

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

**EFFECTO DE LA EDAD Y EL NÚMERO DE HEMBRAS DE *Telenomus podisi*
ASHMEAD EN LA PARASITACIÓN DE HUEVOS DE *Piezodorus guildinii*
(WESTWOOD) DE DIFERENTES EDADES**

por

Carlos BORGHI BANDERA

Francisco CANO MENONI

**TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener
el título de Ingeniero Agrónomo**

MONTEVIDEO

URUGUAY

2014

Tesis aprobada por:

Director: _____

Ing. Agr. Adela Ribeiro

Ing. Agr. César Basso

Ing. Agr. Enrique Castiglioni

Fecha: 29 de setiembre de 2014

Autores: _____

Carlos Alberto Borghi Bandera

Francisco Manuel Cano Menoni

AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos van dirigidos hacia el personal de la cátedra de protección vegetal, área de Entomología: Ing. Agr. Silvana Abbatte, Ing. Agr. Horacio Silva y el Sr. Noel García por su apoyo y ayuda permanente.

A la Ing. Agr. Adela Ribeiro por el apoyo y la conducción de este trabajo.

A los Ingenieros Agrónomos César Basso y Enrique Castiglioni por su tiempo y colaboración.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	2
2.1. EL CULTIVO DE SOJA EN URUGUAY	2
2.2. <i>PIEZODORUS GUILDINII</i> (HEMIPTERA: PENTATOMIDAE).....	3
2.2.1. <u>Daños e importancia económica</u>	4
2.2.2. <u>Control natural de <i>Piezodorus guildinii</i></u>	5
2.3. PARASITOIDE DE HUEVO	7
2.3.1. <u><i>Telenomus podisi</i></u>	8
2.3.1.1. Preoviposición y oviposición	9
2.3.1.2. Potencial reproductivo	12
2.3.1.3. Longevidad de adultos	12
2.3.1.4. Ciclo biológico	13
2.4. CRÍA DE PARASITOIDES DE HUEVO	14
2.4.1. <u>Conservación de hospederos</u>	14
2.4.2. <u>Edad del hospedero al momento de ser sometido al parasitismo</u>	14
2.4.3. <u>Edad de la hembra</u>	15

2.4.4.	<u>Metodologías de multiplicación</u>	16
3.	<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	17
3.1.	CRÍA Y MANTENIMIENTO DE POBLACIONES	17
3.2.	ESTUDIOS REALIZADOS	18
3.2.1.	<u>Longevidad de <i>T. podisi</i></u>	18
3.2.2.	<u>Efecto de distintos tratamientos sobre la proporción de parasitoides (machos y hembras), razón sexual, ninfas y huevos abortados en la descendencia</u>	18
3.2.2.1.	Efecto de la edad en que la hembra comienza a parasitar	18
3.2.2.2.	Efecto de la edad de la hembra cuando parasita continuamente desde su emergencia	19
3.2.2.3.	Efecto de la de edad de la postura huésped... ..	19
3.2.2.4.	Efecto del número de hembras en el recipiente de parasitación.....	19
3.2.2.5.	Efecto del método y tiempo de inviabilización del embrión del hospedero	20
3.3.	ANÁLISIS ESTADÍSTICO	20
3.3.1.	<u>Diseño experimental</u>	20
3.3.2.	<u>Variables analizadas</u>	20
4.	<u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	22
4.1.	LONGEVIDAD DE <i>Telenomus podisi</i>	22
4.2.	EFFECTO DE LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS SOBRE LA PROPORCIÓN DE PARASITOIDES (MACHOS Y HEMBRAS), PROPORCIÓN SEXUAL, NINFAS Y HUEVOS ABORTADOS EN LA DESCENDENCIA	23
4.2.1	<u>Efecto de la edad en que la hembra comienza a</u>	23

	<u>parasitar</u>	
4.2.2.	<u>Efecto de la edad de la hembra cuando parasita continuamente desde su emergencia</u>	26
4.2.3.	<u>Efecto de la edad de la postura huésped</u>	29
4.2.4.	<u>Efecto del número de hembras en el recipiente de parasitación</u>	30
4.2.5.	<u>Efecto del método y tiempo de inviabilización del embrión del hospedero</u>	31
5.	<u>CONCLUSIONES</u>	35
6.	<u>RESUMEN</u>	36
7.	<u>SUMMARY</u>	37
8.	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	38
9.	<u>ANEXOS</u>	51

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Longevidad de <i>T. podisi</i> en función de actividad de cópula y parasitismo.	23
2. Mortalidad de huevos de <i>P. guildinii</i> en función de la edad en que la hembra comienza a parasitar.	26
3. Efecto de la edad de la postura de <i>P. guildinii</i> en la proporción de parasitoides y razón sexual de la descendencia de <i>T. podisi</i> .	30
4. Efecto del número de hembras de <i>T. podisi</i> en la razón sexual (h/m+h) y proporción de parasitoides (m+h/huevos totales).	31
5. Proporción de ninfas de <i>P. guildinii</i> en función del método de inviabilización y tiempo de exposición del mismo.	31
6. Efecto del método y tiempo de inviabilización sobre la proporción de parasitoides de la progenie de <i>T. podisi</i> .	33
7. Razón sexual (h/m+h) de la progenie de <i>T. podisi</i> en función del método y tiempo de exposición.	33

Figura No.

1. Proporción de huevos de *P. guildinii* parasitados, abortados y ninfas emergidas obtenidos cuando hembras de *T. podisi* comenzaron a parasitar a diferentes edades. 24
2. Proporción de la descendencia de *T. podisi* según el sexo de los parasitoides, y ninfas de *P. guildinii* emergidas, cuando comenzaron a parasitar huevos de *P. guildinii* a diferentes edades. 25
3. Proporción de machos y hembras de *T. podisi*, y ninfas de *P. guildinii* obtenidas de posturas parasitadas por hembras a lo largo de su vida. 27
4. Proporción de huevos de *P. guildinii* parasitados y abortados en función de la edad de la hembra de *T. podisi*. 28
5. Proporción de huevos abortados (donde no emergen ninfas ni parasitoides) de *P. guildinii* en función del método de inviabilización y tiempo de exposición. 34

1. INTRODUCCIÓN

El área del cultivo de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) en Uruguay se ha ido incrementado en la última década, pasando de 9000 ha en 1998/1999 a 1050000 ha en 2012/2013 (MGAP.DIEA, 2013). A su vez en este período también ha ido aumentando considerablemente el uso de insecticidas. Según MGAP.DIEA (2013), la importación de insecticidas medida en millones de dólares paso de 7,1 en el año 2004 a 22,1 en el año 2012.

Piezodorus guildinii (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae) (chinche verde pequeña o chinche de la soja), requiere medidas de control todos los años, probablemente por carecer de un complejo eficiente de enemigos naturales. En Uruguay el enemigo natural más importante de esta chinche es el parasitoide de huevos *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae). El desarrollo de una estrategia de control biológico de *P. guildinii* utilizando este parasitoide será de alto impacto para el país, facilitando el manejo del sistema productivo y reduciendo los impactos negativos al ambiente.

El objetivo de este trabajo es brindar información sobre *T. podisi* acerca de su longevidad y efectos en la progenie de: la edad en que la hembra comienza a parasitar, la edad de la hembra cuando parasita continuamente, edad de la postura huésped, número de hembras parasitando un determinado número de huevos, método y tiempo de inviabilización del embrión del hospedero. Estos resultados podrán ser utilizados en la multiplicación masiva del parasitoide en programas de control biológico de *P. guildinii*.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. EL CULTIVO DE SOJA EN URUGUAY

En la última década la soja se ha convertido en el principal cultivo del país, pasando de 9000 ha en 1998/1999 a 1050000 ha en 2012/2013 (MGAP.DIEA, 2013). Esto se debe al escenario de altos precios que han acompañado al cultivo. Una alta proporción de soja en la secuencia de cultivos, ha determinado una concentración de áreas de menor diversidad vegetal que puede tener como consecuencia un mayor problema en el control de plagas (Ribeiro, 2004).

Paralelamente a la expansión del cultivo se registró un considerable aumento del uso de insecticidas para combatir las diferentes plagas que afectan el cultivo y, por lo tanto, aumentos en los costos de producción (Ribeiro et al., 2008b). Aunque este aumento del uso de insecticidas no puede atribuirse exclusivamente al cultivo de soja, la importación de insecticidas medida en millones de dólares pasó de 7,1 en el año 2004 a 22,1 en el año 2012 (MGAP.DIEA, 2012). En el caso del Clorpirifos, uno de los principales insecticidas utilizados en soja, su importación pasó de 1,4 en 2004 a 4 millones de dólares en 2012 (MGAP.DGSSA, s.f.).

La soja es atacada por insectos durante todo su ciclo, entre las plagas que provocan daño en período de emergencia se destacan los grillos (Orthoptera; Gryllidae), las babosas (Mollusca; Pulmonata) y los bichos bolita o bichos de la humedad (Crustácea; Isópoda). También en las primeras etapas del desarrollo del cultivo pueden observarse pérdida de plantas provocadas por palomas (*Columba maculosa* (Temminck), *Columba picazuro* (Temminck) y *Zenaida auriculata* (Des Murs)), *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae), hormigas (*Acromyrmex sp.* y *Atta sp.*) y lagartas cortadoras *Peridroma saucia* (Hübner) y *Agrotis ípsilon* (Hufnagel) (Lepidoptera: Noctuidae) (Ribeiro et al., 2008b).

En el período vegetativo-reproductivo es frecuente encontrar un complejo de lagartas defoliadoras compuesto por *Anticarsia gemmatalis* (Hübner) y *Rachiplusia nu* (Gueneé) (Lepidoptera: Noctuidae), y además otras especies de la sub-familia Plusiinae, y varias especies del

género *Spodoptera*. También se encuentra como barrenador de los brotes *Crociosema aporema* (Walsingham) (Lepidoptera: Tortricidae) (Ribeiro et al., 2008b). En 2011/2012 se registraron, además, ataques de *Helicoverpa gelotopon* (Dyar) (Lepidoptera: Noctuidae) “lagarta bolillera” que ataca al cultivo tanto en estado vegetativo como reproductivo (Álvarez y Abbate, 2013).

En estado reproductivo las plagas principales son las chinches de la familia Pentatomidae. Dentro de este grupo predomina *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Ribeiro et al., 2009a).

2.2. PIEZODORUS GUILDINII (HEMIPTERA: PENTATOMIDAE)

En Estados Unidos los primeros registros de presencia de este insecto datan de 1985, al sur-este del país (Panizzi y Slansky, 1985). Posteriormente comenzó a expandirse hacia el centro y se detectó en 2005 en el sur de Arkansas (Smith et al., citados por Tindall y Fothergill, 2011). *P. guildinii* es una plaga importante del cultivo de soja en América del Sur (Panizzi y Slansky 1985, Lanclos et al. 2005). En Uruguay se observó por primera vez sobre el cultivo de soja en 1969 sin embargo, no se le consideró plaga hasta 1981 (Boroukhovitch y Morey, 1981).

Actualmente es una de las plagas primarias de los sistemas de producción agrícola – pastoriles (Castiglioni 2004, Ribeiro 2004). Esto se debe a que todos los años supera por lo menos una vez sus umbrales de acción y debe ser controlada (Ribeiro et al., 2009a), es además, la chinche con mayor potencialidad de daño en el cultivo de soja (Corrêa-Ferreira y Azevedo, 2002a).

El incremento de la proporción de soja en la secuencia agrícola (Castiglioni, 2004) y la ineficiencia de sus enemigos naturales (Ribeiro y Castiglioni, 2008a) permitieron que predominara sobre otras especies de pentatómidos (Ribeiro y Castiglioni, 2009b).

Piezodorus guildinii ataca principalmente al cultivo de soja y a semilleros de leguminosas forrajeras, sin embargo, y fundamentalmente

en los años con escasa participación de esta oleaginosa en la secuencias de cultivos, colonizó, además, girasol, sorgo granífero, maíz, algodón, arroz y trigo (Castiglioni, 2004). En pasturas, sus poblaciones son mayores en lotus y alfalfa que en trébol rojo y trébol blanco, y crecen sustancialmente a partir del momento de la floración e inicio de llenado de grano de estas leguminosas (Alzugaray y Ribeiro, 2000).

2.2.1. Daños e importancia económica

Piezodorus guildinii se alimenta principalmente de semillas y frutos inmaduros de leguminosas, introduciendo su estilete para remover el contenido celular. El daño que produce incluye caída de vainas, aborto y malformación de granos. A su vez, la calidad del grano se ve afectada por la disminución del vigor y del poder germinativo, reducción del contenido de aceite y aumento del porcentaje de ácidos grasos libres, lo que deprecia la calidad del aceite (Todd y Turnipseed 1974, Russin et al. 1987, Villas Bôas et al. 1990). El período de mayor susceptibilidad es desde el llenado del grano a madurez, donde los ataques afectan la calidad y rendimiento del producto a cosechar (Bundy y McPherson, 2000). La infestación de chinches en soja también provoca retrasos en la maduración y la retención foliar conocida como “soja loca”, donde las vainas maduran pero las hojas permanecen verdes, dificultando la cosecha. El periodo crítico de la soja para que se induzca retención foliar es entre los estadios de desarrollo R3 y R5 (Fehr et al., 1971) que coincide con el periodo crítico para rendimiento y calidad de grano (Boethel et al., 2000).

El hecho de que tanto *P. guildinii* como otras chinches sean capaces de realizar daño en sus fases inmaduras y adultas incrementa su importancia como plagas. Las ninfas de cuarto y quinto estadio pueden producir daños significativos, siendo los daños provocados por el último estadio similares a los de los adultos (Mc Pherson et al., 1979).

En Uruguay las chinches permanecen sobre leguminosas forrajeras mientras la soja no es apta para su alimentación, y colonizan a ésta cuando tiene vainas formadas. Todos los estadios de desarrollo

de *P. guildinii* presentaron sus máximos de población durante los estadios R5-R6 de la soja (Ribeiro et al. 2009a, Ribeiro y Castiglioni 2009b). A diferencia de esto, en Brasil las chinches colonizan a la soja prácticamente durante todo su ciclo aún cuando su capacidad de causar daño económico es en el periodo de formación hasta maduración de semillas (R3 – R7) (Costa y Link 1974, Mangrini et al. 1996, Gazzoni 1998, Belorte et al. 2003b). La magnitud del daño depende de la población alcanzada en esos momentos, y del tiempo de exposición a la infestación (Boethel et al. 2000, Corrêa-Ferreira y Azevedo 2002, Belorte et al. 2003a).

En el sur de Brasil se comprobó que durante el periodo vegetativo – floración (V9 – R2) las plantas de soja soportan poblaciones de *P. guildinii* y *Euschistus heros* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae) de hasta cuatro chinches por metro, durante quince días, sin disminuir significativamente su rendimiento tanto cualitativo como cuantitativo, pero durante el llenado de grano, a partir de dos adultos por metro las mermas son significativas. En R4 el número promedio de vainas vanas es directamente proporcional al incremento de chinches por planta y en R5 – R6 los granos picados e inviabilizados se incrementan y los rendimientos medios disminuyen con el aumento de la población (Corrêa-Ferreira y Azevedo 2002a, Corrêa-Ferreira 2005). Durante la madurez fisiológica (R8) el número de chinches que causan daño es de 12 por metro (Galileo y Heinrichs, 1978).

2.2.2. Control natural de *Piezodorus guildinii*

Las chinches son atacadas por una variedad de enemigos naturales, incluidos microorganismos, parasitoides y predadores (Panizzi, 1987). Al sur de Brasil se han encontrado cerca de 10 especies de insectos predadores generalistas, además de arañas en el cultivo de soja (Panizzi y Corrêa-Ferreira, 1997).

En Uruguay los predadores más frecuentes en la parte aérea de la planta en soja y lotus son las arañas, totalizando alrededor del 50% del total de especies predatoras (Ribeiro, 2010). Ribeiro y Castiglioni (2008a) observaron predación de huevos de *P. guildinii* por hormigas

(Hymenoptera: Formicidae), avispas (Hymenoptera: Vespidae), ninfas de Geocoridae (Hemiptera: Lygaeidae) y larvas de Chrysopidae (Neuroptera: Chrysopidae). Sin embargo, según Panizzi y Slansky (1985), la referencia a predadores en el control de plagas son escasas debido fundamentalmente a su dieta polífaga, que lleva a que sea difícil asociar a determinado predador con una presa específica. Durante la etapa de huevo Ribeiro y Castiglioni (2008a) encontraron que los predadores, al dañar sólo algunos huevos de cada postura, ejercen un control escaso de la población de *P. guildinii*.

Las chinches son naturalmente resistentes a las infecciones por hongos entomopatógenos, esto se debe a un aldehído que forma parte de las sustancias de defensa y actúa como agente antimicótico (Sosa – Gómez et al., 1997). Las poblaciones de *Nezara viridula* (Linnaeus) (Hemiptera: Pentatomidae), aunque en porcentajes bajos, son infectadas naturalmente por hongos, especialmente *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff), Sorokin y *Beauveria bassiana* (Balsamo), Vuillemin (Sosa – Gómez y Moscardi, 1998). En Uruguay, Castiglioni et al. (2006) encontraron que *B. bassiana* afectó en condiciones naturales al 0,09 % de ninfas y 0,27 % de adultos de *P. guildinii*. Sosa – Gómez y Moscardi (1998) probando aislamientos de *M. anisopliae* y *B. bassiana* en condiciones de campo lograron, en *P. guildinii*, un nivel de infección de 48 % al día 30 post aplicación. Estos autores encontraron que *P. guildinii* es más susceptible a *M. anisopliae* que *N. viridula* y *E. heros*.

Entre los enemigos naturales de las chinches de la soja se destacan los microhimenópteros parasitoides de huevos (Yeorgan, 1979). Panizzi y Corrêa-Ferreira (1997) realizando estudios en soja, en Brasil, encontraron al menos 12 especies de parasitoides que atacan ninfas y adultos de hemípteros plaga entre los cuales los más comunes pertenecen a la familia Tachinidae (Panizzi y Slansky, 1985). Los taquínidos *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) y *Trichopoda pennipes* (Fabricius) atacan esporádicamente a *P. guildinii*, especialmente cuando se encuentra junto a *N. viridula*, sin embargo, los niveles de mortalidad alcanzados son bajos y por lo tanto no es esperable que ejerzan un control eficiente (Panizzi y Smith 1976, Panizzi y Slansky 1985, Mangrinni et al. 1996, Panizzi y Corrêa-Ferreira 1997, Panizzi y Oliveira 1999). En otras especies de chinches la acción de los taquínidos se refleja en una menor población de los pentatómidos

afectados (Panizzi y Oliveira, 1999). En Uruguay, *T. giacomelli* parasita a *N. viridula* (Ribeiro et al., 2008b).

2.3. PARASITOIDE DE HUEVOS

Los parasitoides más frecuentes en huevos de hemípteros son los himenópteros de la familia Scelionidae (Corrêa-Ferreira 1986, Pacheco y Corrêa-Ferreira 2000, Austin et al. 2005). En Estados Unidos se han identificado 145 especies de parasitoides de huevos de chinches (Jones et al., 1996), en Brasil 23 (Corrêa-Ferreira, 2002b) y en Uruguay cinco (Castiglioni et al., 2010).

Trissolcus basalis (Wollaston) (Hymenoptera: Proctotrupeoidea Scelionidae) se ha utilizado para el control de *N. viridula* en Australia, Nueva Zelanda, Fiji, Hawaii y varias islas del Pacífico (Caltagirone, 1986). Las primeras liberaciones se registraron en 1934, en Australia, con parasitoides provenientes de Egipto. La chinche se registró en Nueva Zelanda en 1944 y el parasitoide se introdujo en 1949, logrando una tasa de parasitismo del 80 % en 1950 y del 90 % en 1952. En Hawaii la chinche se detectó en 1961, y se introdujo el parasitoide en 1962, logrando una tasa de parasitismo de casi 95 % en 1963 (Pintureau, 2002).

En Brasil se conoce la ocurrencia de parasitoides que atacan huevos de pentatómidos desde 1980 (Corrêa-Ferreira, 1986) y con posterioridad se estudiaron en Argentina, sobre finales de los años 80 (La Porta, 1992). Se han citado niveles de parasitismo de huevos de *P. guildinii* entre 31 y 72% en el Triángulo Mineiro (Venzon y Viríssimo, citados por Venzon et al., 1999) producidos por las especies *Telenomus podisi* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae) y *T. basalis*. Por otra parte, se ha comprobado el parasitismo de huevos de esta chinche por otras especies pertenecientes a los géneros *Trissolcus*, *Telenomus*, *Ooencyrtus*, *Grión*, *Neorileya* y tres no identificadas de la familia Pteromalidae (Corrêa-Ferreira, 2002b). En Uruguay Castiglioni et al. (2010) encontraron: *T. podisi*, *Trissolcus brochymenae* (Ashmead), *T. basalis*, *Trissolcus teretis* (Johnson) y *Trissolcus urichi* (Crawford).

Trissolcus basalis y *T. podisi* fueron utilizados en el control de hemípteros plaga en sistemas de soja orgánica. Las liberaciones fueron realizadas en el municipio de Jatuzinho, PR, Brasil; en las zafras 2000/01/02. Como resultado se logró un parasitismo del 85% con una fuerte reducción de las poblaciones de chinches (Corrêa-Ferreira y Peres, 2006).

Muchas especies de insectos parasitoides no solo parasitan sus hospederos, sino que también se alimentan de estos provocándoles la muerte. Los himenópteros parasitoides eliminan un número significativo de huéspedes con el fin de alimentarse. Entonces, así como el parasitismo, este comportamiento desempeña un papel importante en la reducción de tamaño de la población de insectos plagas. Al alimentarse del huésped los parasitoides obtienen los nutrientes necesarios para la maduración del óvulo y la reproducción. Muchas veces la alimentación del hospedero también prolonga la longevidad de los parasitoides. La comprensión de las estrategias de alimentación del parasitoide sobre el huésped puede proporcionar información importante para la evaluación de su eficiencia en el control biológico de insectos plagas (Shi et al., 2009).

Los sceliónidos poseen características que los hacen útiles para programas de control biológico por su habilidad de búsqueda y potencial reproductivo, dieta simple de los adultos y facilidad para la cría (Margaría, 2012). Otra de las ventajas de estos micro-himenópteros es que atacan a la plaga en el estado de desarrollo previo al que produce el daño en el cultivo y de esta manera permiten disminuir el número de aplicaciones de agroquímicos (Orr, citado por Margaría, 2012).

2.3.1. *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae)

El parasitoide de huevos más frecuente en el sur de Brasil y Uruguay es *T. podisi* (Medeiros et al. 1998, Godoy y Ávila 2000, Maruyama et al. 2001, Godoy et al. 2005, Ribeiro y Castiglioni 2008a, Castiglioni et al. 2010). En Uruguay, Castiglioni et al. (2010) encontraron que más del 93% de un total de 9975 huevos parasitados

de *P. guildinii* correspondieron a *T. podisi*. Aunque este parasitoide se encuentra presente desde los primeros estadios de la soja y los porcentajes de mortalidad de huevos causados pueden llegar a 90% a fines de marzo, esto no impide que *P. guildinii* alcance los umbrales de daño económico habitualmente usados.

El género *Telenomus* es cosmopolita y comprende a un gran número de especies especialistas en parasitar huevos de otros insectos (Johnson, 1984). *T. podisi* es un himenóptero de la superfamilia Proctotrupoidea, de la familia Scelionidae que presenta partenogénesis arrenotóquica y parasita huevos de pentatómidos con preferencia por las especies *Euchistus heros* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae) y *P. guildinii* mientras que el ataque natural a *N. viridula* es muy bajo (Pacheco y Corrêa-Ferreira, 2000).

Telenomus podisi parasita los huevos de *P. guildinii*, en soja, desde el final del estadio de formación de semillas, en los meses más cálidos, coincidiendo con el pico de huevos en el cultivo (Corrêa-Ferreira 1986, Maruyama et al. 2002). Para Uruguay, Ribeiro y Castiglioni (2008a) encontraron que el máximo porcentaje de huevos parasitados se produjo luego del pico de población de posturas, siendo este un momento donde la soja ya no presentaba susceptibilidad al daño por chinches.

Los mayores niveles de parasitismo se registran en el envés de las hojas, probablemente debido a las condiciones de protección que brinda esta posición para los parasitoides (Link y Concato, 1979).

2.3.1.1. Preoviposición y oviposición

Las sustancias liberadas por leguminosas como soja y *Cajanus cajan* (L.) luego de un ataque por *E. heros* actúan como atrayentes de *T. podisi* (Moraes et al. 2003, Moraes et al. 2005). Existen diferencias cuantitativas y cualitativas en los extractos colectados en plantas de soja que han sufrido daño de chinches con las emitidas por las plantas no dañadas. Estas sustancias no son liberadas cuando la planta está sana o sufre daños mecánicos y constituyen una defensa indirecta de la

planta contra las chinches (Moraes et al., 2003). Según Godfray (1994), Moraes et al. (2003) los compuestos liberados tienen efecto arrestante (mayor actividad de búsqueda en los lugares donde recibe el estímulo) y de orientación.

Cuando el parasitoide entra en contacto con el huevo, lo explora golpeándolo repetidamente con las antenas, luego se sube sobre el mismo y realiza la extrusión del ovipositor con el cual prueba en diversos sitios. A continuación realiza la oviposición y posteriormente marca el huevo parasitado para impedir que otras hembras ovipongan sobre él (Hokyo et al. 1966, Borges et al. 1999, Austin et al. 2005).

Las hembras de *T.podisi*, *T. basalis* y *T.urichi* son capaces de detectar los huevos marcados por hembras de su misma especie evitando el superparasitismo, pero no logran identificar las señales dejadas por otras especies por lo que oviponen sobre los huevos nuevamente. De esta manera estos parasitoides evitan el superparasitismo pero no son capaces de evitar el multiparasitismo (Sujii et al., 2002).

La Porta et al. (2013), realizando estudios en masas de huevos de pentatómidos, en Córdoba, Argentina, encontraron evidencias de multiparasitismo en todas las especies de hemípteros, siendo *T. podisi* el parasitoide que con mayor frecuencia presentó este fenómeno. En crías masivas de parasitoides es importante solucionar diferentes problemas tales como el superparasitismo y/o la proporción sexual de los parasitoides como consecuencia de la agregación. Una proporción de sexos sesgada hacia los machos ($> 0,5$) implica una producción excesiva de estos en relación a los que se requieren para la reproducción, convirtiéndose en una característica no deseada.

El superparasitismo se da cuando el hospedero recibe más huevos de los que podría soportar sin afectar el desarrollo del parasitoide y ocurre cuando la disponibilidad de huevos del parasitoide no es limitante, pero la densidad de hembras en búsqueda de huéspedes es elevada y muchos de ellos ya están parasitados (Basso y Grille, 2009).

En algunas especies de himenópteros parasitoides, las hembras manipulan la proporción sexual de la progenie en respuesta a las condiciones ambientales. Sin embargo, existen varias limitaciones potenciales en tal manipulación, entre ellos: factores extracromosómicos, disponibilidad de esperma, el tamaño de puesta, la falta de variación genética y las limitaciones de comportamiento. La disponibilidad de espermatozoides pueden influir en la razón sexual que las hembras producen (las hembras con pocos espermatozoides producen una descendencia sesgada hacia los machos). La selección para producir un tamaño de la progenie en particular puede influir en la proporción de sexos que las hembras producen (King, 1993).

Waage y Lane, citados por Godfray (1994) estudiaron la razón sexual de la progenie de *Trichogramma evanescens* (Westwood) (Hymenóptera: Trichogrammatidae) sobre huevos de *Mamestra brassicae* (Linnaeus) (Lepidoptera: Noctuidae) y encontraron que es más sesgada hacia los machos en la medida que el número de hembras madres se incrementa en el recipiente de parasitación.

Sousa y Spence (2000) en estudios sobre efectos del estado de apareamiento, densidad de parasitoides, superparasitismo y proporción de la descendencia en *Tiphodytes gerriphagus* (Hymenoptera: Scelionidae) sobre huevos de *Limnopus dissortis* (Hemiptera, Gerromorpha) encontraron que: cuando solo una hembra buscó parasitar en un parche no hubo diferencias en el número de larvas encontradas por huevo huésped, sin embargo, cuando cinco hembras exploraron simultáneamente el mismo parche el número de larvas por huevo huésped aumentó significativamente. Además los grupos de hembras fecundadas superparasitaron con más frecuencia que los grupos de hembras no fecundadas (78,1 y 62,9 %, respectivamente).

Ravinovich et al. (2000), encontraron que las hembras de *Telenomus fariai* (Lima) (Hymenóptera: Scelionidae) parasitando huevos de *Triatoma phyllosoma* (Hemiptera: Reduviidae) al notar presencia de otras hembras, se comportaron de forma adaptativa y tendieron a poner un sólo huevo macho en la descendencia, el cual fue suficiente para fertilizar todas las hermanas. Según los autores esto minimizaría la mortalidad de la descendencia.

2.3.1.2. Potencial reproductivo

Pacheco y Corrêa-Ferreira (1998) afirman que las hembras de *T. podisi* son capaces de oviponer desde el primer día de vida a $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ y 14 horas de luz y durante su período fértil parasitan, en promedio, 211,3 y 76,2 huevos de *E. heros* y *P. guildinii* respectivamente. Sin embargo, en los primeros cinco días del período fértil de las hembras es cuando tiene lugar la mayor producción de descendientes y la mayor proporción de descendientes hembra se da al segundo día de oviposición en *E. heros* y el primer día en *P. guildinii*. A medida que avanza la edad de las hembras, disminuye el número de hembras e incrementa el número de machos de su descendencia (Deoclecio et al. 1998, Pacheco y Corrêa – Ferreira 1998, Arakawa et al. 2004).

2.3.1.3. Longevidad de adultos

La longevidad de los parasitoides está relacionada a varios factores, como: alimentación, gasto de energía durante la cópula y oviposición, condiciones ambientales (temperatura y humedad relativa) y tamaño del huevo huésped. Los machos viven más que las hembras y no existen diferencias estadísticas entre hospederos: 43,5; 32,0; 34,5; en huevos de *N. viridula*, *P. guildinii* y *E. heros*, respectivamente (Pacheco y Corrêa – Ferreira, 1998).

Las hembras de *T. podisi*, en ausencia de hospederos, pueden vivir más de 40 días. Cuando parasitan, la mayor longevidad media ocurre cuando el hospedero es *N. viridula* (40,6 días), la menor con *P. guildinii* (19,9 días) e intermedia con *E. heros* (30,9 días) (Orr y Boethel, 1990). Esta diferencia en longevidad se debe, principalmente, al índice de parasitismo verificado en los huevos de los hospederos. La mayor tasa reproductiva de las hembras de *T. podisi* encontrada en huevos de *E. heros* y *P. guildinii* llevó a un mayor gasto de energía, y una consecuente menor longevidad, si se compara con las expuestas a huevos de *N. viridula* donde el parasitismo fue muy reducido (Pacheco y Corrêa-Ferreira, 1998).

2.3.1.4. Ciclo biológico

Las temperaturas por encima de 30°C son desfavorables para el desarrollo de *T. podisi* obteniéndose emergencias significativamente menores que las obtenidas entre 21°C y 27°C (Torres et al., 1997). Por otra parte temperaturas de 15 °C detienen el desarrollo de embrionario de *T. podisi* y *T. basalis* en huevos de *N. viridula* y *E. heros* (Silva et al., 2008). En laboratorio, el ciclo huevo – adulto es menor en las temperaturas más altas (Cividanes y Figueiredo, 1996a). Para *T. podisi* criado en *P. nigrispinus*, a temperaturas de 17°C, 20°C, 25°C, 28°C y 32°C, la duración del ciclo de hembras fue de 48,6; 21,8; 12,7; 11,6 y 10, 8 días respectivamente, y el de los machos 43,7; 20,0; 11,2; 9,9; 9,6, días respectivamente (Torres et al., 1997).

La pupación ocurre dentro del huevo del huésped aprovechando el corion como protección (Godfray, 1994). Cuando el parasitoide ha completado su desarrollo, pasando al estado adulto, rompe con sus mandíbulas el corion y emerge (Austin et al., 2005).

Para las condiciones de Jaboticabal, San Pablo, Brasil, *T. podisi* puede presentar 22,8 generaciones por año (Cividanes y Parra, 1994), siete generaciones más que *T. brochymenae*, lo que determina que tenga mejor potencial que éste como parasitoide de huevos de *P. guildinii* (Cividanes y Figueiredo, 1996a). En el campo, considerando una emergencia de adultos mayor al 50%, la duración del ciclo biológico es de 14 – 16 días y la emergencia total de los adultos ocurre después de que se acumularon en promedio 229 grados día. Esta especie demostró estar adaptada a temperaturas más bajas que *T. brochymenae* (Cividanes et al., 1996b).

Tanto el límite térmico de desarrollo inferior como las constantes térmicas son menores a los estimados para *P. guildinii*, lo que determina que los parasitoides se desarrollen más rápidamente que el hospedero, proporcionándoles mayor habilidad para el control biológico de esta especie (Cividanes y Figueiredo, 1996a).

2.4. CRÍA DE PARASITOIDES DE HUEVOS

2.4.1. Conservación de hospederos

Existen diferentes métodos de conservación de posturas de pentatómidos, para su uso en crías masivas de parasitoides. Peres y Corrêa-Ferreira (2004) encontraron que es posible conservar posturas de *N. viridula* y *E. heros* en refrigerador a 5°C hasta un máximo de 20 días, obteniendo buenos resultados de parasitismo.

En Colombia, Campos (2010), estudió la conservación de huevos de *Opsiphanes cassina* (Felder) (Lepidoptera: Nymphalidae) para la multiplicación de *Telenomus* sp. a diferentes temperaturas con el objetivo de mantener una oferta permanente de huevos interrumpiendo el desarrollo embriológico del mismo a 0°, 4°, 8° y 12°C. Los resultados obtenidos indican que a temperaturas cercanas a 0°C existen evidencias de la muerte de embriones por deshidratación, mientras que la mejor performance, teniendo en cuenta la interrupción del desarrollo embrionario y el daño por deshidratación, se logró con una temperatura de conservación de 12°C.

Corrêa-Ferreira (1993) indica que es posible conservar huevos de *N. viridula* para utilizarlos en la multiplicación de parasitoides a una temperatura de -15°C. Por otro lado, según la autora, los huevos conservados a 8°C permanecen viables por 30 días para el desarrollo de los parasitoides.

2.4.2. Edad del hospedero al momento de ser sometido al parasitismo

La edad de los huevos de *Diaprepes abbreviatus* (Linnaeus) afecta significativamente la fecundidad del parasitoide *Aprostocetus vaquitarum* (Wolcott), y el mayor grado de aceptación se da en los primeros tres días de edad de los huevos (Cônsoi et al., 2010). Resultados similares ocurren con *Telenomus heliothisis* (Ashmead) en huevos de *Heliothis virescens* (Fabricius), donde la aceptación de los

mismos disminuye significativamente a medida que su edad es mayor (Strand y Vinson, 1983).

A su vez Sousa y Spence (2001), al estudiar la influencia de la edad de los huevos de un Hemiptera de la familia Gerridae en el parasitismo de *Tiphodytes gerriphagus* (Marchal) (Hymenoptera: Scelionidae), establecieron que a medida que los huevos tienen mayor edad (mayor a cuatro días) se produce un menor grado de parasitismo y que los individuos que nacen son de menor tamaño.

2.4.3. Edad de la hembra

La edad de las hembras de sceliónidos afecta tanto la cantidad de huevos parasitados como la calidad de la progenie. Para varias especies los mayores porcentajes de parasitismo se obtuvieron con hembras menores de cuatro días. Estos resultados fueron obtenidos para *Telenomus isis* (Polaszek) (Bruce et al., 2009), *Telenomus remus* (Nixon) (Hernández y Díaz, 2007) y *Gyrom obesum* (Hirose et al., 2003). El máximo potencial reproductivo se logra para *T. cristatus* en el primer día de edad y para *T. podisi* a los dos y tres días (Orr y Boethel, 1990), y para *Trissolcus euchisti* (Ashmead) y *T. podisi* el primer y segundo día, respectivamente (Yeargan, 1982).

Para que la calidad y cantidad de la progenie en la multiplicación de *T. basalís* no se vea afectada se deben utilizar hembras de no más de cinco días de edad (Corrêa-Ferreira, 1993). Sin embargo la edad de la hembra de *T. remus* (Nixon) cuando parasita huevos de *Spodoptera frugiperda* (Smith) no afecta la proporción sexual de la descendencia (Hernández y Díaz, 2007).

2.4.4. Metodologías de multiplicación

Peres y Corrêa-Ferreira (2004) indican que una metodología sencilla y eficiente de multiplicación de *T. podisi* y *T. basalis* en huevos de *E. heros* y *N. viridula*, respectivamente, consiste en la utilización de posturas conservadas a 5°C por un máximo de 20 días y que son ofrecidas a los parasitoides durante 24 horas. Los resultados de parasitismo obtenidos fueron de 98 % y 99,7 % para *T. podisi* y *T. basalis* respectivamente.

Un aspecto importante para la multiplicación de *T. basalis*, es que se debe mantener la calidad de parasitoides producidos en el laboratorio, siendo esta comparable con la de la naturaleza. Por lo tanto, las poblaciones del laboratorio deben seguir el ritmo de desarrollo, fecundidad, proporción de sexos y la actividad de los parasitoides a lo largo de las generaciones. Para esto recomienda usar hembras con máximo cinco días de edad, alimentadas con miel previamente y mantenidas a 25° C, siempre teniendo en cuenta el tiempo de exposición de huevos y el número de huevos proporcionados a los parasitoides para su multiplicación (Corrêa-Ferreira, 1993).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni”, Facultad de Agronomía (Ruta 3 km 363, Paysandú, Uruguay), en los laboratorios de Entomología, en el período comprendido entre el 16 de enero del 2013 y el 15 de abril del mismo año.

En todos los experimentos, excepto el de longevidad, se determinó la proporción de parasitoides (machos y hembras), ninfas, huevos abortados y la razón sexual en la descendencia. Se contabilizaron como huevos abortados aquellos de los cuales no emergieron parasitoides ni nacieron ninfas.

3.1. CRÍA Y MANTENIMIENTO DE POBLACIONES

Periódicamente se recolectaron del campo, posturas y adultos de *P. guildinii*. Las posturas fueron colocadas en tubos de vidrio de 1 cm de diámetro por 5 cm de largo. De las posturas se obtuvieron ninfas de *P. guildinii* y adultos de *T. podisi* que ingresaron a la cría mantenida en el laboratorio.

Los adultos y ninfas de *P. guildinii* se mantuvieron a $23 \pm 2^{\circ}\text{C}$ (Yeagan 1982, Pacheco y Corrêa-Ferreira 2000, Peres y Corrêa-Ferreira 2004) y fotofase de 14 h (Peres y Corrêa-Ferreira 2004, Cingolani et al. 2014) en recipientes de plástico (20 cm de base por 30 cm de largo) tapados con tejido para permitir una buena ventilación. En el fondo de cada recipiente se colocó papel absorbente (Borges et al., 2006) y como alimento se utilizaron plantas de alfalfa (*Medicago sativa*), vainas de *Phaseolus vulgaris* y granos de soja (*Glycine max*) (Corrêa-Ferreira, 1993) remojados durante 24h. Periódicamente se realizó la limpieza de recipientes, reposición de alimento y recolección de posturas (Peres y Corrêa-Ferreira, 2004).

Telenomus podisi se crió en posturas de *P. guildinii* y los adultos se alimentaron con gotas de miel (Peres y Corrêa-Ferreira 2004, Bruce et al. 2009) colocadas sobre la superficie de los tubos de cría. A cada hembra se le ofreció una postura diaria de entre 15 a 20 huevos en promedio durante dos días.

Parte de las posturas de *P. guildinii* y de los adultos de *T. podisi* obtenidos fueron destinados al mantenimiento de la cría y otra parte a los experimentos.

En los experimentos se utilizaron los mismos tubos que se emplearon para la cría de *T. podisi* y en todos los casos se suministró una gota de miel como alimento. Los tubos se mantuvieron en condiciones controladas de $23 \pm 2^{\circ}\text{C}$ y fotofase de 14 h.

3.2. ESTUDIOS REALIZADOS

3.2.1. Longevidad de *Telenomus podisi*

Los tratamientos fueron seis: hembras vírgenes y fecundadas con y sin acceso a huevos, machos vírgenes y machos a los que se le permitió copular. A cada tratamiento se le asignó 30 individuos.

Diariamente se registraron las emergencias de *T. podisi* en posturas parasitadas en laboratorio. Para obtener machos y hembras vírgenes, se retiraron los machos antes de que emergieran las hembras. Para obtener machos y hembras copulados, los parasitoides de ambos sexos se mantuvieron en el tubo de cría durante 24h.

A los tratamientos correspondientes se les suministró diariamente una postura de *P. guildinii* con un número promedio de 16 huevos durante 20 días. Se realizó un seguimiento diario de los adultos de cada tratamiento registrando su fecha de muerte.

3.2.2. Efecto de distintos tratamientos sobre la proporción de parasitoides (machos y hembras), razón sexual, ninfas y huevos abortados en la descendencia

3.2.2.1. Efecto de la edad en que la hembra comienza a parasitar

A 30 hembras fecundadas de 1, 3, 5 y 10 días de emergidas y que hasta ese momento no habían tenido acceso a huevos para parasitar, se les suministró una sola postura de menos de 24 h con un número promedio de 19 huevos.

Se dejó actuar al parasitoide durante 24 horas (Hernández y Díaz, 2007). Transcurrido ese tiempo se extrajeron las hembras dejando la

postura parasitada en el tubo y se realizaron las determinaciones indicadas al final del punto tres.

3.2.2.2. Efecto de la edad de la hembra cuando parasita continuamente desde su emergencia

Las posturas expuestas al parasitismo en el estudio de longevidad se identificaron indicando de qué hembra provenían y en qué día de vida del adulto fueron parasitadas. En cada postura se registró el número total de huevos (16 en promedio) y se colocaron en los tubos descritos anteriormente.

3.2.2.3. Efecto de la edad de la postura huésped

Los tratamientos fueron edad de la postura: 1, 2 y 3 días, conservadas a temperatura controlada de laboratorio ($23\pm 2^{\circ}\text{C}$). Se asignaron 30 hembras (entre uno y dos días de edad) por tratamiento que fueron individualizadas en tubos y a las que se les ofreció una postura, con un número conocido de huevos (16 en promedio). De acuerdo con Peres y Corrêa-Ferreira (2004) se las pegó en una etiqueta de cartón con su correspondiente identificación.

De acuerdo con Hernández y Díaz (2007) a las 24h de iniciado el tratamiento se quitaron las hembras de los tubos.

3.2.2.4. Efecto del número de hembras en el recipiente de parasitación

Los tratamientos fueron: 5, 10, 15 hembras parasitando 20 posturas de un día de edad, con un número promedio de 16 huevos cada una. Se realizaron cuatro repeticiones por tratamiento.

Las 20 posturas fueron pegadas en tarjetas de cartón con su correspondiente identificación, y se registró el número total de huevos. Las tarjetas se colocaron en tubos de plástico (4 cm de diámetro x 22 cm de largo) con el extremo tapado con algodón. En cada tubo se liberó el número de hembras correspondiente a cada tratamiento.

A las 24 horas se extrajeron las hembras (Hernández y Díaz, 2007) y las posturas fueron colocadas individualmente en tubos de vidrio.

3.2.2.5. Efecto del método y tiempo de inviabilización del embrión del hospedero

Los tratamientos fueron: 0,5, 1, 2, 3 y 12 horas de luz ultravioleta (Knight y Gurr, 2007) o freezer. Se asignaron 20 posturas de un día de edad con promedio de 16 huevos por tratamiento, con la correspondiente identificación y se registró el número de huevos de cada postura.

En el caso del tratamiento en freezer los huevos se envolvieron en papel de aluminio y se colocaron en un recipiente plástico con tapa a una temperatura de - 16° C. Las posturas sometidas a luz ultravioleta fueron colocadas con una disposición al azar en recipientes de plástico sin superposición entre ellas, de manera que todas recibieran el tratamiento.

Luego de completados los tiempos de exposición correspondientes a cada tratamiento las posturas se colocaron a temperatura ambiente durante tres horas y se expusieron durante 24 horas (Hernández y Díaz, 2007) a hembras fecundadas de *T. podisi*. Posteriormente, las posturas fueron colocadas individualmente en tubos de vidrio similares a los anteriormente descritos. Se registró el número de parasitoides emergidos por sexo, ninfas emergidas del pentatómido y huevos totales y abortados de cada postura.

3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

3.3.1. Diseño experimental

En todos los experimentos se utilizó el diseño completamente al azar (DCA), la unidad experimental fueron avispas adultas de *T. podisi* o huevos de *P. guildinii* según el experimento.

3.3.2. VARIABLES ANALIZADAS

Las variables analizadas fueron longevidad de los parasitoides, proporción de parasitoides descendientes, razón sexual (número de hembras/ machos + hembras) y proporción de huevos abortados (Peres

y Corrêa-Ferreira 2004, Bruce et al. 2009). Dichas variables fueron medidas bajo la acción de diferentes efectos correspondientes a cada experimento.

En el análisis estadístico se utilizó el modelo lineal generalizado (programa estadístico SAS), utilizando las distribuciones binomial o gamma, según el experimento. Se sometieron los datos al análisis de varianza, utilizando Tukey como método de comparación de medias con un grado de significancia de $p < 0,05$.

Los modelos estadísticos fueron los siguientes:

- Modelo Lineal generalizado: Distribución gamma.

$$Y_{ijk} = e^{\beta_0 + S_i + V_j + (SV)_{ij} + P_k(SxV)_{ij}} + \varepsilon_{ijk}$$

$$\ln(\mu_{ijk}) = \beta_0 + S_i + V_j + (SV)_{ij} + P_k(SxV)_{ij}$$

Donde:

Ln= Función nexa.

μ_{ijk} = Longevidad.

β_0 = Ordenada en el origen.

S_i = Factor de sexualidad.

V_j = Factor virginidad.

$(SV)_{ij}$ = Interacción sexualidad-virginidad.

$P_k(SxV)_{ij}$ = Efecto de postura.

ε_{ijk} = Error experimental.

- Modelo Lineal Generalizado. Distribución binomial.

$$p_i = \frac{1}{1 + e^{-(\beta_0 + D_i)}}$$

$$\ln\left(\frac{p_i}{1 - p_i}\right) = \beta_0 + D_i$$

Donde:

Ln = Función nexa.

P_{1ij} = Proporción total.

P_{0ij} = Parámetro de interés.

β_0 = Ordenada del origen.

D_i = Efecto de los días o postura.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. LONGEVIDAD DE *Telenomus podisi*

El efecto interacción sexo por actividad de cópula fue significativo ($p=0,0204$). No se encontraron diferencias significativas de longevidad entre sexos ($p=0,7300$), pero los machos vírgenes vivieron más que los que habían copulado y las hembras de cualquier tratamiento tuvieron una longevidad intermedia. Para hembras la interacción sexo-cópula-actividad de parasitismo no fue significativa ($p=0,1795$). Disponer o no de posturas para parasitar, tanto para hembras vírgenes como para fecundadas no provocó cambios significativos en la longevidad (Anexo 1, Cuadro 1).

Estos resultados no coinciden con lo encontrado por Corrêa-Ferreira (1993) para *T. basalis* cuyas hembras sin hospederos a parasitar, viven más tiempo que aquellas que tienen contacto con las posturas. Tampoco coincide con los resultados de Pacheco y Corrêa-Ferreira (1998) que encontraron que los machos de *T. podisi* que han copulado viven más que las hembras fecundadas.

Cuadro 1. Longevidad de *T. podisi* en función de actividad de cópula y parasitismo

Sexo	Actividad de cópula*	Postura**	Longevidad Promedio (días)	± SEM	Significancia***
♂	Vir	S	27,7	4,45	a
♂	Cop	S	13,0	2,08	b
♀	Fec	C	23,3	3,75	ab
♀	Fec	S	15,3	2,55	ab
♀	Vir	C	20,0	3,21	ab
♀	Vir	S	22,0	3,73	ab

*Vir: Parasitoide virgen; Cop: Parasitoide con actividad previa de cópula; **S: sin acceso a huevos, C: con acceso a huevos. ***Medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($p < 0,05$).

4.2. EFECTO DE LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS SOBRE LA PROPORCIÓN DE PARASITOIDES (MACHOS Y HEMBRAS), RAZÓN SEXUAL, NINFAS Y HUEVOS ABORTADOS EN LA DESCENDENCIA

4.2.1. Efecto de la edad en que la hembra comienza a parasitar

Con hembras de 3 y 5 días de edad se logró una proporción significativamente mayor de huevos parasitados que con las de 1 y 10 días, sin diferencias significativas dentro de cada grupo, mientras que la proporción de huevos abortados fue significativamente mayor para las hembras de 1 y 10 días (Figura 1, Anexo 2).

Se encontró, con diferencias significativas, una mejor proporción de hembras sobre el total de huevos parasitados en la descendencia de las hembras de 3 y 5 días de edad (Figura 2, Anexo 3), sin embargo, no existieron diferencias significativas en la razón sexual (Anexo 4).

En un experimento similar Hernández y Díaz (1995), encontraron que, para *T. remus* en huevos de *S. frugiperda*, 88 % de los huevos

parasitados se lograron en los tres primeros días de edad de la hembra, con un 48 % el primer día. La proporción sexual de la descendencia tuvo un leve aumento hacia las hembras cuando las madres tenían dos días.

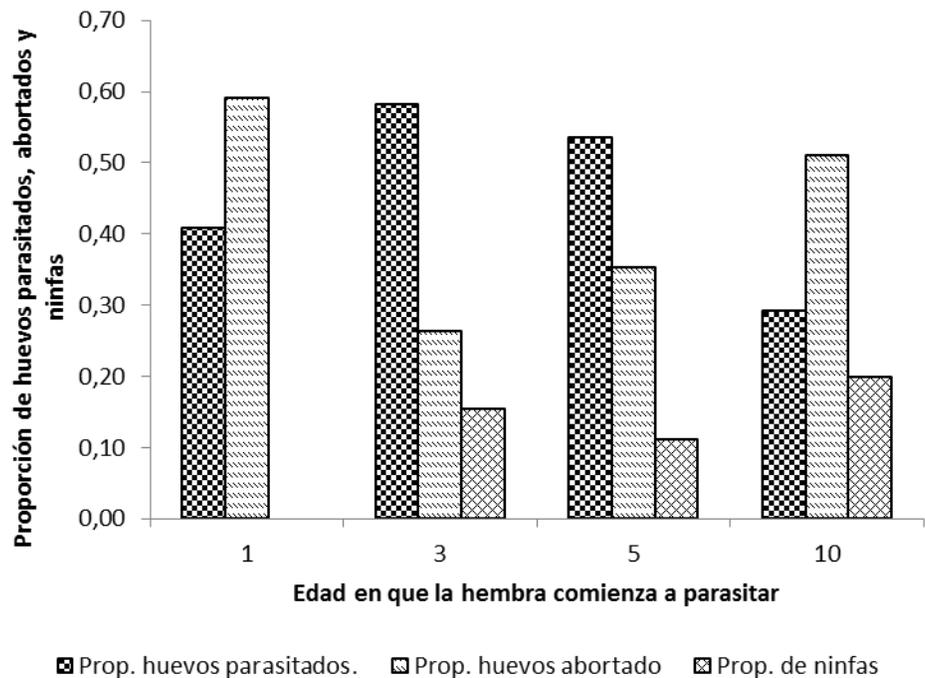


Figura 1. Proporción de huevos de *P. guildinii* parasitados, abortados y ninfas emergidas obtenidos cuando hembras de *T. podisi* comenzaron a parasitar a diferentes edades

Con hembras de 1 día se registró la mayor proporción de huevos abortados (huevos de los que no nacieron ni ninfas ni parasitoides) con diferencias significativas, seguido la edad de 10 días y finalmente 3 y 5 que no se diferenciaron entre si. Pese a que la proporción de huevos parasitados fue menor que en los días tres y cinco, en el día uno se alcanzó 100 % de mortalidad (suma de huevos abortados y parasitados), en los restantes tratamientos la mortalidad estuvo entre 80 y 88 % (Figura 2, Cuadro 2).

En las edades de 1 y 10 la proporción de huevos abortados obtenida en este experimento, es significativamente mayor que en los intermedios, en cambio, en las edades 3 y 5 posiblemente la hembra destinó mayor parte de la energía al parasitismo.

Teniendo en cuenta las investigaciones de Heimpel et al. (1997), Basso y Grille (2009) los huevos abortados en la edad 1 podrían ser ocasionados porque la hembra necesitada de nutrientes se alimenta del huevo, y con 10 días de edad porque en determinado momento de su vida reproductiva agota sus reservas espermáticas e introduce su ovipositor en el huevo pero no logra engendrar un embrión viable.

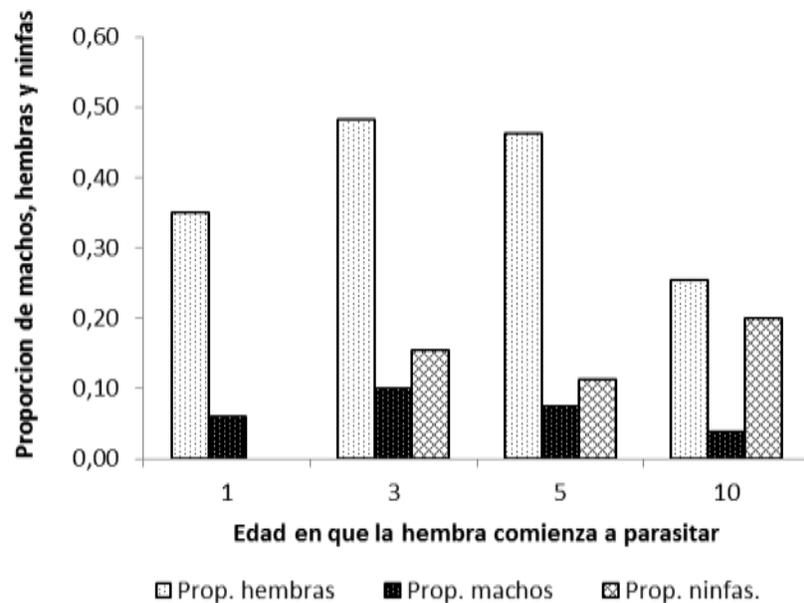


Figura 2. Proporción de la descendencia de *T. podisi* según el sexo de los parasitoides, y ninfas de *P. guildinii* emergidas, cuando comenzaron a parasitar huevos de *P. guildinii* a diferentes edades

Cuadro 2. Mortalidad de huevos de *P. guildinii* en función de la edad en que la hembra de *T. podisi* comienza a parasitar

Edad de la hembra (días)	Mortalidad promedio*
1	1,00
3	0,84
5	0,88
10	0,80

*Huevos parasitados + huevos abortados/ total de huevos.

4.2.2. Efecto de la edad de la hembra cuando parasita continuamente desde su emergencia

De los huevos parasitados por cada hembra nacieron 72,1 descendientes en promedio durante los 20 días, Pacheco y Corrêa-Ferreira (1998) encontraron para las mismas especies un número de descendientes de 76,1 en un período de 17 días.

La mayor proporción de huevos parasitados y con más proporción de descendientes hembras se consiguió entre el segundo y el quinto día de edad de la hembra. A partir del día 5 comenzó a disminuir significativamente el número de huevos parasitados y se incrementaron el número de machos en la progenie y el número de ninfas de *P. guildinii*. A partir del noveno día y hasta el día 13 en que las hembras prácticamente dejan de parasitar, cuando lo hacen la proporción de machos en la progenie supera a la de hembras (Figura 3).

Según Corrêa-Ferreira (1993) *T. basalis*, parasitando huevos de *N. viridula* deposita la mayor parte de sus huevos en la primer semana de vida y es en el segundo día cuando se consigue el mayor número de descendientes con una relación macho/hembra (1/15). Según Pacheco y Corrêa-Ferreira (1998) en la progenie de *T. podisi* parasitando

huevos de *E. heros* y *P. guildinii*, a partir del décimo día de edad de la madre nacen más machos que hembras y el mayor porcentaje de parasitismo ocurrió en los primeros cinco días, mientras que la descendencia con mayor proporción de hembras se registró al segundo día en *E. heros* y al primer día en *P. guildinii*.

La haplodiploidía de la mayoría de los himenópteros parasitoides permite a la hembra determinar el sexo de su progenie. Trabajos de laboratorio realizados en 100 especies de 16 familias indican que uno de los factores que incrementan la proporción de machos en la progenie es la edad de la hembra (Hurlbutt, 1987). Las hembras fecundadas pueden depositar huevos no fecundados luego de pocas horas de la cópula y también al final de su etapa reproductiva cuando la reserva de esperma se ha agotado (Brousal 1966, Mackauer 1976, Cloutier et al., citados por Starý 1988).

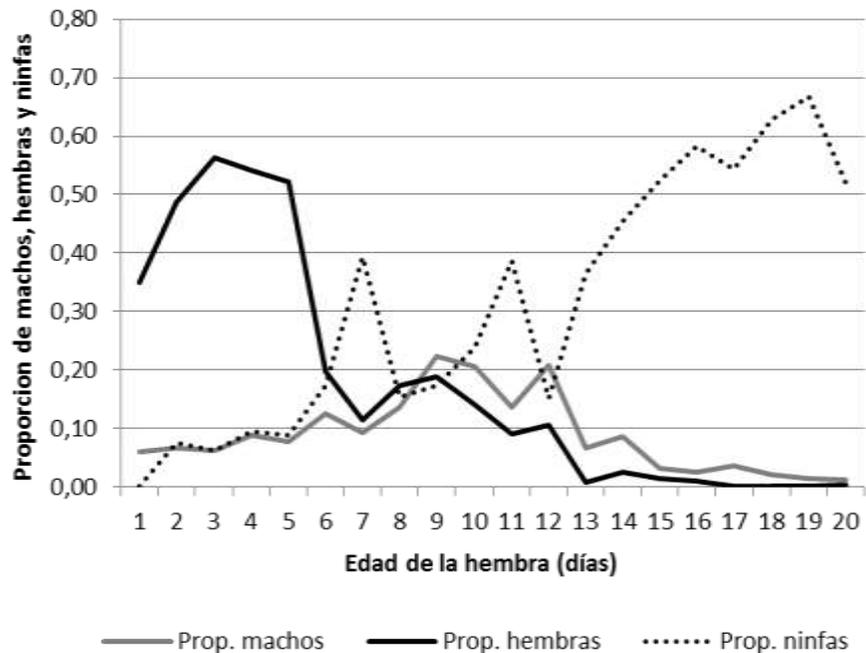


Figura 3. Proporción de machos y hembras de *T. podisi*, y ninfas *P. guildinii* obtenidas de posturas parasitadas por hembras a lo largo de su vida

Si bien en este experimento a las hembras se les ofreció posturas ininterrumpidamente durante 20 días, los resultados obtenidos en los primeros 10 días presentaron un comportamiento similar a los de aquellas hembras que parasitaron sin actividad previa (Figura 2). Esto podría estar indicando que el principal factor que determina el resultado del parasitismo es la edad de la hembra, independientemente de su actividad de oviposición previa.

A partir del sexto día la proporción de huevos abortados superó a la de parasitados y los valores estuvieron entre 30 y 60 %. El porcentaje de huevos parasitados, a partir del día 13, estuvo por debajo del 10 %, disminuyendo progresivamente a partir del día 15 hasta valores cercanos a cero (Figura 4).

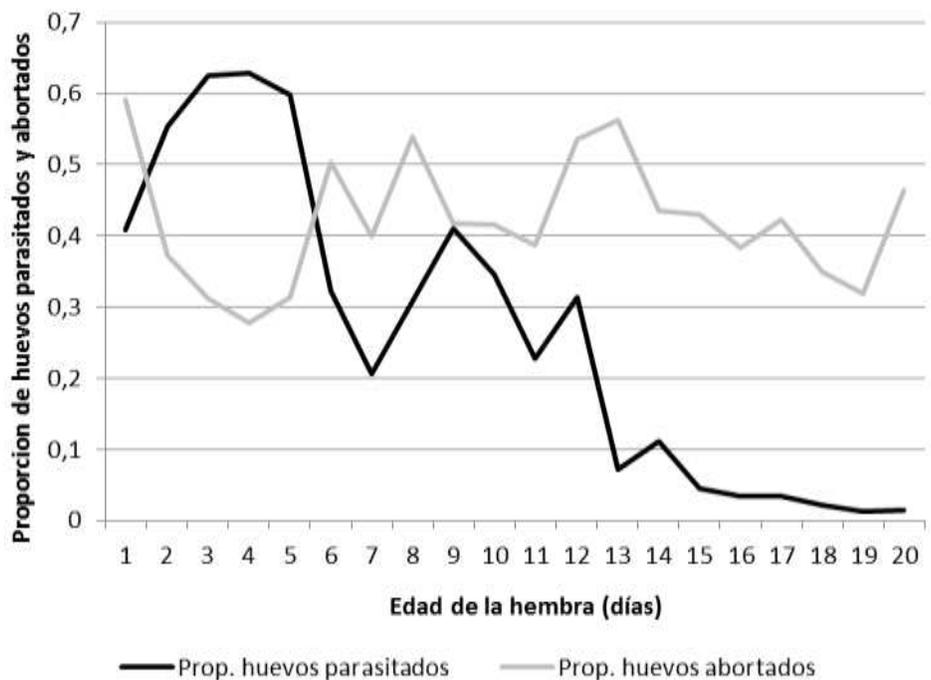


Figura 4. Proporción de huevos de *P. guildinii* parasitados y abortados en función de la edad de la hembra de *T. podisi*

4.2.3 Efecto de la edad de la postura huésped

La proporción de parasitoides emergidos fue significativamente mayor en posturas de un día de edad, y además en esas posturas se obtuvo en la progenie una razón sexual favorable a hembras en relación a otros tratamientos (Cuadro 3). En parasitoides de huevos *quasi* gregarios el efecto del factor edad del huésped puede ser significativo porque su calidad disminuye con la edad y eso ocurre simultáneamente en todos los huevos de una postura (Hirose et al., 2003).

Hirose et al. (2003) estudiando a *Gryon obesum* (Masner) (Hymenoptera: Scelionidae), parasitoide de *Euchistus conspersus* (Uhler), encontraron que en posturas de cinco días de edad se registró menor oviposición, aceptación y parasitismo que en las de un día.

Hernández y Díaz (1996) en un experimento similar, utilizando huevos de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) de entre 9 y 57 horas de edad encontraron que el porcentaje de parasitismo de *T. remus* disminuye a medida que avanza la edad del huésped.

Los resultados obtenidos indican que si se trabaja con posturas de dos y tres días de edad puede llegar a obtenerse 39 y 56% menos parasitoides, respectivamente, que cuando se trabaja con posturas de un día de edad.

Cuadro 3. Efecto de la edad de la postura de *P. guildinii* en la proporción de parasitoides y razón sexual de la descendencia de *T. podisi*

Edad postura (días)	Proporción parasitoides*	Razón sexual**
1	0,75 a	0,87 a
2	0,35 b	0,61 b
3	0,18 c	0,56 b

Medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($p < 0,05$). *Proporción de parasitoides = machos+hembras/huevos totales. ** Razón sexual = hembras/machos+hembras.

4.2.4. Efecto del número de hembras en el recipiente de parasitación

La proporción de parasitoides fue mejor con 10 o 15 hembras fecundadas por tubo de parasitación cuando se le expuso 20 posturas que con 5 hembras en condiciones similares ($p < 0,05$). Por su parte, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en la razón sexual, en todos los casos nacieron más hembras que machos en la descendencia sin importar el número de hembras en cada tubo de parasitación. Estos resultados son similares a los encontrados en condiciones naturales por Ribeiro (2007, Cuadro 4, Anexo 5).

Estos resultados difieren de los encontrados por Colazza y Wajnberg, citados por Pacheco y Corrêa-Ferreira (1998), La Porta et al. (2013), quienes trabajando con *T. basalis* sobre huevos de *N. viridula* encontraron que a medida que se incrementa el número de hembras parasitando el mismo huésped aumenta el número de machos en la descendencia.

Posiblemente en este experimento la cantidad de hembras utilizadas en los tratamientos no llevó a que la competencia entre ellas se evidenciara en la proporción obtenida de sexos.

Cuadro 4. Efecto del número de hembras de *T. podisi* en la razón sexual (h/m+h) y proporción de parasitoides (m+h/huevos totales)

Tratamiento	Proporción de parasitoides*	Razón sexual**
15 hembras	0,85 a	0,77 a
10 hembras	0,75 a	0,80 a
5 hembras	0,45 b	0,80 a

*Proporción de parasitoides= machos+hembras/huevos totales.

** Razón sexual = hembras/machos+hembras. Medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente (p<0,05).

4.2.5 Efecto del método y tiempo de exposición en la inviabilización del embrión del hospedero

No existieron diferencias significativas (p<0,05) cuando se aplicó frío o luz ultravioleta para inviabilizar los embriones pero si entre tiempos de exposición. Con 2, 3 y 12 horas de exposición se obtuvieron menos ninfas que con el resto de los tratamientos (Anexo 6).

Todos los tiempos de exposición al frío inviabilizaron los embriones de *P. guildinii*, al tiempo que con luz ultravioleta una exposición de 30 minutos no fue efectiva (Cuadro 5).

Cuadro 5. Proporción de ninfas de *P. guildinii* en función del método de inviabilización y tiempo de exposición al mismo

Tiempo de exposición (horas)	Frío	Luz ultra violeta
0,5	0,00 nc	0,11 a
1	0,00 nc	0,05 b
2	0,00 nc	0,00 nc
3	0,00 nc	0,02 c
12	0,00 nc	0,02 c

Medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente (p<0,05). nc: no corresponde.

Resultaron significativos los efectos sobre la progenie en los huevos sometidos a los dos tratamientos de inviabilización ($p=0,0021$) y al tiempo de exposición ($p=<0,0001$), así como la interacción de ambos factores ($p=<0,0001$) (Anexo7). La proporción de parasitoides fue mayor ($p<0,05$) cuando se utilizó luz ultravioleta que cuando se utilizó frío (en promedio 0,47 y 0,42, respectivamente) (Anexo 8). Para ambos métodos el mejor resultado en proporción de parasitoides en la progenie fue el de dos horas de duración ($p<0,05$). Para frío los peores resultados se obtuvieron con 30 minutos y una hora de exposición mientras que para luz ultravioleta el peor fue con 30 minutos de exposición. Independientemente del método utilizado la mejor exposición fue la de dos horas. Para las situaciones de 1, 2, y 3 horas fue mejor el método de luz ultravioleta, mientras que en los extremos 0,5 y 12 horas de exposición los resultados fueron mejores inviabilizando con frío (Cuadro 6). Estos resultados coinciden con Corrêa-Ferreira (1993), quien recomienda que huevos de *N. viridula* sean previamente sometidos a freezer (-15°C) por un tiempo de no menos de 2 horas con el objetivo de inviabilizar el embrión del hospedero.

En la razón sexual de la descendencia no se registraron diferencias significativas entre métodos de inviabilización, pero sí entre distintos tiempos de exposición y en la interacción tiempo por método. Para frío la menor proporción de hembras se obtuvo con 2 horas, el resto de tiempos de exposición no fueron significativamente diferentes. Para luz ultravioleta la mayor proporción de hembras se obtuvo con exposiciones de 3 y 12 horas que no difirieron estadísticamente de la exposición de 1 hora (Cuadro 7, Anexo 9).

Cuadro 6. Efecto del método y tiempo de inviabilización sobre la proporción de parasitoides de la progenie de *T. podisi*

Tiempo de exposición (horas)	Frío	Luz UV
0,5	0,35 C a	0,23 D b
1	0,29 C b	0,43 C a
2	0,57 A b	0,76 A a
3	0,47 B b	0,57 B a
12	0,45 B a	0,35 C b

Medias con letras mayúsculas iguales en las columnas no difieren entre si ($p < 0,05$). Medias con letras minúsculas iguales en las filas no difieren entre si ($p < 0,05$).

Cuadro 7. Razón sexual (h/m+h) de la progenie de *T. podisi* en función del método y tiempo de exposición

Tiempo de exposición (horas)	Frío	Luz UV
0,5	0,70 a	0,57 b
1	0,64 a	0,72 ab
2	0,49 b	0,61 b
3	0,72 a	0,80 a
12	0,73 a	0,79 a

Medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($p < 0,05$).

El método de inviabilización mediante frío provocó mayor proporción de huevos abortados con diferencias significativas frente a luz ultravioleta (Figura 5, Anexo 10). El menor número de huevos abortados coincide con el tiempo de exposición donde existió mayor proporción de parasitoides (2h), mientras que la mayor proporción de huevos que abortaron se dio con 30 minutos de exposición (Anexo 11).

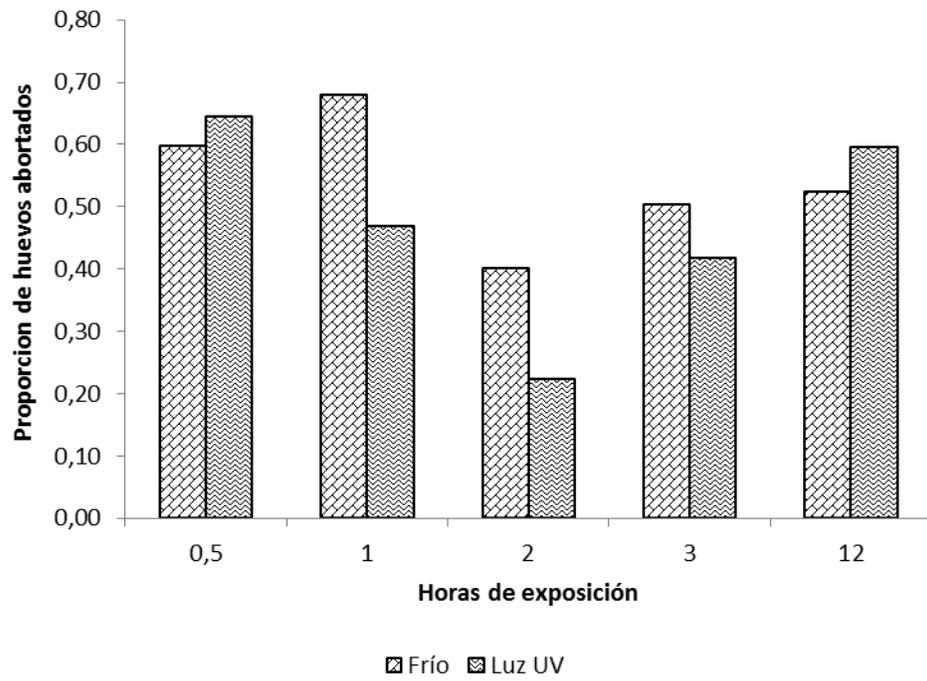


Figura 5. Proporción de huevos abortados (donde no emergen ninfas ni parasitoides) de *P. guildinii* en función del método de inviabilización y tiempo de exposición

5. CONCLUSIONES

La actividad de cópula y el acceso a huevos de *P. guildinii* no afectaron la longevidad de hembras de *T. podisi*, probablemente porque el número de huevos ofrecidos no fue suficiente para agotar la energía de las hembras. La actividad de cópula tuvo efectos sobre la longevidad de los machos.

Aunque las hembras de *T. podisi* vivieron, en promedio, más de 20 días, las mayores proporciones de huevos parasitados y de hembras en la progenie se lograron con hembras de dos a cinco días de edad (independientemente de la actividad de parasitismo previa).

Fué posible lograr una multiplicación eficiente del parasitoide utilizando un mínimo de 10 hembras en las condiciones empleadas, parasitando en promedio 320 huevos de *P. guildinii* durante 24 h. Hasta 15 hembras no modificó la razón sexual de la progenie.

Para asegurar la inviabilización del embrión de *P. guildinii* con una proporción alta de parasitoides en la progenie se podrían exponer los huevos hospederos durante dos horas a -16°C o a luz ultravioleta. A su vez, cuando no se inviabilizó el embrión los mejores resultados en las variables evaluadas se obtuvieron con huevos de hasta 24 horas.

6. RESUMEN

Con el objetivo de mejorar las condiciones de cría de un agente de control biológico se estudiaron en el laboratorio los efectos de distintos tratamientos sobre variables biológicas de *Telenomus podisi* (Hymenoptera:Scelionidae) en huevos de *Piezodorus guildinii* (Hemiptera:Pentatomidae). Se estableció la longevidad de hembras y machos y se estudiaron los efectos sobre la progenie de diferentes métodos de inviabilización del embrión de *P. guildinii* y del tiempo de exposición a los mismos, edad de la hembra de *T. podisi*, edad del huevo huésped y número de hembras en el recipiente de parasitación. Las variables estudiadas en la descendencia fueron la proporción de parasitoides, razón sexual y huevos abortados. Los machos vírgenes viven en promedio 28 días, las hembras (vírgenes y fecundadas) 20 días independientemente de su acceso a huevos y los machos que tuvieron actividad de cópula 13 días. Se obtuvieron 72,1 individuos de cada hembra fecundada parasitando durante 20 días. Los mejores resultados en proporción de parasitoides y razón sexual sesgada a hembras se obtuvieron con madres de entre tres y cinco días de edad independientemente de su actividad de parasitismo previa, hospederos de no mas de un día de edad y colocando hasta 15 hembras en un tubo de parasitación. Los mejores resultados de inviabilización del embrión se obtuvieron con dos horas de frio o luz ultravioleta.

Palabras clave: *Piezodorus guildinii*; Parasitoides de huevo; Control biológico.

7. SUMMARY

The effects of different treatments on biological characteristics of *T. podisi* parasitizing egg of *P. guildinii*. were studied in laboratory, with the objective to advance in the knowledge of parasitoid multiplication for future biological programs. Longevity of females and males were established. The research included the effects on offspring by : methods for inviabilization of *P. guildinii* embryos and time of exposure to them, age of female *T. podisi*, age and number of the host egg females in the recipient of parasitism. Eggs of *P. guildinii* and the parasitoid were obtained from rearing stocks at the Laboratory of Entomology at EEMAC. Proportion of parasitoids, sex ratio and aborted eggs were recorded. Results indicate that virgin males live 28 days on average, females (virgin and fertilized) 20 days and males who had intercourse activity 13 days. 72.1 individuals per fertilized female were obtained over a 20 days parasitizing period. Best results in ratio and sex-biased parasitoid females were obtained from: mothers three to five days old regardless of prior parasitism activity, host parasitism of no more than one day old, and placing up to 15 females in a parasitism tube. Best results for embryo inviabilization were obtained with two hours of cold or ultraviolet light treatments.

Key words: *Piezodorus guildinii*; Egg parasitoid; Biological control.

8. BIBLIOGRAFÍA

1. Álvarez, D.; Abbate, S. 2013. Nuevos problemas de plagas en soja; *Helicoverpa gelotopoeon* (lagarta bolillera). In: Simposio Nacional de Agricultura (3º., 2013, Paysandú, UY). No se llega, sino se sabe a donde ir. Paysandú, Hemisferio Sur. pp. 133 – 143.
2. Alzugaray, R.; Ribeiro, A. 2000. Insectos en pasturas. In: Zerbino, M.S.; Ribeiro, A. eds. Manejo de plagas en pasturas y cultivos. Montevideo, INIA. pp. 13 – 30 (Serie Técnica no. 112).
3. Arakawa, R.; Miura, M.; Fujita, M. 2004. Effects of host species on the body size, fecundity, and longevity of *Trissolcus mitsukurii* (Hymenoptera: Scelionidae), a solitary egg parasitoid of stink bugs. *Applied Entomology and Zoology*. 39 (1): 177-181.
4. Austin, A. D.; Johnson, N. F.; Downton, M. 2005. Systematics, evolution and biology of scelionid and platygastid wasps. *Annual Review of Entomology*. 50: 553 – 582.
5. Basso, C.; Grille, G. 2009. Relaciones entre organismos em los sistemas hospedeiros – parasitoides simbiontes. Montevideo, s.e. 226 p.
6. Belorte, L. C.; Ramiro, Z.A.; Faria, A.M. 2003a. Danos causados por percevejos (Hemiptera: Pentatomidae) em cinco cultivares de soja [*Glycinemax* (L.) Merrill 1917] no municipio de Aracatuba, sp. *Arquivos do Instituto Biológico de São Paulo*. 70(2): 169 – 175.
7. _____.; _____.; _____. 2003b. Levantamento de percevejos pentatomídeos em cinco cultivares de soja [*Glycine max* (L.) Merrill, 1917] na região de Aracatuba, SP. *Arquivos de Instituto Biológico de São Paulo*. 70 (4): 447 – 451.

8. Boethel, D.J.; Russin, J.S.; Wier, A.T.; Layton, M.B.; Mink, J.S.; Boyd, M.L. 2000. Delayed maturity associated with southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) injury at various soybean phenological stages. *Journal of Economic Entomology*. 93(3): 707 – 712.

9. Borges, M.; Costa, M.L.M.; Sujii, E.R.; Cavalcanti, M.D.G.; Redígolo, G.F.; Resck, I.S.; Vilela, E.F. 1999. Semiochemical and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Euschis tursheros* (Heteroptera: Pentatomidae). *Physiological Entomology*. 24: 227 – 233.

10. _____; Laumann, R.A.; Alves Da Silva, C.C.; Moraes, M.C.B.; Dos Santos, H.M.; Ribeiro, D.T. 2006. Metodologías de criação e manejo de colonias de percevejos da soja (Hemíptera – Pentatomidae) para estudos de comportamento e ecología química. Embrapa. Recursos Genéticos y Biotecnología. Documentos. no.182. 18 p.

11. Bourokhovitch, M.; Morey, C. M. 1981. Aspectos sanitarios del cultivo de la soja. *Revista de la Asociación de Ingenieros Agrónomos del Uruguay (Montevideo)*. 20: 9 – 17.

12. Bruce, A.Y.; Schulthess, F.; Mueke, J. 2009. Host acceptance, suitability, and effects of host deprivation on the west African egg parasitoid *Telenomus isis* (Hymenoptera: Scelionidae) reared on east African stemborers under varying temperature and relative humidity regimens. *Environmental Entomology*. 38 (3): 904 – 919.

13. Bundy, C.S.; McPherson, R.M. 2000. Dynamics and seasonal abundance of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae) in a cotton – soybean ecosystem. *Journal of Economic Entomology*. 93 (3): 697 – 712.

14. Caltagirone, L.E. 1981. Landmark examples in classical biological control. *Annual Review of Entomology*. 26(213): 213 – 232.

15. Castiglioni, E. 2004. La soja avanza sobre el paisaje y la chinche avanza sobre la soja. *Cangüé*. no. 26: 2 – 6.
16. _____.; Ribeiro, A.; Silva, H.; Cristino, M. 2006. Prospección de factores naturales de mortalidad de *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) en Uruguay. In: Congresso Brasileiro de Entomologia (21º, 2006, Recife, P.E., BR). Resumos. Recife, Sociedade Entomológica do Brasil. 1 disco compacto.
17. _____.; _____.; Alzugaray, R.; Silva, H.; Ávila, I.; Loíacono, M. 2010. Prospección de parasitoides de huevos de *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae). *Agrociencia*. 14 (2): 22 – 25.
18. Cingolani, M.F.; Greco, N.M.; Liljesthröm, G.G. 2014. Effects of *Telenomus podisi*, *Trissolcus urichi*, and *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Platygasteridae) Age on Attack of *Piezzodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) Eggs. *Environmental Entomology*. 43(2): 377-383.
19. Cividanes, F.J.; Parra, J.R.P. 1994. Biología em diferentes temperaturas e exigencias térmicas de percevejos pragas da soja. III. *Piezodorus guildinii* (West., 1837) (Heteroptera: Pentatomidae). *Científica*. 22: 177 – 186.
20. _____.; Figueiredo, J.G. 1996a. Desenvolvimento e emergência de *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) e *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) em diferentes temperaturas. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 25(2): 207 – 211.
21. _____.; Athayde, M. L. F.; Sabugosa, E. T. 1996b. Levantamento populacional de artrópodos associados a cultivares de soja semeados em diferentes densidades. *Revista de Agricultura (Piracicaba)*. 5(71): 243-250.

22. Consoli, F.L., Parra, J.R.P., Zucchi, R.A. 2010. Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on *Trichogramma*. *Progress in Biological Control*. 9 : 341-389.
23. Corrêa – Ferreira, B. S. 1986. Ocorrência natural do complexo de parasitóides de ovos de percevejos da soja no Paraná. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 15(2): 189-195.
24. _____. 1993. Utilização do parasitoide de ovos *Trissolcus bassalis* (Wollaston) no controle de percevejos da soja. Londrina, Embrapa- CNP So. 40 p. (Circular técnica no. 11).
25. _____.; Azevedo, J. 2002a. Soybean seed damage by different species of stink bugs. *Agricultural and Forest Entomology*. 4 (2): 145 – 150.
26. _____. 2002b. *Trissolcus basalís* para o controle de percevejos da soja. *In*: Parra, J. R. P.; Botelho, P.S.M.; Corrêa – Ferreira, B. S.; Bento, J.M.S. eds. *Controle biológico no Brasil; parasitóides e predadores*. São Paulo, Manole. pp. 449 – 476.
27. _____. 2005. Susceptibilidade da soja a percevejos na fase anterior ao desenvolvimento das vagens. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 40 (11): 1067 – 1072.
28. _____.; Peres, W. A. 2006. Alternativas para o manejo dos percevejos pragas (Hemiptera: Pentatomidae) em sistema de soja orgânica. *Revista Brasileira de Agroecologia*. 1(1): 649 – 652.
29. Costa, E.C.; Link, D. 1974. Incidência de percevejos em soja. *Revista do Centro de Ciências Rurais*. 4(4): 397 – 400.

30. Deoclecio, J. P.; Pacheco, E. ; Correa – Ferreira, B.S. 1998. Potencial reproductivo e longevidade do parasitóide *Telenomus podisi* Ashmed, em ovos de diferentes espécies de percevejos. Anais de Sociedade Entomológica do Brasil. 27 (4): 585 – 591.
31. Fehr, W. R.; Caviness, C.E.; Burmood, D.T.; Pennington, J.S. 1971. Stage of development description for soybeans (*Glycine Max* (L.) Merrill). Crop Science. 11 (6): 929 – 931.
32. Galileo, M. H. M.; Heinrichs, E. A. 1978. Retenção foliar em plantas de soja (*Glycine Max* (L.) Merrill), resultante da ação de *Piezodorus guildinii* (Westwood, 1837) (Hemiptera, Pentatomidae), em diferentes níveis e épocas de infestação. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil. 7 (2): 85 – 98.
33. Gazzoni, D.L. 1998. Efeito de populações de percevejos na produtividade, qualidade da semente e características agronômicas da soja. Pesquisa Agropecuária Brasileira. 33(8): 1 – 10.
34. Godfray, H.C.J. 1994. Parasitoids. In: Krebs, J.R.; Clutton – Brock, T. eds. Behavioral and evolutionary ecology. New York, Princeton University Press. pp. 83-231 (Monographs in behavior and ecology)
35. Godoy, K.B.; Ávila, C.J. 2000. Parasitismo natural em ovos de dois percevejos da soja, na região de dourados, MS. Revista de Agricultura (Piracicaba). 75 (2): 271 – 279.
36. _____.; _____.; Galli, J.C. 2005. Parasitismo em ovos de percevejos da soja *Euschistus heros* (Fabricius) e *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae) em São Gabriel do Oeste, MS. Ciência Rural. 35 (2): 455 – 458.
37. Heimpel, G.E.; Rosenheim, J. A.; Kattari, D. 1997. Adult feeding and life time reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. Entomologia Experimentalis et Applicata. 83: 305 – 315.

38. Hernández, D.; Díaz, F. 2007. Efecto de la edad del parasitoide *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) sobre su capacidad de ovipostura y proporción sexual de la descendencia. Boletín de Entomología Venezolana. 10 (2): 167 – 175.
39. Hirose, Y.; Ehler, L.E. 2003. Influence of Host age on patch use by a Quasi-Gregarious egg parasitoid. Environmental Entomology. 32(4): 789-796.
40. Hokyo, N.; Shiga, M.; Nakasuji, F. 1966. The effect of intra- and interspecific conditioning of host eggs on the ovipositional behavior of two scelionid egg parasites of the Southern green stink bug. *Nezara viridula* L. Japanese Journal of Ecology. 16(2) : 67 -71.
41. Hurlbutt, B. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. The Quarterly Review of Biology. 64 (4): 367-396.
42. Johnson, N. F. 1984. Systematic of the Nearctic *Telenomus*; classification and revisions of the *podisi* and *phymatae* groups (Hymenoptera: Scelionidae). Bulletin Ohio Biological Survey. 6 (3): 1-113.
43. Jones, W. A.; Shepard, B.M.; Sullivan, M.J. 1996. Incidence of parasitism of pentatomid (Heteroptera) pests of soybean in South Carolina with a review of studies in other states. Journal of Agriculture Entomology. 13(3): 243 – 263.
44. King, B. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. In: Wrensch, D.L.; Ebbert, M. eds. Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. New York, Chapman and Hall. pp. 418-441.
45. Knight, K. M.; Gurr, G. M. 2007. Review of *Nezara viridula* (L.) management strategies and potential for IPM in field crops with emphasis on Australia. Crop Protection. 26: 1 – 10.
46. La Porta, N.C. 1992. Dinámica poblacional de *Trissolcus basal* (Wollaston) 1858 (Hymenoptera, Scelionidae). I. Estadísticos vitales. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina. 50 (1-4): 267 – 275.

47. _____.; Loíacono, M.; Margaría, C. 2013. Platigástridos (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitoides de Pentatomidae en Córdoba. Caracterización de las masas de huevos parasitoidizadas y aspectos biológicos. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina. 72 (3-4):179-194.
48. Lanclos, D.Y.; Ferguson, R.; Morgan, D.S. 2005. Control of red shouldered stink bug. What's going on. Lessons we learned in Brazil about control for *Piezodorus guildinii* (a.k.a. the red-shouldered stink bug). Louisiana Soybean and Feed Grain Review. 3(5): 1-4.
49. Link, D.; Concato, L.C. 1979. Hábitos de postura de *Piezodorus guildinii* em soja. Revista do Centro de Ciências Rurais. 9 (1): 61 -72.
50. Mc Pherson, R.M.; Newsom, L.D.; Farthing, B.F. 1979. Evaluation of four stink bug species from three genera affecting soybean yield and quality in Louisiana. Journal of Economic Entomology. 72 (2): 188 – 194.
51. Mangrini, E.A.; Silveira, N.S.; Machado, B.P.S.; Negrim, S.G. 1996. Ocorrência de percevejos no município de Pirassununga – SP, associada com a fenologia da soja. Revista de Agricultura (Piracicaba). 71 (2): 187 – 195.
52. Margaría, C. 2012. Enemigos naturales de arañas e insectos plaga; avispa esceliónidas (Hymenoptera: Platygasteroidea), su importancia agronómica como potenciales agentes de control. (en línea). La Plata, s.e. 10 p. Consultado set. 2014. Disponible en http://www.agro.unlp.edu.ar/sites/default/files/paginas/margaria_2012_enemigos_naturales.pdf.
53. Maruyama, W.I.; Pinto, A.S.; Gravena, S. 2001. Parasitismo natural em ovos de pentatomídeos pragas na cultura da soja em Jaboticabal, SP. Revista de Agricultura (Piracicaba). 76 (3): 441 – 448.

54. _____.; _____.; _____. 2002. Parasitóides de ovos de percevejos (Hemiptera: Heteroptera) em plantas daninhas. Revista Ceres. 49 (284): 453 – 459.
55. Medeiros, M.A.; Loíacono, M.A.; Borges, M.; Virgulino, F.; Schmidt, G. 1998. Incidência natural de parasitóides em ovos de percevejos (Hemiptera: Pentatomidae) encontrados na soja do Distrito Federal. Pesquisa Agropecuária Brasileira. 33: 1431 – 1435.
56. MGAP. DGSSA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección General de Servicios Agrícolas, UY). s.f. Control de insumos. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 25 jul. 2014. Disponible en http://www.mgap.gub.uy/DGSSAA/DivAnálisisDiagnostico/DAYD_PR_OFIT_ESTADISTICA.htm
57. _____. DIEA (Ministerio de. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2012. Anuario estadístico agropecuario. Montevideo. 244 p.
58. _____. _____. 2013. Anuario estadístico agropecuario. Montevideo. 268 p.
59. Moraes, M. C. B.; Laumann, R.; Borges, M.; Sousa, L.M. 2003. Metodologia para estudos de semioquímicos e a sua aplicação no manejo de pragas. A influência de voláteis de soja no comportamento do parasitóide *Telenomus podisi*. Embrapa. Circular Técnica no. 24: 1 – 6.
60. _____.; _____.; _____.; Sujii, E. R.; Pires, C. 2005. Induces volatiles in soybean and pigeon pea plantas artificially infested with the neotropical Brown stink bug, *Euchistus heros*, and their effect on the egg parasitoid, *Telenomus podisi*. Entomologia Experimentalis et Applicata. 119: 227 – 237.

61. Orr, D.B.; Boethel, D.J. 1990. Reproductive potential of *Telenomus cristatus* and *T. podisi* (Hymenoptera: Scelionidae), two egg parasitoids of pentatômidos (Heteroptera). *Annals of the Entomological Society of América*. 83 (5): 902 – 905.
62. Pacheco, D. J. P.; Côrrea – Ferreira, B. S. 1998. Potencial reproductivo e longevidade do parasitoide *Telenomus podisi* Ashmead, em ovos de diferentes espécies de percevejos. *Anais de Sociedade Entomológica do Brasil*. 27 (4): 585 – 591.
63. _____.; _____. 2000. Parasitismo de *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) em populações de percevejos pragas da soja. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 29 (2): 295 – 302.
64. Panizzi, A. R.; Smith, J. S. 1976. Observações sobre inimigos naturais de *Piezodorus guildinii* (Westwood, 1837) (Hemiptera, Pentatomidae) em soja. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 5 (1): 11 – 17.
65. _____.; Slansky, F. 1985. *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae); na unusual host of the tachinid *Trichopoda pennipes*. *Florida Entomologist*. 68 (1): 184 – 214.
66. _____. 1987. Nutritional ecology of seed sucking insects of soybean and their management. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro)*. 82 (3): 161 – 175.
67. _____.; Corrêa – Ferreira, B. S. 1997. Dynamics in the insect fauna adaptation to soybean in the tropics. *Trends in Entomology*. 1: 72 – 88.
68. _____.; Oliveira, E. D. M. 1999. Ocorrência estacional de parasitismo por taquinídeos em percevejos com diferentes estratégias para a passagem do inverno. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 28 (3): 1 – 4.

69. Peres, W.; Correa-Ferreira, B. 2004. Metodología de multiplicación massal de *Telenomus podisi* Ash. e *Trissolcus basalís* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae) em ovos de *Euchistus heros* (Fab.) (Hemiptera: Pentatomidae). Neotropical Entomology. 33 (4): 457 – 462.
70. Pintureau, B. 2002. Introducción al control biológico contra insectos y ácaros fitófagos. In: Basso, C.; Ribeiro, A. eds. Enemigos naturales como reguladores de poblaciones de insectos. Montevideo, Facultad de Agronomía. pp. 35 – 43.
71. Rabinovich, J.; Jordá, M.; Bernstein, C. 2000. Local mate competition and precise sex ratios in *Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae), a parasitoid of triatomine eggs. Behavioral Ecology and Sociobiology. 48:308–315.
72. Ribeiro, A. F. 2004. Características de las poblaciones de insectos em los sistemas agrícolas – pastoriles. Cangué. no. 26: 11 – 14.
73. _____. 2007. Fluctuaciones de poblaciones de *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae) y caracterización de sus enemigos naturales en soja y alfalfa. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 64 p.
74. _____.; Castiglioni, E. 2008a. Caracterización de las poblaciones de enemigos naturales de *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae). Agrociencia (Montevideo) 7(2): 48 -56.
75. _____.; _____.; Silva, H. 2008b. Insectos de la soja en Uruguay; manual ilustrado de reconocimiento de plagas y enemigos naturales. Montevideo, Facultad de Agronomía/Hemisferio Sur. 82 p.

76. _____.; _____.; _____.; Bartaburu, S. 2009a. Fluctuaciones de poblaciones de pentatómidos (Hemiptera: Pentatomidae) en soja (*Glycine max*) y lotus (*Lotus corniculatus*). Boletín Sanidad Vegetal. Plagas. 35: 429 – 438.
77. _____.; _____. 2009b. Fluctuaciones de poblaciones de *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae) en soja y alfalfa en Paysandú, Uruguay. Agrociencia. 8 (2): 32 – 36.
78. _____. 2010. Prospección de agentes para el control natural de plagas en sistemas agrícola-pastoriles. In: Altier, N.; Rebuffo, M.; Cabrera, K. eds. Enfermedades y plagas en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 105-110 (Serie Técnica no. 183).
79. Ruffinelli, A.; Carbonell, C. S. 1954. Segunda lista de insectos y otros artrópodos de importancia económica en el Uruguay. Revista de la Asociación de Ingenieros Agrónomos (Montevideo). 94: 33 – 82.
80. Russin, J.S.; Layton, M.B.; Orr, D.B.; Boethel, D.J. 1987. Within plant distribution of and partial compensation for stink bug damage to soybeans seeds. Journal of Economic Entomology. 80: 215 – 220.
81. Shi, S.S.; Zang, L.S.; Liu, T.X.; Ruan, Ch.Ch.; Sun, G.Z. 2009. Host-feeding behaviors of parasitoids on hosts and implications for biological control. Acta Entomologica Sinica. 52(4): 424 – 433.
82. Silva, C.C.; Laumann, R.A.; Blassioli, M.C.; Pareja, M.; Borges, M. 2008. *Euschistus heros* mass rearing technique for the multiplication of *Telenomus podisi*. Pesquisa Agropecuaria Brasileira. 43 (5): 575 – 580.
83. Smith, J.F.; Luttrell, R.G.; Greene, J.K. 2009. Seasonal abundance, species composition, and population dynamics of stink bugs in production fields of early and late soybean in South Arkansas. Journal of Economic Entomology 102(1): 229-236.

84. Sosa – Gómez, D.R.; Boucias, D.G.; Nation, J.L. 1997. Attachment of *Metarhizium anisopliae* to the southern green stink bug *Nezara viridula* cuticle and fungistatic effect of cuticular lipids and aldehydes. *Journal of Invertebrate Pathology*. 69: 31 – 39.
85. _____; Moscardi, F. 1998. Laboratory and field studies on the infection of stink bugs, *Nezara viridula*, *Piezodorus guildinii*, and *Euschistus heros* (Hemiptera: Pentatomidae) with *Metarhizium anisopliae* and *Beauveria bassiana* in Brazil. *Journal of Invertebrate Pathology*. 71 (2): 115 – 120.
86. Sousa, J.; Spence, J. 2000. Effects of mating status and parasitoid density on superparasitism and offspring fitness in *Tiphodytes gerriphagus* (Hymenoptera: Scelionidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 93(3):548-553.
87. _____; _____. 2001. Host age and parasitism by *Tiphodytes gerriphagus* (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of water striders (Heteroptera: Gerridae). *Annals of the Entomological Society of America*. 94(5): 681 – 685.
88. Starý, P. 1988. Natural enemies. Parasites. In: Minks, A.K.; Herrewijn, P. eds. *Aphidiidae; world crop pests. Aphids; their biology natural enemies and control*. Amsterdam, Elsevier. pp.171 – 184 (Volume 2B).
89. Strand, M.R.; Vinson, S.B. 1983. Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Environmental Entomology*. 12: 1114 – 1119.
90. Sujii, E.R.; Costa, M.L.M.; Pires, C.S.S.; Colazza, S.; Borges, M. 2002. Inter and intra-guild interactions in egg parasitoid species of the soybean stink bug complex. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*. 37 (11): 1541- 1549.

91. Tindall, K.V.; Fothergill, K. 2011. First records of *Piezodorus guildinii* in Missouri. South Western Entomologist Scientific Note. 36 (2): 203 – 205.
92. Todd, J.W.; Turnipseed, S.G. 1974. Effects of southern green stink bug damage on yield and quality of soybeans. Journal of Economic Entomology. 67(3): 421 -426.
93. Torres, J.G.; Pratissoli, D.; Zanucio, J.C. 1997. Exigências térmicas e potencial de desenvolvimento dos parasitoides *Telenomus podisi* Ashmead e *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) em ovos do percevejo predador *Podisus nigrispinus* (Dallas). Anais da Sociedade Entomológica do Brasil. 26 (3): 445 – 453.
94. Venzon, M. J. G.; Ripposati, J. A. M.; Ferreira, J.A.M.; Virissimo, J. H. 1999. Controle biológico de percevejos-da- soja no Triângulo Mineiro. Ciência e Agrotecnologia. 23(1):70-78.
95. Villas-Bôas, G.L.; Gazzoni, D.L.; Oliveira, M.C.N.; Pereira, N.P.; Roessing, A.C.; Franca Neto, J.B.; Henning, A. 1990. Efeito de diferentes populações de percevejos sobre o rendimento e seus componentes, características agrônômicas e qualidade de sementes de soja. Londrina, Embrapa-CNP So. v. 1, 43 p.
96. Yeargan, K. V. 1979. Parasitism and predation of stink bug eggs in soybean and alfalfa fields. Environmental Entomology. 8: 715-719.
97. _____. 1982. Reproductive capability and longevity of the parasitic wasp *Telenomus podisi* and *Trissolcus euschisti*. Annals of Entomology Society of America. 75: 181 – 183.

9. ANEXOS

Anexo 1. Efecto de la interacción sexo - actividad de cópula en la longevidad de *T. podisi*.

Type III Tests of Fixed Effects				
Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
Sexo	1	169	0.12	0.7300
Virginidad	1	169	8.07	0.0051
Sexo*Virginidad	1	169	5.48	0.0204
Postura (Sexo*Virginidad)	2	169	1.74	0.1795

The Sas System

Anexo 2. Proporción de huevos parasitados en función de la edad en que la hembra de *T. podisi* comienza a parasitar.

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1						
Obs	edad	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	3	0.1656	0.09357	0.5413	0.02323	A
2	5	0.1133	0.07632	0.5283	0.01902	A
3	1	-0.5542	0.09226	0.3649	0.02138	B
4	10	-0.8775	0.09180	0.2937	0.01904	B

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Anexo 3. Proporción de hembras en la progenie de *T. podisi* en función de la edad en que la hembra comienza a parasitar.

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	edad	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	3	-0.1044	0.09338	0.4739	0.02328	A
2	5	-0.1658	0.07646	0.4586	0.01898	A
3	1	-0.7925	0.09589	0.3116	0.02057	B
4	10	-1.0801	0.09162	0.2535	0.01819	B

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Anexo 4. Razón sexual en la progenie de *T. podisi* en función de la edad en que la hembra comienza a parasitar.

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	edad	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	3	-1.7668	0.2082	0.1459	0.02596	A
2	5	-1.9505	0.1920	0.1245	0.02092	A
3	1	-1.8845	0.1549	0.1319	0.01773	A
4	10	-1.8412	0.2244	0.1369	0.02652	A

The GLIMMIX Procedure

Anexo 5. Proporción de parasitoides de *T. podisi* según efecto del número de hembras en el recipiente de parasitación.

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	Trat	Dia	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	15	-	1.7744	0.3866	0.8550	0.04793	A
2	10	-	1.1030	0.2994	0.7508	0.05602	A
3	5	-	-0.1846	0.2099	0.4540	0.05202	B

Anexo 6. Proporción de ninfas de *P. guildinii* en función del método y tiempo de exposición en la inviabilización del embrión del hospedero.

Effect =edad Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	Trat	Dia	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	UV	-	-5.8273	29.5424	0.002937	0.08652	A
2	F	-	-19.5380	97.9418	3.27E-9	3.204E-7	A

Effect=TIEMPO Method=Tukey-Kramer(P<0.05) Set=2

Obs	Trat	Tiempo	Estimate	Standad Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
3		0.5	-8.8676	46.6902	0.000141	0.006576	A
4		1	-9.8128	46.6904	0.000055	0.002556	B
5		12	-10.8011	46.6908	0.000020	0.000951	C
6		3	-10.8535	46.6908	0.000019	0.000903	C
7		2	-23.0783	154.91	9.49E-11	1.47E-8	ABC

Anexo 7. Efecto de tratamiento de inviabilización, tiempo y la interacción tratamiento por tiempo sobre la progenie de *T. podisi*.

Type III Tests of Fixed Effects				
Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
TRAT	1	328	9.63	0.0021
TIEMPO	4	328	82.27	<.0001
TRAT*TIEMPO	4	328	22.35	<.0001

Anexo 8. Proporción de parasitoides en la progenie de *T. podisi* según tipo de inviabilización.

Effect =Trat Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	Trat	Tiempo	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	UV	-	-0.1037	0.04115	0.4741	0.01026	A
2	F	-	-0.2855	0.04169	0.4291	0.01021	B

Anexo 9. Razón sexual de la descendencia de *T. podisi* en función del método y tiempo de exposición.

Effect =Trat Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	Trat	Tiempo	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	UV	-	-0.8779	0.06609	0.2936	0.01371	A
2	F	-	-1.0152	0.07390	0.2660	0.01443	A

Effect =Tiempo Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=2

Obs	Trat	Tiempo	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
3		2	-0.3197	0.08085	0.4207	0.01970	A
4		0.5	-0.6151	0.1363	0.3509	0.03105	AB
5		1	-1.0493	0.1240	0.2594	0.02381	BC
6		3	-1.2461	0.08837	0.2234	0.01533	C
7		12	-1.5025	0.1146	0.1820	0.01707	C

Anexo 10. Proporción de huevos abortados de *P. guildinii* según método de inviabilización.

Effect =Trat Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	Trat	Tiempo	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
1	F	-	0.2855	0.04169	0.5709	0.01021	A
2	UV	-	-0.08189	0.03970	0.4795	0.009907	B

Anexo 11. Proporción de huevos abortados de *P. guildinii* según tiempo de exposición de inviabilización.

Effect =Trat Method=Tukey-Kramer (P<0.05) Set=1

Obs	Trat	Tiempo	Estimate	Standard Error	Mean	Standard Error of Mean	Letter Group
3		0.5	0.6031	0.07158	0.6464	0.01636	A
4		1	0.4584	0.06636	0.6126	0.01575	AB
5		12	0.3337	0.05738	0.5827	0.01395	B
6		3	-0.1460	0.05412	0.4636	0.01346	C
7		2	-0.7402	0.07046	0.3230	0.01541	D