143-149.
- Nechols, J.R.; Tauber, M.J.** 1977b. Age-specific interaction between the greenhouse whitefly and *Encarsia formosa*: Influence of the parasite on host development. *Environmental Entomology* 6: 207-210.
- Nell, H.W.; Sevenster-Van Der Lelie, L.A., Woets, J.; Van Lenteren, J.C.** 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). II. Selection of host stages for oviposition and feeding by the parasite. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 81: 372-376.
- Noldus, L.P.J.J.; Xu, R.; Eggenkamp-Rotteveel Mansveld; M.H.; van Lenteren, J.C.** 1986. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera, Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera, Aleyrodidae): XX: Analysis of spatial distribution of greenhouse whiteflies in a glasshouse. *Journal of Applied Entomology* 102: 484-498.

- Onillon, J.C.** 1977. Aspectos de la ecología de algunos aleuródidos. Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas, 3: 175-198.
- Parr, W.** 1976. Progress toward a biological control program for glasshouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) on tomatoes. Annals of Applied Biology 83: 349-363.
- Pascal, C.; Basso, C.; Grille, G.; Franco, J.** 2003. Evaluación del tabaco, *Nicotiana tabacum* L., falsa Mandioca, *Manihot grahamii* H., ruda, *Ruta graveolens* L., estrella federa, *Euphorbia pulcherrima* W. y berenjena, *Solanum, melongena* L., como plantas hospederas para la cría de *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). Revista Chilena de Entomología 29: 81-88.
- Pennacchio, F.; Strand, M.R.** 2006. Evolution of developmental strategies in parasit Hymenoptera. Annual Review of Entomology 51: 233-258.
- Pintureau, B.** 2009. Ejemplos de asociaciones de parasitoides con *Wolbachia*. In: **Basso, C.; Grille, G.** (eds) Relaciones entre organismos en los sistemas hospederos-parasitoides-simbiontes. Montevideo. Universidad de la República. pp. 187-193.
- Qiu, Y.T.; van Lenteren, J.C.; Drost, Y.; Posthuma-Doodeman, J.A.M.** 2004. Life history parameters of *Encarsia formosa*, *Eretmocerus eremicus* and *E. mundus*, aphelinid parasitoids of *Bemisia argentifolii* (Hemiptera: Aleyrodidae). European Journal of Entomology 101:83-94.
- Rojas-Rousse, D.** 2009. Estrategias de selección de fitófagos por parte de sus enemigos naturales. In: **Basso, C.; Grille, G.** (eds) Relaciones entre organismos en los sistemas hospederos-parasitoides-simbiontes. Montevideo. Facultad de Agronomía. pp. 111-131.
- Russel, L.** 1980 Host and distribution of five species of Homoptera: Aleyrodidae. Annals of the Entomological Society of America 56: 149-153.
- Sánchez, F.** 1994. Control biológico de plantas en invernaderos. Madrid. Mundi Prensa. 86p.

- Scopes, N.E.A.; Biggerstaff, S.M.** 1971. The Production, Handling and Distribution of the Whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and its parasite *Encarsia formosa* for use in biological control programmer in glasshouses. *Plant Pathology* 20: 111-116.
- Simberloff, D.; Dayan, T.** 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review Entomology* 22: 115-143.
- Soto, A.** 1997. Requerimientos térmicos de *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) y de *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae), y parasitismo de ésta sobre la plaga. Tesis de grado. Pontificia Universidad Católica de Chile. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. 97p.
- Soto, A.; Estay, P.; Apablaza, J.** 2002. Parasitismo de *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) en ninfas de *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Ciencia e Investigación Agraria*: 153-157.
- Soto, A.; Norero, A.; Apablaza J.; Estay, P.** 2001. Requerimientos térmicos para el desarrollo de *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) criado en *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Ciencia e Investigación Agraria* 28: 103-106.
- Stenseth, C.** 1976. Some aspects of the practical application of the parasite *Encarsia formosa* for control of *Encarsia formosa*. *West Palaearctic Regional Section Bulletin* 4: 104-114.
- Taylor, L.R.** 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions. *Annual Review of Entomology* 29: 321-357.
- Takahashi, K.M.; Berti Filho, E.; Lourençao, A.L.** 2008. Biology of *Bemisia tabaci* (Genn.) B-biotype and parasitism by *Encarsia formosa* (Gahan) on collard, soybean and tomato plants. *Scientia Agricola* 65: 639-642.
- Vet, L.E.M.; Lenteren, J.C. van; Woets, J.** 1980. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). IX – A review of the biological control of the greenhouse whitefly with suggestions for future research. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 89: 442-454.

- Viggiani, G.** 1984. Bionomic of the Aphelinidae. Annual Review of Entomology 29: 257-276.
- Woets, J.; Lenteren, J.C. van** 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). VI- The influence of the host plant on the greenhouse whitefly and its parasite *Encarsia formosa*. West Palaearctic Regional Section Bulletin 4: 151-164.
- Xu, R.; Zhang, Y.; Ma, W.** 1988. The probing and feeding process of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood. Entomológica Sínica, 1: 67-76
- Xu, R.; Li, Z.; Li, T.; Liu, L.** 1980. Spatial patterns of adults of greenhouse whiteflies *Trialeurodes vaporariorum* Westw. in greenhouses. Acta entomológica Sínica 23: 265-275.
- Yano, E.** 1988. The population dynamic of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood) and the parasite *Encarsia formosa* Gahan. Bulletin of the National Research Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea. Series A 2: 143-200.