

Encapsulación de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) por su hospedero, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae)

Dorys T Chirinos*, Francis Geraud-Pouey y Leopoldo Caltagirone**

*Programa de Manejo Integrado de Plagas (MIP) en Frutales y Hortalizas, Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, La Universidad del Zulia.
Telf: 0261- 7597113. e-mail: dtchirinos@gmail.com, fgeraudp@gmail.com.

** Profesor Emérito de University of California, Berkeley, e-mail: lcbiocon@uclink.berkeley.edu.

Resumen

CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, CALTAGIRONE L. 2006. Encapsulación de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) por su hospedero, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae). ENTOMOTROPICA 21(2): 91-103.

Durante marzo – diciembre 2002 fue evaluada la encapsulación de huevos de *Metaphycus* sp., por *Capulinia* sp., sobre *Psidium guajava*, en colonias de laboratorio y poblaciones de campo en dos localidades de la cuenca del Lago de Maracaibo. En el laboratorio y Sur del Lago, las colonias del hospedero fueron iniciadas mediante infestaciones artificiales con huevos y en Mara se evaluaron infestaciones naturales. Se estimó el % de huevos y larvas encapsulados (%HLE) del total puestos y el % de eficiencia de encapsulación (%EE). Además, en el laboratorio fueron expuestas a *Metaphycus* seis edades uniformes de *Capulinia* (N2 joven, N2 avanzadas, hembras adultas de 1-5, 6-10, 11-15, 16-20 días de la muda). Por zonas, el %HLE fue 19,79 y 12,81 y el %EE de 15,77 y 8,77, para Mara y Sur del Lago, respectivamente. El %HLE aumentó con la edad del hospedero (14,29-24,44%), pero el %EE varió menos (14,29-17,39%). Los resultados sugieren que cuando hay generaciones superpuestas del hospedero (infestaciones naturales) tanto la encapsulación (%HE) como su interferencia con el control natural (%EE), tienden a ser menores comparado con generaciones más uniformes (inoculaciones artificiales de huevos). Aunque la encapsulación es mayor en las edades del hospedero preferidas para ser atacadas por el parasitoide (hembras adultas 1-20 días), la preferencia por estas edades podría compensar la interferencia al efecto regulador de poblaciones, debido a encapsulación.

Palabras clave adicionales: Coccoidea, control biológico, mota blanca.

Abstract

CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, CALTAGIRONE L. 2006. Encapsulation of *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) by its host, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae). ENTOMOTROPICA 21(1): 91-103.

Encapsulation of *Metaphycus* sp. eggs by its host, *Capulinia* sp. was assessed during March-December 2002 on laboratory colonies at Maracaibo and field populations at two localities of Maracaibo lake basin, on *Psidium guajava*. In the laboratory and southern lake zone host colonies were artificially initiated by egg inoculations, while natural infestations were evaluated at the north west. Percentage of encapsulated eggs (%EEg) out of total laid and percentage of encapsulation efficiency (%EEf) were estimated. Additionally, *Capulinia* individuals of six ages (young N2, advanced N2, adult females of 1-5, 6-10, 11-15, 16-20 days from molting) were separately exposed to *Metaphycus* in the laboratory. By localities %EEg was 19.79 and 12.81 and %EEf 15.77 and 8.77, at the southern lake zone and the north west zone, respectively. The %EEg increased with host age (14.29-24.44%), but %EEf varied less (14.29-17.39%). The results suggest that when host generations overlap (natural infestations) encapsulation (%EEg) and its interference with natural control (%EEf) are lower compared to more uniform generations (artificial egg inoculations). Although encapsulation is greater in preferred host ages for parasitoid attack (adult females 1-20 days) the preference for this ages could overwhelmingly compensate for the interference with the population regulation due to encapsulation.

Additional key words: biological control, Coccoidea, cottony scale

Introducción

Dentro de la relación hospedero-parasitoide pueden presentarse diferentes mecanismos activos o pasivos, utilizados por el primero para defenderse contra el ataque del segundo (Askew 1971). Entre los pasivos destaca la encapsulación seguida de melanización (Askew 1971; Blumberg 1993; Gordh et al. 1999; Carton et al. 2002). En la encapsulación, las células sanguíneas (hemocitos) del hospedero se adhieren a la superficie del huevo o la larva del parasitoide, formando una cápsula multicelular la cual interfiere con el desarrollo de éstos (Askew 1971; Blumberg et al. 1993 citando a Salt 1970; Nappi 1975; Ratcliffe 1982; Gotz y Boman 1985).

La encapsulación como inmunidad o defensa de los insectos hospederos al ataque de parasitoides ha sido ampliamente revisada, así como los mecanismos que han desarrollado los parasitoides para vencer tales defensas (Messenger y van den Bosch 1971 citando a Salt 1963 y 1968). Dentro de esto último, incluso existen parasitoides que en simbiosis con virus (Lovallo et al. 2002; Renault et al. 2002) o conteniendo proteínas venenosas en su oviscapto (Parkinson et al. 2002) pueden disminuir la encapsulación de huevos mejorando el desarrollo del mismo. Algunos parasitoides pueden atacar biotipos del hospedero sin inducir esta respuesta inmune, mientras que otros, llamados “razas no adaptadas” sí pueden inducirla (Messenger y van den Bosch 1971; Carton et al. 2002). En algunos casos, la respuesta es severa y el hospedero es protegido del mortal parasitismo, limitando el uso de ese parasitoide para el control biológico de esa raza del hospedero a la cual no está adaptada (Messenger y van den Bosch 1971). Además, tales respuestas sugieren que posiblemente el parasitoide no haya evolucionado con ese hospedero; sin embargo, la respuesta inmune puede cambiar gradualmente con el tiempo, a través de la selección natural, adaptándose el parasitoide y pudiendo atacar exitosamente la especie hospedera (Messenger y van den Bosch 1971).

La encapsulación de huevos de *Metaphycus* sp. por *Capulinia* sp., fue detectada durante observaciones preliminares acerca de la biología de este parasitoide, a comienzos del año 2002. Colonias de *Capulinia* sp. expuestas a hembras del parasitoide en el laboratorio, fueron observadas al estereomicroscopio a partir de los tres días posteriores a la exposición.

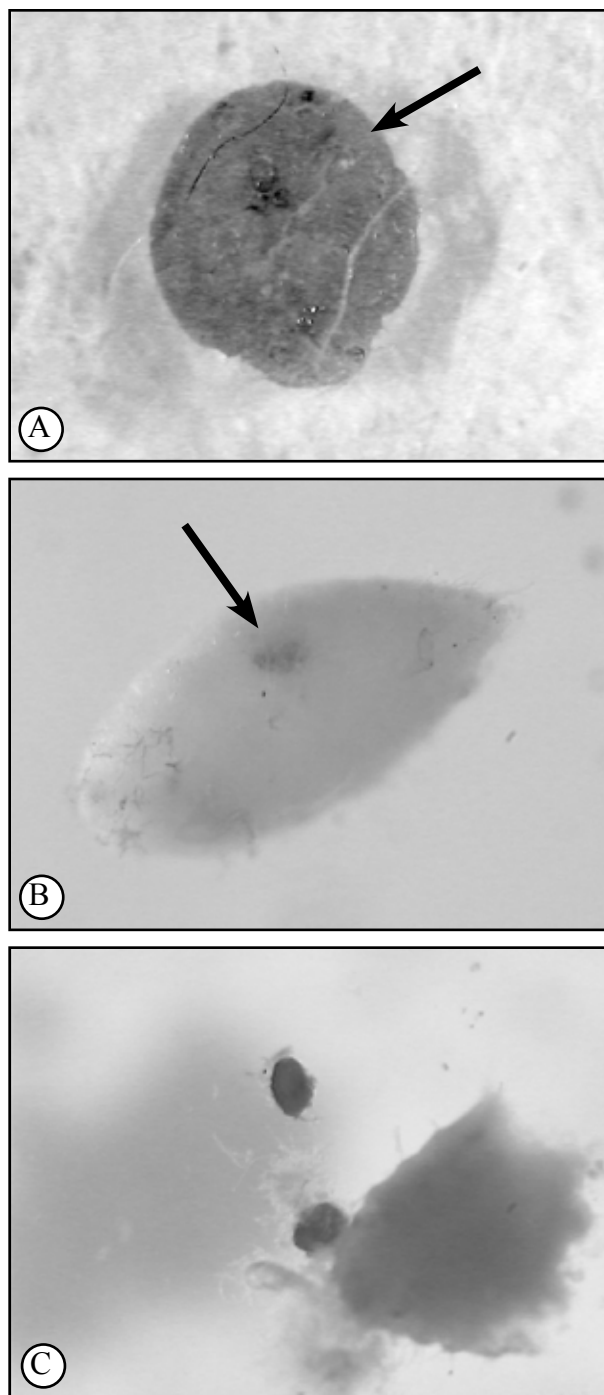


Figura 1. Encapsulación de huevos de *Metaphycus* sp. por *Capulinia* sp. A y B: *Capulinia* sp. con puntos marrones señalados con las flechas, C: *Capulinia* sp. disecada exponiendo los huevos encapsulados de *Metaphycus* sp.

A través del integumento de algunas hembras del insecto hospedero, se observaron puntos de color marrón oscuro (Figura 1A y B), los cuales al ser disecados coincidieron con huevos del parasitoide

encapsulados (Figura 1C). Tal como ha sido referido para otras especies de *Metaphycus* que son encapsuladas por escamas blandas (Hemiptera: Coccidae), las cápsulas marrones oscuras pueden ser fácilmente observadas a través del integumento y disecadas bajo el estereomicroscopio, ya que son retenidas en el cuerpo del hospedero durante toda su vida (Blumberg 1991; Blumberg et al. 1993).

Varios investigadores señalan que la encapsulación podría afectar adversamente el grado de control biológico ejercido por esos parasitoides, reduciendo así su eficiencia en la regulación de poblaciones de sus hospederos (van de Bosch 1964; Blumberg 1977; Blumberg y DeBach 1979, 1981; Blumberg et al. 1993, 1996; Blumberg 1997). Dentro de este contexto, el principal objetivo del presente trabajo de laboratorio y campo, fue observar y evaluar la incidencia de la encapsulación de huevos y larvas de *Metaphycus* sp., por su hospedero, *Capulinia* sp., así como estimar la eficiencia de este mecanismo de defensa para escapar del parasitismo.

Materiales y Métodos

Durante el período marzo–noviembre 2002, se llevaron a cabo estudios de laboratorio y campo para determinar la incidencia de encapsulación de *Metaphycus* sp. por su hospedero, *Capulinia* sp. Ello se inició apenas detectado ese fenómeno. Una parte del estudio fue conducido en el laboratorio, Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, La Universidad del Zulia, en Maracaibo, Venezuela. La otra, fue realizada bajo condiciones de campo en el municipio Mara, estado Zulia y en el municipio Obispo Ramos de Lora, estado Mérida.

Estudios de laboratorio.

En el laboratorio fueron realizados dos experimentos, uno de éstos, evaluó la encapsulación del parasitoide en colonias de *Capulinia* sp., cuyos individuos de generaciones superpuestas provenían de huevos con amplitud de tiempo de oviposición de uno a ocho días. Este estudio se realizó con la finalidad de observar los porcentajes de encapsulación que pueden presentarse dentro de una población lo más cercano posible a las condiciones naturales de campo. El otro experimento, se realizó con cohortes del hospedero provenientes de huevos colocados dentro

en un período de 24 horas. Este último tuvo como fin evaluar el efecto de la edad del hospedero en la eficiencia de encapsulación. La metodología seguida para la obtención de especímenes experimentales, así como los diferentes estudios se describe a continuación.

Plantas experimentales de guayabo. En líneas generales, el cultivo de las plantas y el mantenimiento de colonias del insecto fitófago, siguieron la misma metodología utilizada en anteriores investigaciones (Chirinos 2000; Geraud-Pouey et al. 2001b; Chirinos et al. 2003). Semillas de guayaba, Criolla Roja provenientes de frutos cosechados en el campo, fueron germinadas en bandejas de polietileno de 52 x 11 cm (largo x ancho), con 200 espacios (1 planta/espacio), utilizando turba de musgo como sustrato. La germinación ocurría de 15 a 21 días después de la siembra y a los 20 días de la germinación, las plantas fueron transplantadas a vasos plásticos (250 cc), conteniendo mezcla de suelo (dos partes de arena limosa y una parte de materia orgánica vegetal). Al cabo de 60 días, se transfirieron a bolsas de polietileno de 1,5 kg de capacidad, conteniendo la misma mezcla de suelo y fueron dejadas al aire libre. Semanalmente se regaron con una solución nutritiva (Solub, NPK 20-20-20 más microelementos) a concentración de 2 g/l de fertilizante de alta solubilidad. Las plantas fueron utilizadas seis meses después de la germinación. En el caso de plantas de mantenimiento de colonias, se dejaron en las bolsas de polietileno sin mayores modificaciones.

Cuando la base del tallo había alcanzado aproximadamente 1 cm de grosor, las plantas para fines experimentales, fueron individualmente transferidas a envases plásticos de 10,5 x 9 cm (altura x diámetro) y capacidad aproximada de 0,5 kg de suelo. Cada envase tenía tapa enroscada, la cual se colocó con el fin de evitar pérdida de suelo, al trabajarlas en posición horizontal durante las observaciones al estereoscopio. Dicha tapa tenía un agujero central (1,2 cm de diámetro) donde se alojaba la base del tallo de la planta, la cual fue introducida a través de una abertura radial hecha hasta el borde externo de la misma. La tapa tenía cuatro orificios equidistantes cerca del borde, de 0,5 cm de diámetro para regar la planta. El borde inferior de la pared del envase también tenía cuatro orificios equidistantes del mismo diámetro, para drenar el exceso de agua

de riego. Previo al trasplante, la raíz de fijación era podada, dejando un tallo recto de aproximadamente 25 a 30 cm de altura con dos a cuatro hojas funcionales en el tope. Posterior al trasplante, las plantas fueron mantenidas por dos semanas en recuperación antes de ser utilizadas en los experimentos.

Colonias de *Capulinia* sp. Con el fin de disponer de huevos e individuos de *Capulinia* sp. como hospedero de *Metaphycus* sp., colonias de este insecto fueron mantenidas sobre plantas de seis meses de edad. Las plantas llevadas al laboratorio, fueron infestadas con unas 10 masas de huevos (aproximadamente 150 individuos/masa) de *Capulinia* sp. Una vez infestadas se colocaron dentro de jaulas cilíndricas de 81 X 48 cm (altura x diámetro), consistentes en una estructura de cinco barras de hierro de 0,3 cm de diámetro, equidistante y perpendicularmente soldadas en sus extremos a dos aros, las cuales eran cubiertas con tela de organza. Allí se esperaban unos 30 días, tiempo requerido para el desarrollo de colonias de *Capulinia* sp. Una vez obtenidas las colonias, las mismas podían ser utilizadas para obtener huevos e infestar nuevas plantas, bien sea para sustituir colonias, para infestar plantas en potes plásticos para experimentos o para cortar ramas infestadas que serían utilizadas para colonias o experimentos con el parasitoide.

Colonias del parasitoide. Los parasitoides utilizados en los experimentos fueron en su mayoría traídos del campo, de colecciones realizadas semanalmente en la finca La Coruba, ubicada en el sector Playa Bonita, municipio Mara, estado Zulia y de visitas quincenales a la zona Sur del Lago de Maracaibo. No obstante, como complemento, fueron establecidas colonias en el laboratorio. Para ello, los individuos de *Capulinia* sp. parasitados traídos del campo se separaron y se colocaron en cápsulas transparentes de gelatina hasta la emergencia de adultos de parasitoides. Una vez emergidos, fueron sexados y alimentados con miel de abeja diluida en agua destilada (1:1 v/v), en un vial de vidrio de 4,5 X 1,3 cm (altura x diámetro), para luego exponerlos a colonias de *Capulinia* sp., para que las parasitaran.

Cuando los adultos del parasitoide, estaban próximos a emerger, ramas de las plantas con colonias de laboratorio, conteniendo aproximadamente 50-100 individuos de *Capulinia* sp., fueron cortadas a un largo de 15-20 cm. Para mantener su turgencia, la base de la rama fue sumergida en un envase de

plástico de 5 X 3 cm (altura x diámetro) con agua. Un orificio de 3 cm de diámetro se perforó en el centro de lámina de poliuretano de 15 x 15 x 3 cm (largo x ancho x grosor). Cada envase con su rama infestada fue incrustado en el orificio de cada lámina y el conjunto fue colocado sobre otro envase de plástico 13 X 11 cm (altura x diámetro), el cual le servía de soporte. La rama era cubierta con una jaula cilíndrica de plástico transparente (sección de envase de gaseosa) de 2 l de capacidad y de 15 x 10 cm (altura x diámetro) con tope cerrado con organza. Dicha jaula tenía un orificio de 1,5 cm de diámetro en la mitad de su pared, por el cual a las ramas infestadas se le introducían 2-3 hembras previamente apareadas, desde el vial de vidrio. Las hembras adultas fueron alimentadas con puntos de miel de abeja diluida en agua destilada, colocados a lo largo de la rama y permanecían dentro de las jaulas hasta su muerte. Al cabo de 8-9 días, las ramas se revisaron para detectar individuos de *Capulinia* sp. parasitados, los cuales eran fácilmente identificables por la coloración marrón que desarrollaba el hospedero. Los individuos parasitados se colocaron en cápsulas de gelatina y allí se esperaba la emergencia de los parasitoides, los cuales se podían utilizar para continuar la colonia o para las observaciones biológicas del parasitoide.

Encapsulación en generaciones superpuestas del hospedero. Segmentos de ramas de guayabo de 20-25 cm de longitud, soportando individuos de *Capulinia* sp. de diferentes edades (ninfas de primer estadio hasta hembras adultas) fueron expuestas dentro de jaulas cilíndricas previamente descritas, a 2-3 hembras fertilizadas de *Metaphycus* sp., por 24 horas. Dos a tres días después de la exposición, todos los individuos de *Capulinia* sp. fueron separados de la rama y colocados individualmente en pozos de láminas de aglutinación de vidrio transparente con agua destilada. Allí fueron disecados bajo el estereomicroscopio con un aumento de 30-100X. Al disecarlos se observó si el individuo estaba parasitado, en cuyo caso se incluyó en alguna de las siguientes categorías: sin huevos ni larvas encapsulados, con todos los huevos más larvas encapsulados, con sólo algunos huevos más larvas encapsulados y aquellos donde el parasitoide venció la encapsulación rompiendo la cápsula (cápsulas rotas). Con base al total de individuos parasitados, se calcularon los respectivos porcentajes ((total de individuos en una categoría / total de individuos parasitados) x 100).

Este experimento fue repetido catorce veces en el tiempo, utilizando tres ramas por cada repetición.

Para estimar la relación entre huevos puestos e individuos emergidos por hospedero, dos cohortes de 100 individuos de *Capulinia* sp. fueron expuestas, cada una a 2-3 hembras de *Metaphycus* sp. por un período de 24 horas, posterior a lo cual todos los individuos fueron disecados, contando el número de huevos puestos en cada hospedero.

Encapsulación en edades uniformes del hospedero.

En este caso, se separaron seis edades uniformes (generaciones coetáneas) del hospedero, las cuales en estudios previamente realizados, resultaron preferidas para el ataque y parasitismo por adultas de *Metaphycus* sp. (Chirinos 2004): ninfas jóvenes de segundo estadio, tanto hembras como machos (uno a dos días de mudadas), ninfas hembras de segundo estadio avanzado (tres a cuatro días de muda), hembras adultas de 1-5, 6-10, 11-15, y 16-20 días de mudadas. Plantas sembradas en potes de plástico previamente descritos soportando 50-100 individuos de edad uniforme fueron individualmente expuestas durante 24 h a 2-3 hembras apareadas de *Metaphycus* sp. Tres días después se realizó la evaluación de la misma forma descrita para el ensayo anterior. El ensayo se repitió cuatro veces utilizando tres plantas por edad en cada repetición (4 repeticiones x 3 plantas / edad x 6 edades = 72 plantas).

El número de huevos más larvas encapsulados por hospedero, categorías en la que fueron separados los individuos parasitados, así como porcentaje de huevos más larvas encapsulados y eficiencia de encapsulación fueron comparados estadísticamente a través del Modelos Lineal General y la prueba de medias a través de los Mínimos Cuadrados ($P < 0,05$). Previamente, los números y porcentajes fueron transformados con la función arcoseno de $\sqrt{x+1}$ para ajustarlo a la distribución normal.

Adicionalmente se realizaron observaciones sobre dos cohortes de *Metaphycus* sp., una donde se detectó encapsulación y otra donde no fue observada. En ambos casos se estimó el tiempo de duración huevo-emergencia de adulto, con el fin de detectar si la encapsulación pudiera tener algún efecto sobre la duración del ciclo del parasitoide.

Estudios de campo.

Los trabajos de campo fueron realizados en dos localidades de la cuenca del lago de Maracaibo, una (finca La Coruba, sector Playa Bonita) en el municipio Mara al noroeste de estado Zulia y la otra (Finca Agromarsa, sector Guachizón) en el municipio Obispo Ramos de Lora, estado Mérida, en el Sur del Lago de Maracaibo. Las zonas corresponden a Bosque Seco Tropical y a Bosque Húmedo Tropical (Ewel y Madriz 1968), respectivamente. En ambas localidades, se dispusieron de lotes de observación con árboles de guayabo en producción (4-7 años de edad) libres de aplicaciones de insecticidas. Fueron evaluadas dos condiciones. En el primer lote (49 árboles, plantados a 7x 7 m en cuadrado), se trató de una infestación natural ocurrida en el campo y en el segundo (42, árboles, plantados a 7x 7 m en tresbolillo), fueron infestaciones iniciadas a través de inoculaciones artificiales con huevos de *Capulinia* sp., provenientes de la colonia de laboratorio.

En Mara, las infestaciones naturales de *Capulinia* sp. sobre guayabo fueron observadas en 24 muestreos (uno/semana) durante el periodo marzo – agosto 2002. En el caso del Sur del Lago, las evaluaciones de encapsulación fueron realizadas sobre las colonias de *Capulinia* sp. artificialmente inducidas para estudiar el efecto del parasitismo por *Metaphycus* sp. y otros enemigos naturales (Chirinos 2004). Las masas de huevos ($n = 150-250$, 1-8 días de edad) obtenidas en laboratorio, fueron colocadas en cápsulas de Petri y trasladadas a la zona en cavas portátiles (aproximadamente a 25°C). El 28 de junio fueron seleccionadas dos ramas periféricas (con 3-4 ramificaciones cada una de 80-90 cm de longitud total) en cada uno de los seis árboles. Cada rama fue asperjada con clorpirifós (0,1% de i.a.) para eliminar insectos e inmediatamente recubierta con una bolsa de organza (75 x 100 cm, largo x ancho) cuya abertura fue ajustadamente amarrada con un cordón en la base de la rama, para evitar nuevas colonizaciones por insectos. El 12 de julio fueron descubiertas para colocar 10 masas de huevos/rama y vueltas a cubrir, repitiendo la infestación dos veces más, tres y cinco semanas después de la primera infestación debido al poco desarrollo de las colonias. Fueron realizados un total de 11 muestreos (uno/semana) durante el período agosto – noviembre de 2002.

Para los muestreos en ambas localidades fueron cortados segmentos (20 - 30 cm de largo) terminales infestados de las ramas, los cuales separados en bolsas plásticas eran llevados al laboratorio, donde se procedía al conteo de los individuos parasitados. Para ello, a lo largo de la rama fueron contados los individuos visiblemente parasitados (con integumento marrón y lóculo(s) formado(s) y aquellos con puntos marrones observados a través del integumento. Estos últimos fueron disecados, para determinar el número de hospederos parasitados con todos los huevos más larvas encapsulados, con algunos huevos más larvas encapsulados y con cápsulas rotas (vencida la encapsulación por el parasitoide). No obstante, faltaba estimar la categoría de individuos parasitados sin huevos ni larvas encapsulados y corregir aquellos con algunos huevos más larvas encapsulados y con cápsulas rotas, para así completar las categorías contadas en los estudios de laboratorio. Los individuos visiblemente parasitados, por la coloración marrón, no permiten observar si hubo encapsulación de huevos. Observaciones hechas en el laboratorio muestran que en hospederos parasitados con el integumento todavía amarillo las cápsulas son observables, pero a medida que el proceso avanza y el integumento se torna marrón, las cápsulas no pueden ser diferenciadas. Por tanto, se calculó un factor de corrección, con base a los resultados obtenidos en los individuos disecados. Para ello, se sumaron las categorías contadas, (visiblemente parasitados, parasitados con todos los huevos más larvas encapsulados, con algunos huevos más larvas encapsulados y con cápsulas rotas), con base a lo cual se calculó el porcentaje inicial para cada categoría contada $[(\text{número de individuos parasitados en una categoría} / \text{total de individuos parasitados contados}) \times 100]$. Posteriormente, los porcentajes iniciales de individuos con algunos huevos encapsulados y con cápsulas rotas se sustrajeron del número de huevos visiblemente parasitados. La diferencia para los visiblemente parasitados se consideró como los parasitados sin huevos encapsulados.

Procedimientos comunes en ambos estudios.

Además de los cálculos ya señalados en cada uno de los estudios realizados, en todos los casos (laboratorio y campo), del total de huevos encontrados se determinó el porcentaje de larvas encapsuladas $[(\text{número de larvas encapsuladas} / (\text{huevos} + \text{larvas encapsuladas})) \times 100]$ así como el número de huevos

encapsulados por hospedero. En este último caso, para la estimación sólo fueron utilizados aquellos con todos los huevos encapsulados. Además, se calculó el porcentaje total de huevos más larvas encapsulados $[(\text{número de huevos más larvas encapsulados} / \text{total de huevos puestos}) \times 100]$, fórmula que fue utilizada por Blumberg (1991). A la categoría preestablecida con todos los huevos más larvas encapsulados del total, el mismo autor la denomina eficiencia de encapsulación refiriendo la fórmula: $[(\text{número de escamas con todos los huevos más larvas encapsulados} / \text{total de escamas parasitadas}) \times 100]$.

Resultados y Discusión

En huevos encapsulados, al principio se observó la agregación de pequeños corpúsculos achatados, aparentemente células sanguíneas, formando una capa transparente alrededor del huevo, la cual posteriormente se tornó de color ámbar y finalmente marrón. Sagarra et al. (2000) señalan que esto último coincide con la agregación de material melanizado, formando manchas oscuras que luego se distribuyen uniformemente en toda la superficie del huevo, lo que posteriormente lo cubre por completo.

Los cuadros 1 y 2 muestran el número de huevos más larvas encapsulados por individuos de *Capulinia* sp., el porcentaje de larvas dentro del total de individuos encapsulados así como el porcentaje de huevos más larvas encapsulados y la eficiencia de encapsulación por parte de *Capulinia* sp., para generaciones superpuestas y edades uniformes, respectivamente. En el caso de generaciones superpuestas (Cuadro 1), el número de huevos más larvas encapsulados por hospedero, para las diferentes condiciones evaluadas tuvo poca variación (amplitud: 1,4 - 1,51 huevos y larvas). Ello implica que el hospedero pudo encapsular, generalmente entre uno a dos huevos puestos. No obstante, en pocos casos extremos, encontramos hasta cinco huevos más larvas encapsulados por hospedero.

En el caso de edades uniformes, el número de huevos más larvas encapsulados difirió significativamente ($P < 0,05$) según la edad del hospedero (Cuadro 2). Las ninfas de segundo estadio jóvenes (machos y hembras) lograron encapsular un huevo o larva (el único puesto generalmente). Generalmente la hembra de *Metaphycus* sp. deposita un solo huevo

Cuadro 1. Número de huevos más larvas encapsulados (HLE) por hospedero, porcentaje de larvas encapsuladas (%LE), de huevos más larvas encapsulados (%HLE) de *Metaphycus* sp., así como eficiencia de encapsulación (%EE), de generaciones superpuestas *Capulinia* sp. en condiciones de laboratorio y campo. Período marzo–noviembre 2002.

Lugar	n	No. HLE / hospedero	% LE	n	%HLE	%EE
Laboratorio						
Infestaciones artificiales	15	1,40	8,04	484	17,02	15,95
Campo						
Infestaciones naturales (Mara)	73	1,51	1,94	1007	12,81	8,77
Infestaciones artificiales (Obispo Ramos de Lora)	136	1,41	6,72	1497	19,79	15,77

n = número de hospederos evaluados, de izquierda a derecha, el primer n, es para el No. HLE y %LE y el segundo para %HLE y %EE.

Cuadro 2. Número de huevos más larvas encapsulados (HLE) por hospedero, porcentaje de larvas (LE), de huevos más larvas encapsulados (%HLE) de *Metaphycus* sp., así como eficiencia de encapsulación (%EE), de diferentes edades de *Capulinia* sp., en el laboratorio. Período marzo–julio 2002.

Edad de las Escamas	n	No. HLE/ hospedero	% LE	n	%HLE	%EE
N2 (♀♂)joven	11	1,00 c	0,00 c	76	14,29 c	15,38 b
N2 ♀ avanzadas	11	1,25 bc	5,34 b	81	18,18 b	17,14 a
♀ 1-5 días	17	1,50 b	9,09 a	116	19,64 b	17,39 a
♀ 6-10 días	15	1,75 a	9,87 a	89	20,45 ab	15,15 b
♀ 11-15 días	9	1,83 a	9,37 a	55	22,73 a	15,67 b
♀ 16-20 días	8	1,62 ab	8,56 a	53	24,44 a	14,29 bc

Medias con la misma letra en las columnas no difieren significativamente ($P < 0,05$). Comparaciones de medias hechas por el método de los Mínimos Cuadrados. n = número de individuos evaluados, de izquierda a derecha, el primer n, es para el No. HLE y %LE y el segundo, para %HLE y %EE.

en ninfas de segundo estadio jóvenes (hembras y machos) (Chirinos 2004). Esta relación se mantiene hasta la salida de adultos del parasitoide. Cuando grupos de hospederos de edades uniformes fueron expuestos al parasitoide (Cuadro 2), el porcentaje de huevos más larvas encapsulados por hospedero aumentó en forma sostenida con la edad del mismo, pero la eficiencia de encapsulación tendió a aumentar con pico para hembras de 1-5 días para luego declinar (Figura 2, Cuadro 2).

En estudios previos de biología hemos observado que el número de parasitoides emergidos por hospedero, resultó de $2,25 \pm 0,95$ y $2,79 \pm 0,68$ en campo y laboratorio, respectivamente, para parasitismo gregario. Ello sugiere que el riesgo implícito en la encapsulación podría ser superado por el parasitoide al depositar mayor número de huevos por hospedero. De hecho, cuando se hizo disección, para la fase de

huevo del parasitoide se encontraron $3,67 \pm 1,90$ ($n = 46$) huevos por hospedero. Algunos autores señalan que el parasitoide puede responder a la encapsulación con algunas reacciones como superparasitismo para compensar la defensa del hospedero (Askew 1971; Gordh et al. 1999; Blumberg y BeDach 1981; Sagarra et al. 2000). No obstante, el superparasitismo representa el límite como estrategia, ya que concentrar progenie por hospedero, compromete la eficiencia reproductiva del parasitoide en término de adultos reproductivos logrados por hembra. De todos modos, el superparasitismo, podría interferir con la eficiencia del hospedero para encapsular huevos y larvas del parasitoide, como mecanismo de escape al parasitismo.

Para larvas encapsuladas, los porcentajes más altos, fueron detectados al exponer hospederos en edades uniformes (Cuadro 3), en aquellas edades



Figura 2. Promedio del porcentaje de huevos más larvas encapsulados de *Metaphycus* sp. y de la eficiencia de encapsulación para las diferentes edades de *Capulinia* sp., 1: Ninfas de segundo estadio jóvenes (hembras y machos), 2: ninfas de segundo estadio hembras avanzadas, 3: Hembras adultas de 1-5 días de muda, 4: Hembras adultas de 6-10 días de muda, 5: Hembras adultas de 10-15 días de muda, 6: Hembras adultas de 6-10 días de muda. Período marzo-julio 2002, bajo condiciones de laboratorio.

más avanzadas. En generaciones superpuestas provenientes de infestaciones artificiales de campo y laboratorio, los porcentajes oscilaron entre 7 y 8% aproximadamente, mientras que en generaciones superpuestas de campo provenientes de infestaciones naturales, las larvas encapsuladas no sobrepasaron el 2% (Cuadro 1). Generalmente, *Capulinia* sp. encapsuló larvas de *Metaphycus* sp. de primer estadio. No obstante, en unos pocos casos (< 5%) se observaron larvas de segundo estadio encapsuladas. Blumberg (1977) refiere que el detectar larvas encapsuladas, sugiere que la reacción de defensa del hospedero continúa después de la eclosión de los huevos del parasitoide, para prevenir el desarrollo de la larva.

Los primeros ensayos realizados en el laboratorio con generaciones superpuestas del hospedero (Figura 3), mostraron variación entre las diferentes repeticiones en el tiempo, encontrándose porcentajes de huevos más larvas encapsulados con amplitud de 2% a 40% aproximadamente. Igualmente al evaluar poblaciones en el campo, tanto naturales como artificiales también se detectó una amplia variación entre los diferentes muestreos (amplitud: 0-45% y 1-40% aproximadamente para Mara y Ramos de Lora, respectivamente) (Figura 4). Ello sugeriría que algún factor podría incidir en la variación

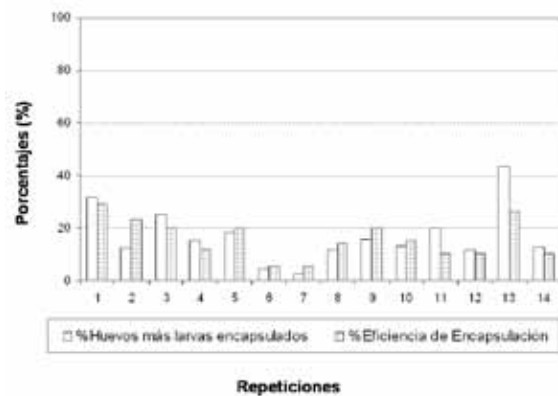


Figura 3. Porcentaje de huevos más larvas encapsulados de *Metaphycus* sp. del total de individuos parasitados y de la eficiencia de encapsulación de generaciones superpuestas de *Capulinia* sp., en las diferentes repeticiones de laboratorio. Período marzo-julio 2002

de encapsulación registrada. Ha sido referido en diferentes investigaciones, que la temperatura (Lynn y Vison 1977; Blumberg y DeBach 1981; van Driesche et al. 1986; Blumberg 1991, 1992), el estrés hídrico (Calatayud et al. 2002), la edad (van Den Bosch 1964; Blumberg 1977; Blumberg y DeBach 1981; van Driesche et al. 1986; Sagarra et al. 2000) y razas del hospedero (Messenger y van den Bosch 1971; Carton et al. 2002), entre otros, pueden influir en la variación de la encapsulación de parasitoides. El relativo corto período de evaluación (11 muestreos, uno/semana) no permitió inferir acerca de la incidencia de la temperatura en la encapsulación en Ramos de Lora, Sur del Lago de Maracaibo. En la zona de Mara se realizaron evaluaciones por mayor tiempo (24 evaluaciones, una por semana, período marzo-septiembre 2002). Aunque la temperatura no fue registrada, bajo esas condiciones, la época con mayor temperatura abarca los meses de mayo-agosto (Ewel y Madriz 1968). Dentro de esos meses, se observó concentración de altos porcentajes de huevos más larvas encapsulados. De hecho, los mayores picos de 44% y 34% de encapsulados fueron observados en los meses de junio y julio, respectivamente (Figura 4). Sin embargo, dentro de este período también fueron detectados bajos porcentajes (3-4%). Por ello, los datos no permiten apreciar claramente que las variaciones en encapsulación de *Metaphycus* sp. por *Capulinia* sp., estén directamente asociadas con los cambios

de temperatura ambiental. No obstante, cuando se ha observado cambios temperatura-dependiente en encapsulación de huevos de parasitoides de esta familia y/o género por algún Coccoidea hospedero, ha estado asociada con variaciones mucho más acentuadas, típicas de climas templados (Blumberg 1977, 1991, 1992).

En el laboratorio, aunque la temperatura no tuvo grandes variaciones (aproximadamente 26°C), el porcentaje de encapsulación sí mostró variación. La encapsulación constituyó una gran limitación para la cría en el laboratorio de *Metaphycus flavus*, no necesariamente asociado con altas temperaturas cuya variación resultó de 21-26°C (Reed et al. 1968). Sin descartar efecto de condiciones ambientales, se realizaron ensayos que evaluaron el efecto de la edad del hospedero sobre la encapsulación, tomando en cuenta el porcentaje de huevos más larvas encapsulados y la eficiencia de encapsulación. Tanto la Figura 2 como el Cuadro 2 muestran que al avanzar la edad del hospedero aumenta significativamente el porcentaje de encapsulados. Hembras de 16 a 20 días de mudadas mostraron la mayor reacción (Cuadro 2). Para la cochinilla rosada, *Maconellicoccus hirsutus*, la encapsulación de huevos de su parasitoide, *Anagyrus kamali*, está directamente relacionada con la proporción de hemocitos, la cual aumenta con la edad del hospedero (Sagarra et al. 2000). Así, en hembras adultas el sistema inmune está completamente maduro (Sagarra et al. 2000). En ensayos realizados sobre preferencia del hospedero (Chirinos 2004) se observó que *Metaphycus* sp., prefirió atacar y parasitar aquellos hospederos de mayor tamaño (hembras adultas) entre 5-15 días de edad.

Aunque una de las estrategias para evitar la encapsulación de huevos del parasitoide por el hospedero es oviponer en los estados que menos encapsula (Sagarra et al. 2000), pareciera una contradicción que aquellos estados de hospederos donde hay mayor encapsulación, sean los que *Metaphycus* sp., prefiere para colocar su progenie. Sin embargo, también hay que notar que con variaciones, a medida que la edad avanza, la eficiencia de encapsulación por parte del hospedero disminuye (Figura 2, Cuadro 2). Ninfas de segundo estadio jóvenes (tanto machos como hembras), probablemente no constituyen los mejores

hospederos porque invariablemente sólo resulta un parasitoide por hospedero y generalmente es macho (Chirinos 2004), mientras que a medida que la hembra avanza en edad, el número de parasitoides tiende a ser mayor con leve disminución en la última clase de edades evaluadas (hembras de 16-20 días) (Chirinos 2004). Hemos observado hasta 10 avispidas emergiendo de un hospedero. Si sólo se coloca un huevo y éste es encapsulado, no se aseguraría el éxito del parasitismo y por ende, la supervivencia de la progenie del parasitoide. Sagarra et al. (2000) refieren que el parasitar sólo hospederos pequeños para vencer la encapsulación no es una estrategia de evolución estable y podría conducir a la extinción de la especie del parasitoide. Mientras que si coloca más huevos, aunque el hospedero podría encapsular algunos, otros lograrían sobrevivir. La probabilidad que al menos un huevo de parasitoide sobreviva es alta cuando el hospedero contiene varios de ellos (Blumberg et al. 1990). Kraaijeveld et al. (2001) señalan que el superparasitismo representa un costo para aumentar el éxito del parasitoide, *Asobara tabida* (Hymenoptera: Braconidae) contra la resistencia del hospedero, *Drosophila* spp. (Diptera: Drosophilidae). En el Cuadro 3, también se observa que para las edades más avanzadas del hospedero, existe una clara y significativa tendencia al aumento de individuos parasitados con sólo algunos huevos más larvas encapsulados, logrando otros desarrollarse, lo cual añade al éxito del parasitismo.

También fue detectado en este estudio, tanto en campo como en laboratorio, un pequeño porcentaje (1-5%) de individuos del parasitoide que lograron romper las cápsulas (Cuadros 3 y 4) y desarrollarse normalmente. Ello implica que además de la estrategia de superparasitismo, el parasitoide también podría vencer la encapsulación, rompiendo las cápsulas. No obstante, a pesar de ser vencida la encapsulación por el parasitoide, el resultado puede tener efecto variable sobre este último. *Metaphycus alberti* puede vencer la encapsulación de *Coccus hesperidum* y desarrollarse normalmente (Stauffer 2003). Por el contrario, *M. stanleyi* al vencer la encapsulación de su hospedero, *Saeisetia coffeae* requiere un largo período para emerger de la cápsula y en consecuencia su ciclo se alarga (Blumberg 1977).

Poblaciones del hospedero con generaciones superpuestas, artificialmente inducidas, tanto en

Cuadro 3. Porcentajes (%) de individuos parasitados de *Capulinia* sp. por *Metaphycus* sp., sin huevos ni larvas encapsulados, conteniendo todos y algunos de los huevos más larvas encapsulados, así como cápsulas rotas por el parasitoide para las diferentes edades, en el laboratorio. Período marzo– julio 2002.

Edad de las escamas	n	% sin huevos ni larvas encapsulados	% con todos los huevos más larvas encapsulados	% con algunos huevos más larvas encapsulados	% con cápsulas rotas
N2 (♀♂)joven	76	84,62 a	15,38 b	0,00 d	0,00 d
N2 ♀avanzadas	81	71,68 a	17,14 a	6,56 c	4,92 a
♀1-5 días	116	72,41 b	17,39 a	8,16 ab	2,04 b
♀6-10 días	89	73,61 b	15,15 b	8,33 ab	1,39 c
♀11-15 días	55	71,43 b	15,67 b	10,71 b	1,79 b
♀16-20 días	53	67,53 c	14,29 bc	12,99 a	3,90 a

Medias con igual letra en las columnas no difieren significativamente ($P < 0,05$). Comparaciones de medias realizadas a través del método de los Mínimos Cuadrados. n = número de escamas parasitadas evaluadas.

Cuadro 4. Porcentajes de individuos parasitados de *Capulinia* sp. por *Metaphycus* sp., en generaciones superpuestas, sin huevos ni larvas encapsulados, conteniendo todos y algunos de los huevos más larvas encapsulados, así como cápsulas rotas por el parasitoide, en el laboratorio. Período marzo – noviembre 2002.

Lugar	n	% sin huevos encapsulados	% con todos los huevos más larvas encapsulados	% con algunos huevos más larvas encapsulados	% con cápsulas rotas
Laboratorio					
Infestaciones artificiales (IA)	484	78,56	15,95	3,09	2,40
Campo					
Infestaciones naturales (Mara)	1007	81,79	8,77	7,32	2,12
IA (Obispo Ramos de Lora)	1497	72,07	15,77	9,11	3,05

n = número de escamas parasitadas evaluadas.

campo como en laboratorio, presentaron mayores porcentajes de huevos más larvas encapsulados con respecto a las encontradas en poblaciones naturales (Cuadro 1). Los valores superiores encontrados bajo estas condiciones, probablemente estén asociados a la condición de infestación artificial o inducida. A pesar que son generaciones superpuestas y el parasitoide tiene la oportunidad de seleccionar su hospedero, de todos modos el ataque está restringido a lo que se encuentra disponible. Es posible que algún hospedero no le sea tan favorable para oviponer su progenie y esté forzado a colocarlo en individuos menos adecuados. En Ramos de Lora, la situación incluso podría resultar un poco más acentuada. A pesar que con el tiempo, la tendencia es a la estabilidad y a la superposición de poblaciones por los diferentes tiempos de postura, al principio,

las poblaciones evaluadas, tendían a ser algo más uniformes en edades por efecto de la infestación artificial.

Los menores porcentajes de encapsulación detectados en las infestaciones naturales de campo, sugieren que el parasitoide pudo tener mayor probabilidad de distribuir la oviposición en aquellos hospederos favorables. No obstante, algunas evaluaciones muestran porcentajes de huevos más larvas encapsulados que sobrepasan el 30 y hasta el 40% (Figura 4). También esto fue detectado en las otras condiciones evaluadas (Figuras 3 y 4). Si el análisis estuviese basado sólo en el porcentaje de huevos y larvas encapsulados, estos niveles de 30-40% de encapsulación podría ser considerado como altos. Algunos trabajos realizados sobre encapsulación de huevos por otras escamas, basan sus resultados en

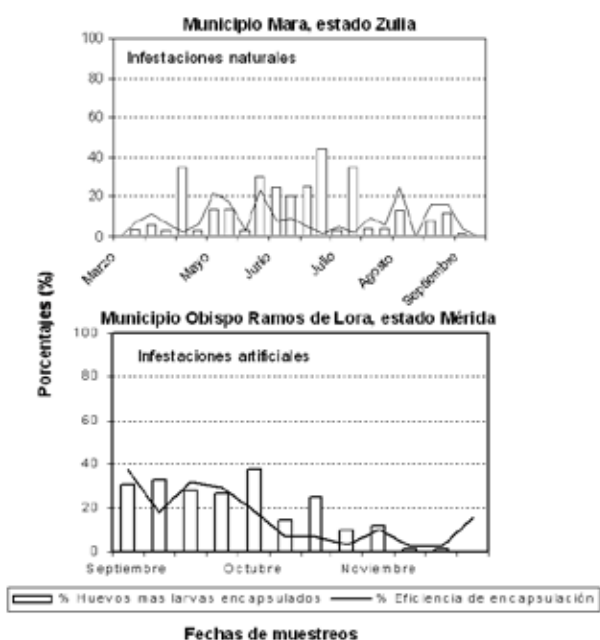


Figura 4. Porcentaje de huevos más larvas encapsulados de *Metaphycus* sp. del total de individuos parasitados y de la eficiencia de encapsulación de *Capulinia* sp., a lo largo de los muestreos para las dos infestaciones y zonas, bajo condiciones de campo. Período marzo-agosto 2002 para la zona de Mara y septiembre-noviembre 2002 para el municipio Obispo Ramos de Lora, Sur del Lago, Mérida.

porcentajes de huevos encapsulados y consideran como altos niveles aquellos donde se supera el 40% (Blumberg 1992; Sagarra et al. 2000).

No obstante, hay que tomar en cuenta que este parámetro considera todos aquellos huevos más larvas encapsulados, incluyendo los encontrados en hospederos, donde a pesar de la encapsulación de algunos individuos, otros pudieron desarrollarse normalmente. Por las razones anteriormente expuestas, el parámetro que habría que considerar es la eficiencia de encapsulación por parte de *Capulinia* sp. De hecho, algunos trabajos realizados sobre esta materia, consideran la eficiencia de encapsulación, como el parámetro que puede medir el efecto de esta reacción por parte del hospedero (Blumberg y DeBach 1981; Blumberg 1991; 1992; Blumberg et al. 1993). Esos trabajos refieren porcentajes de 17% como bajos y de 54% como altos.

En este caso, en las evaluaciones donde se detectaron porcentajes altos de huevos más larvas encapsulados (superiores a 30%), la eficiencia de encapsulación de la escama fue generalmente menor de 20%

Cuadro 5. Duración del ciclo biológico de *Metaphycus* sp. con (20% de huevos encapsulados) y sin huevos encapsulados realizada bajo condiciones de laboratorio ($T^{\circ} = 26,62^{\circ}\text{C}$). Período marzo – julio 2003.

Condición	Duración del desarrollo del parasitoide (días)	n
Sin encapsulación	12,88±0,60 a	95
Con encapsulación	12,80±1,08 a	116

Medias±desviación estándar. Medias con la misma letra no difieren significativamente ($P < 0,05$). Comparaciones de medias realizadas a través del método de los Mínimos Cuadrados. n = número de parasitoides evaluados en el laboratorio

(Figuras 3), lo que sugiere que aunque se detectó alto porcentaje de encapsulados, sólo parte de los hospederos pudieron prevenir por completo el desarrollo del parasitoide. *Anagyrus kamali* es capaz de superar la encapsulación de huevos por *Maconellicoccus hirsutus* a través de la combinación de dos estrategias: evitando la respuesta inmune del hospedero parasitando estadios jóvenes (L2 o L3) y saturando el sistema inmune de los hospederos más viejos a través del superparasitismo. Esto último asegura el desarrollo de al menos uno de los huevos dentro de los hospederos adultos (Sagarra et al. 2000). La encapsulación de huevos, como mecanismo de defensa trata de asegurar la supervivencia del hospedero, pero a su vez el parasitoide trata de vencer esa defensa, con el mismo fin. Es de presumir que esta interacción tienda a ajustarse a lo largo del proceso evolutivo, para que el parasitoide pueda disponer del hospedero de manera permanente y así persistir como especie.

En la relación hospedero-parasitoide pueden presentarse variantes evolutivas en relativamente corto plazo. Messenger y van den Bosch (1971) señalan tres casos clásicos que ilustran cambios relacionadas con encapsulación del parasitoide por su el hospedero. Uno de ellos es el de *Pristiphora erichsonii* (Hartig) (Hymenoptera: Tenthredinidae) y su parasitoide, *Mesoleius tenthredinis* Morley. Importado de Inglaterra a Manitoba (Canadá), durante 1910–1913, *M. tenthredinis* se estableció y fue efectivo hasta 1938. Así, de ser un hospedero susceptible al parasitismo, con el tiempo se volvió inmune debido a encapsulación de huevos. El segundo caso, es el *Drosophila melanogaster*

Meigen (Diptera: Drosophilidae) y su parasitoide *Pseudeucoila bochei* Weld (Hymenoptera: Eucilidae). Algunas razas de este díptero son parasitadas sin que haya reacción en el hospedero, mientras que otras encapsulan los huevos de *P. bochei* haciendo inefectivo el parasitismo en esas razas. El tercer caso, es un ejemplo de la adaptación de un parasitoide a una especie de hospedero diferente a aquella con la cual se supone evolucionó. *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) un endoparasitoide del gorgojo de la alfalfa, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae), fue introducido en 1933 a California, EEUU resultando relativamente efectivo. En 1949-1950, el gorgojo egipcio de la alfalfa, *H. brunneipennis* (Boheman), fue detectado en el sur de California. En 1953, Dietrick y van den Bosch publicaron el hallazgo de *B. curculionis*, parasitando *H. brunneipennis*. Disecciones de este hospedero mostraron una cierta inmunidad hacia el parasitoide por encapsulación (34-40%) (van den Bosch 1964), la cual fue significativamente reducida (5%), en término de 15 años (Salt y van den Bosch 1967). Así, el parasitoide de *H. postica* pobremente adaptado a *H. brunneipennis*, incrementó su adaptación a este último con el transcurrir del tiempo. Es posible que esto se facilitó porque el nuevo hospedero está cercanamente relacionado con el hospedero original.

La eficiencia de encapsulación de huevos de *Metaphycus* sp. por *Capulinia* sp. podría ser considerada baja. No obstante, dado que la relación entre ambas especies fue detectada recientemente (1996) y que las adaptaciones en los mecanismos de defensa y la lucha por la supervivencia entre parasitoide y hospedero es dinámica, cualquiera de estas variantes arriba señaladas podría ocurrir a lo largo de su relación evolutiva. Por lo tanto, este fenómeno debe ser evaluado a lo largo del tiempo junto con otros parámetros, tales como la parasitización efectiva de *Capulinia* sp. por *Metaphycus* sp., para estimar cómo evoluciona el efecto del segundo en la regulación de poblaciones del primero.

Agradecimientos

Al FONACIT por haber cofinanciado esta investigación a través de los proyectos No. S1-2001001109 y F-2001001119

Referencias

- ASKEW RR. 1971. Parasitic Insects. American Elsevier Publishing Company Inc. New York. 316 p.
- BLUMBERG D. 1977. Encapsulation of parasitoid eggs in soft scales (Homoptera: Coccidae). Ecol Entomol 2:185-187.
- BLUMBERG D. 1991. Seasonal variations in the encapsulation of eggs of the encyrtid parasitoid *Metaphycus stanleyi* by pyriform scale, *Protopulvinaria pyrifomis*. Entomol exp appl 58:231-237.
- BLUMBERG D. 1992. The resistance by encapsulation of the pyriform scales *Protopulvinaria pyrifomis* (Cockerell) to successful parasitization by encyrtid parasitoid *Metaphycus stanleyi* Compere. Proc Second World Avocado Congress. p. 268.
- BLUMBERG D. 1997. Parasitoid encapsulation as a defense mechanism in the Coccoidea (Homoptera) and its importance in the biological control. Biological Control. 8(3): 225-236.
- BLUMBERG D, DEBACH P. 1979. Development of *Habrolepis rouxi* Compere (Hymenoptera: Encyrtidae) in two armoured scale hosts (Homoptera: Diaspididae) and parasite egg encapsulation by California red scale. Ecol Entomol. 4: 299-306.
- BLUMBERG D, DEBACH P. 1981. Effects of temperature and host age upon the encapsulation of *Metaphycus stanleyi* and *Metaphycus helvolus* eggs by brown soft scale *Coccus hesperidum*. J Invertebr Pathology 37:73-79.
- BLUMBERG D, SWIRSKI E. 1977. Release and recovery of *Metaphycus* spp. (Hymenoptera: Encyrtidae) imported for the control of the Mediterranean black scale, *Saissetia oleae* (Oliver), in Israel. Phytoparasitica. 5(2): 115-118.
- BLUMBERG D, WISOKI M, HADAR D. 1993. Further studies of the encapsulation of eggs of *Metaphycus* sp. (Hym.: Encyrtidae) by pyriform scale, *Protopulvinaria pyrifomis* (Hom.: Coccidae). Entomophaga 38(1):7-13.
- BLUMBERG D, WYSOKI M, HADAR D. 1996. Parasitoid encapsulation as an obstacle for successful biological control of the pyriform scale, *Protopulvinaria pyrifomis*, in avocado. Abstracts of presentations on plant protection issues at the Third World Avocado Congress, Tel Aviv, Israel, octubre 22-27, 1995. Phytoparasitica 24(1): 72.
- BLUMBERG D, LUCK RF, FLANDERS SE, TERAN AL, DEBACH P. 1990. Differences in rates of parasitism between two strains of *Comperiella bifasciata* (Howard) parasitizing California red scale (Homoptera: Diaspididae): an adaptation to circumvent encapsulation. Ann Entomol Soc Am 83: 591-597.
- CALATAYUD PA, POLANIA MA, SELIGMANN CD, BELLOTTI AC. 2002. Influence of water-stressed cassava on *Phenacoccus herreni* and three associated parasitoids. Entomol exp Appl 102(2): 163-175.

- CARTON Y, FREY F, STANLEY DW, VASS E, NAPPI AJ. 2002. Dexamethasone inhibition of cellular immune response of *Drosophila melanogaster* against a parasitoid. J Parasitology. 88 (2): 405-407
- CHIRINOS DT. 2000. Biología de la mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering y su potencial de desarrollo de poblaciones sobre varias especies de *Psidium* [Tesis de Maestría]. Maracay. Universidad Central de Venezuela. Fac Agronomía. 67 p.
- CHIRINOS DT. 2004. Aspectos morfológicos y biológicos de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) y las implicaciones de éste y otros enemigos naturales en la regulación de poblaciones de *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae) sobre guayabo, *Psidium guajava* L. [Tesis Doctoral]. Maracay. Universidad Central de Venezuela. Fac Agronomía. 127 p.
- CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, ROMAY G. 2003. Duración del desarrollo y estadísticos poblacionales de *Capulinia* n sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) sobre varias especies de *Psidium*. Entomotropica 18 (1): 135-148.
- EWEL J, MADRIZ A. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Edit. Sucre. Caracas, Venezuela, 264 p.
- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, AGUIRRE R, BRAVO Y, QUINTERO JA. 2001a. Evaluación de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) como agente de control natural de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). Entomotropica 16(3):165-171.
- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, ROMAY G. 2001b. Efecto físico de las exfoliaciones de la corteza de del guayabo sobre *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). Entomotropica 16(1): 21-27.
- GORDH G, LEGNER EF, CALTAGIRONE L. 1999. Biology of Parasitic Hymenoptera. Cap 15. En: Hand Book of Biological Control. Edit Bellows T y Fisher. Academy Press, Estados Unidos. p: 355-381.
- HADAR D, WYSOKI M, ROSEN D, BLUMBERG D. 1996. Behavior of introduced parasitoids against the pyriform scale on avocado. Abstracts of presentations on plant protection issues at the Third World Avocado Congress, Tel Aviv, Israel, octubre 22-27, 1995. Phytoparasitica 24(1):71-72.
- KRAAIJEVELD AR, HUTCHESON KA, LIMENTANI EC. 2001. Cost of counter defenses to host resistance in the parasitoid of *Drosophila*. CAB Abstracts, ref. 33. Evolution 55(9): 1815-1821.
- LOVALLO N, McPHERON B, COX-FOSTER DL. 2002. Effects of the polydnavirus of *Cotesia congregata* on the immune system and development of non-habitual hosts of parasitoid. J Ins Entomol. 48(5): 517-526.
- LYNN DC, VISON SB. 1977. Effects of temperature, host age and hormones upon the encapsulation of *Cardiochiles nigriceps* eggs by *Heliothis* spp. J Invertebrate Pathology. 29: 50-55.
- MESSINGER PS, VAN DEN BOSCH R. 1971. The Adaptability of Introduced Biological Control Agents. Capítulo 3. En: Biological Control Huffaker CB (Edit.), Plenum Press, New York. p. 68-92.
- REED DK, HART WG, INGLE SJ. 1968. Laboratory rearing of brown soft scale and its hymenopterous parasites. Ann Entomol Soc Am 61(6): 1443-1446.
- RENAULT S, PETIT A, BENEDET F, BIGOT S, BIGOT Y. 2002. Effects of the *Diadromus pulchellus*, ascovirus, DpAV, on the hemocytic encapsulation response and capsula melanization of the leek moth pupa, *Acrolepiopsis assectella*. J Ins Physiol 48 (3): 297-302.
- SALT G, VAN DEN BOSCH R. 1967. The defense reactions of the three species of *Hypera* (Coleoptera: Curculionidae) to an ichneumon wasp. J Inv Pathol 9: 164-177.
- SAGARRA LA, PETERKIN DD, VINCENT C, STEWART RK. 2000. Immune response of the hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* Green (Homoptera: Pseudococcidae), to oviposición of the parasitoid *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). J Ins Physiol 46: 647-653.
- SAS INSTITUTE. SAS for Windows. ver. 6.12. Institute Inc. Cary N.C. 1989-1996.
- STAUFFER S. "*Metaphycus alberti* Hymenoptera: Encyrtidae" [en línea]. Biocontrol. Dirección URL: <<http://www.nysaes.cornell.edu>> [Consulta: 22 de abr. 2003].
- VAN DEN BOSCH R. 1964. Encapsulation of eggs of *Bathyplectes curculionis* (Thomson) (Hymenoptera: Ichneumonidae) in larvae of *Hypera brunneipennis* (Boheman) and *Hypera postica* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae). J Ins Pathol. 6: 343-367.
- VAN DRIESCHE RG, BELLOTTI A, HERRERA CJ, CASTILLO JA. 1986. Encapsulation rates of two encyrtid parasitoids by two *Phenacoccus* spp, of cassava mealybugs in Colombia. Entomol exp appl 42: 79-82.