

## INTERACCION ENTRE UN PARASITOIDE EXOTICO Y OTRO NATIVO DE *Anastrepha* spp. (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

Mario A. Miranda-Salcedo<sup>1</sup>, Martín Aluja-Schuneman<sup>2</sup>, Rogelio Macias-Ordoñez<sup>2</sup> y José Pablo Liedo-Fernández<sup>3</sup>. <sup>1</sup>Campo Experimental Valle de Apatzingán, <sup>2</sup>Instituto de Ecología A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec. <sup>3</sup>ECOSUR, Carretera Antigua Aeropuerto km 2.5, Tapachula Chis. E mail miranda.marioalberto@inifap.gob.mx

**RESUMEN:** Se realizaron una serie de experimentos de laboratorio y campo. Los estudios se efectuaron en 1997 y 1998 en Metapa de Domínguez, Chiapas en la planta de Moscamed. Las hembras de *Diachasmimorpha longicaudata* y *Doryctobracon crawfordi* compiten por el uso de recursos. En el caso de *D. longicaudata*, la competencia intraespecífica es más importante que la competencia interespecífica con *D. crawfordi*. En contraste, *D. crawfordi* es más afectado por la competencia con *D. longicaudata*, que por la competencia con coespecíficos. La superioridad competitiva de *D. longicaudata* se debe a su mayor fecundidad (66 huevos). Se concluye que existe competencia debido a que uno de los potenciales competidores reduce su adecuación y esta ocurre cuando los recursos son limitados.

Palabras clave: Parasitoides, *D. longicaudata*, *D. crawfordi*, *Anastrepha*.

### Interaction between exotic parasitoid and native parasitoid of *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae)

**ABSTRACT.** A series of laboratory and field experiment were undertaken. Studies were carried out in 1997 and 1998 in Metapa of Domínguez, Chiapas, Mexico at the Moscamed plant. The females of *D. longicaudata* and *D. crawfordi* will compete over the use of oviposition resources. In the case of *D. longicaudata*, intraspecific competition is more important than interspecific competition with *D. crawfordi*. In contrast, *D. crawfordi* is more affected by competition with *D. longicaudata* than by competition with conspecifics. The superior competitive ability of *D. longicaudata* was possibly due to its greater fecundity (66 eggs). It can be concluded that the assumptions of competition appear to be satisfied by the results of this study, since at least one of the potential competitors showed reduced fitness and presumed competition occurred when resources were limited.

Key words: Parasitoids, *D. longicaudata*, *D. crawfordi*, *Anastrepha*.

### Introducción

Las comunidades naturales están integradas por especies que coexisten e interactúan, a partir de este hecho, una especie puede causar un efecto positivo o negativo en la sobrevivencia, crecimiento o fecundidad de otra (Begon y Mortimer 1986). En el caso de la competencia cada especie tiene un efecto adverso sobre la otra (Holt y Lawton 1993), que puede expresarse por medio de agresiones directas o por explotación de recursos compartidos (Lawton y Hassell 1981). En parasitoides, la competencia puede ser extrínseca si ocurre entre adultos que forrajean en busca de hospederos, o intrínseca cuando se presenta entre estados inmaduros que se desarrollan en el mismo hospedero (Godfray 1994). En estudios sobre interacciones entre un hospedero y un parasitoide, las relaciones competitivas adquieren particular relevancia dentro del contexto del control biológico de plagas (Murdoch y Briggs 1996). En México existe un gremio de parasitoides nativos de moscas de la fruta que coexisten (Aluja 1999). Aunado a lo anterior, la introducción de parasitoides exóticos en América para el control de la mosca del Mediterráneo *C. capitata* (Wiedemann) y de moscas del género *Anastrepha* (Wharton 1989), provocó la formación de nuevas interacciones por el mismo recurso que las nativas (i.e., larvas de moscas de la fruta del género *Anastrepha*). Un ejemplo de esto, lo representan el parasitoide exótico *D. longicaudata* y el parasitoide nativo *D. crawfordi* (Sivinski *et al.*, 1997). La posible interacción competitiva entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* se basa en el hecho de que ambas especies pueden presentarse sobre larvas de

la misma especie de *Anastrepha*, además de coincidir en las mismas especies de frutales. Tanto *D. longicaudata* como *D. crawfordi* son candidatos a ser utilizados en programas de control biológico por aumento (Aluja 1999), en dichos programas se debe valorar la posible competencia entre los parasitoides seleccionados, debido a una posible influencia sobre su efectividad dentro de esta estrategia de manejo (Mills 2000). Por lo anterior, se consideró evaluar la capacidad de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* para discriminar hospederos parasitados por coespecíficos y por la otra especie. También se estudió el efecto ejercido por las interacciones interespecíficas sobre el parasitismo cuando las hembras de ambas especies se encuentran sobre la misma unidad de oviposición. Dada las características de oviposición de las hembras de estas dos especies se supone que las hembras de *D. longicaudata* tenderán a desplazar a las hembras de *D. crawfordi* cuando coincidan sobre las mismas unidades de oviposición.

### Materiales y Método

Los estudios sobre interacciones competitivas y ecología de ambas especies se realizaron en Metapa de Domínguez, Chiapas, en los laboratorios del programa Moscafrut (SAGARPA-IICA) durante 1997 y 1998. Los experimentos se mantuvieron en condiciones de  $24^{\circ} \pm 2^{\circ}$  C, 60 a 80% y un fotoperiodo de 12:12. La temperatura y humedad relativa se registraron con un higrotermógrafo (Oakton Modelo 08369-70 Cole-Parmer, Chicago, Illinois, USA). Se usaron hembras de cinco a diez días de edad y con experiencia previa de oviposición en unidades de oviposición de caja Petri. Los parasitoides se colocaron dentro de jaulas tipo Hawaii de 27x27x27 cm, fueron alimentados con miel de abeja que se impregnó en las paredes de la jaula. El agua se proporcionó en frascos con mechero de algodón de 10 cm alto por 4 cm de diámetro. Como hospedero se usaron larvas de *A. ludens* (Loew) de ocho días de edad, que se expusieron al parasitismo de los adultos en una unidad de oviposición. La unidad consistió de una tapa de caja Petri de 10 cm diámetro por 1.5 cm de profundidad rellena de dieta fresca y número variable de larvas (unidad tipo caja Petri). Con el objeto de evaluar el efecto de las interacciones entre hembras residentes e invasoras, tanto intraespecíficas como interespecíficas, se colocaron 40 hembras por jaula. En cada jaula se colocó una unidad de oviposición (tipo caja Petri) con 200 larvas. Se observó la interacción entre parejas de hembras y se registró el ganador (la hembra que ovipositó en la unidad). Para esto se utilizó la técnica de muestreo focal (Martin y Bateson 1993). Se escogió una hembra residente que estaba ovipositando en la unidad y se designó hembra invasora aquella que se aproximó a la unidad de oviposición. De cada evento se registró el ganador (la hembra que permaneció en la unidad de oviposición y ovipositó exitosamente). Si ambas ovipositaron en el mismo parche y al mismo tiempo, el evento se registró como un empate. Se evaluó el éxito del residente, del invasor o el empate. Se efectuaron 50 réplicas (parejas focales por tratamiento). Finalmente, con el fin de determinar si existen interacciones competitivas entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferentes proporciones relativas de cada especie, se efectuaron dos experimentos en los que varió la densidad de hembras por jaula. En el primero se colocaron 20 hembras por jaula y se evaluaron los siguientes tratamientos:

- 1) 20 hembras *D. longicaudata* -- 0 hembras *D. crawfordi*
- 2) 15 hembras *D. longicaudata* -- 5 hembras *D. crawfordi*
- 3) 10 hembras *D. longicaudata* -- 10 hembras *D. crawfordi*
- 4) 5 hembras *D. longicaudata* -- 15 hembras *D. crawfordi*
- 5) 0 hembras *D. longicaudata* -- 20 hembras *D. crawfordi*

En el segundo experimento se colocaron 10 hembras por jaula y se procedió de la misma manera. El motivo de experimentar con dos densidades de hembras por jaula, fue determinar si la proporción hospedero/parasitoide influye en la interacción competitiva. Los tratamientos evaluados fueron:

- 1) 10 hembras *D. longicaudata* -- 0 hembras *D. crawfordi*
- 2) 7 hembras *D. longicaudata* -- 3 hembras *D. crawfordi*
- 3) 5 hembras *D. longicaudata* -- 5 hembras *D. crawfordi*
- 4) 3 hembras *D. longicaudata* -- 7 hembras *D. crawfordi*
- 5) 0 hembras *D. longicaudata* -- 10 hembras *D. crawfordi*

Con el fin de decidir el tipo de análisis se hicieron pruebas de normalidad y homocedasticidad a cada variable de respuesta. Debido a que los datos no se distribuyeron normalmente, se transformaron a rangos y se hicieron análisis de varianza de dos vías (experimentos sobre discriminación) y de una vía (experimentos sobre proporción de coespecíficos y de otra especie) (Conover y Iman 1981). Se utilizó la prueba de Scheffé para realizar comparaciones pareadas entre tratamientos. El experimento de interacciones se analizó a través de una prueba binomial (usando tablas de contingencia de 2x2), para poner a prueba la hipótesis de que no hay diferencias en el número de victorias entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* cuando se es residente o invasor en un parche (Statistica 1984).

## Resultados y Discusión

En el estudio de interacciones competitivas entre residente e invasor en un parche. Se observó un patrón semejante de victorias a nivel de especie dependiendo del estatus de residente o de invasor independientemente si es de la misma, o de la otra especie. Sin embargo, en el caso de *D. crawfordi* se dieron más empates, que en *D. longicaudata*, lo cual infiere que es menos agresiva. Cuando una hembra es residente presenta una ventaja competitiva significativa sobre la hembra invasora. En el experimento de interacción competitiva con diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie. Se encontraron diferencias significativas en el parasitismo total en la densidad de 20 hembras por jaula (tratamiento monoespecífico) en ambas especies. Sin embargo, la ventaja de *D. crawfordi* al disminuir *D. longicaudata*, no es la misma que la de *D. longicaudata* al disminuir *D. crawfordi* (*D. crawfordi*  $F_{3,56} = 12.34$ ,  $P < 0.0001$ ; *D. longicaudata*  $F_{3,56} = 43.5$ ,  $P < 0.0001$ ). En contraste, en la densidad de 10 hembras por jaula, no se encontraron diferencias significativas en el parasitismo total (*D. crawfordi*  $F_{3,55} = 0.88$ ,  $P = 0.4565$ ; *D. longicaudata*  $F_{3,55} = 1.5$ ,  $P = 0.2225$ ). El parasitismo por hembra en *D. crawfordi* no es afectado en presencia de la otra especie (alta densidad  $F_{3,56} = 0.92$ ,  $P = 0.4302$ ; baja densidad  $F_{3,55} = 1.55$ ,  $P = 0.2115$ ). En contraste, en *D. longicaudata* hay un efecto intraespecífico a la densidad de 20 hembras ( $F_{3,56} = 3.83$ ,  $P = 0.0143$ ). Sin embargo, a baja densidad de hembras (10) no parece existir competencia intraespecífica ( $F_{3,55} = 0.88$ ,  $P = 0.4565$ ).

Los resultados indican que bajo situaciones en las que las hembras de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* coincidieron en un parche de recursos de oviposición, la primera especie tendrá ventaja dada la mayor agresividad de las hembras. Es notable señalar que *D. longicaudata* también tiene ventajas en la oviposición ya que la tasa de parasitismo de esta especie fue semejante aún con larvas parasitadas previamente por hembras de *D. crawfordi*. En el caso de *D. longicaudata*, es mayor el efecto intraespecífico. En contraste, a *D. crawfordi* le afecta más la presencia de *D. longicaudata* que de

coespecíficos. La superioridad de *D. longicaudata*, posiblemente se debe a su mayor fecundidad (66 huevos) que le permite un mayor parasitismo y menor tiempo de manipuleo del hospedero (Miranda 2002). Con base en los resultados obtenidos, se cumplen las predicciones de la competencia que puede presentarse si estas dos especies son liberadas simultáneamente en una misma área y que se infiere en los estudios de Sivinski *et al.* (1997). Al menos una de las especies competidoras presentó una reducción en su adecuación, principalmente cuando los recursos de oviposición fueron limitados.

En *D. longicaudata* existe superparasitismo y multiparasitismo, las larvas de esta especie fueron capaces de eliminar a *D. crawfordi*, independientemente de si las hembras ovipositaron antes o después que *D. crawfordi*. En *D. longicaudata* es común el superparasitismo en laboratorio (Montoya *et al.* 2000); sin embargo, este descubrimiento no es relevante ecológicamente, debido a que bajo condiciones artificiales de laboratorio las hembras se interfieren y no tienen tiempo de reconocer hospederos parasitados por coespecíficos o por la otra especie y como resultado se observa tanto superparasitismo como multiparasitismo (van Alphen y Visser 1990; Miranda 2002). Lo relevante de estos resultados es que aún bajo condiciones de laboratorio *D. crawfordi* no presenta superparasitismo, debido posiblemente a su menor fecundidad (25 huevos por hembra). Este hecho es común en especies que presentan limitación de huevos, ya que son más selectivas y evitan ovipositar en hospederos de mala calidad (i.e., pequeños o parasitados) (Rosenheim 1996). Las diferencias intrínsecas y de comportamiento entre las dos especies, influyeron en la forma de explotar el recurso. En el caso de *D. crawfordi*, al presentar limitación de huevos, no superparasita a su hospedero. En contraste, *D. longicaudata* es una especie con limitación de tiempo (i.e., muere antes de depositar su complemento de huevos), que tiende al superparasitismo y al multiparasitismo cuando los hospederos son escasos y cuando sus larvas pueden ganar la competencia por el hospedero (Sevenster *et al.* 1998). El superparasitismo también representa una ventaja adaptativa (van Alphen y Visser 1990), debido a que por un lado se puede reducir la tasa de encapsulamiento de los huevos por el hospedero y por el otro, en hembras con alta fecundidad que maximizan su adecuación, ovipositar huevos no fertilizados en hospederos parasitados representa un costo bajo ya que únicamente se producirán machos (Charnov *et al.* 1981). Con base en lo anterior, es posible que en *D. longicaudata*, el superparasitismo sea una ventaja adaptativa que le favorece en su interacción competitiva con *D. crawfordi*, aun cuando su progenie esté sesgada hacia los machos.

Otras evidencias de la posible competencia entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* indican que comparten las mismas especies y estados de hospederos en la naturaleza (e.g., *A. ludens* y *A. serpentina*) y pueden discriminarlos en caso de que se presenten más de dos especies de moscas (larvas) interactuando en el mismo parche. Ambas especies han sido recuperadas a partir de los mismos hospederos y así como en los mismos frutos hospederos introducidos de moscas de la fruta (e.g., naranja) (Sivinski *et al.* 1997, 2000). Las dos especies parasitan sus hospederos con la misma eficiencia, a cero centímetros de profundidad de la larva hospedero y existe una sobreposición en el caso de *D. longicaudata*, al forrajear en busca de hospederos en la misma altura del árbol (hospedero). Esto significa un posible empalme de nicho al parasitar sus hospederos en frutos pequeños, con larvas “superficiales” y misma altura del árbol hospedero (Miranda 2002). Posiblemente en los frutos introducidos de naranja y toronja *D. crawfordi* se comporte como la especie invasora y compita con *D. longicaudata*. Sin embargo, en este estudio se determinó que cuando ambas especies son residentes en un parche, tienen una ventaja competitiva sobre la hembra invasora independientemente si es de la misma o diferente especie, aun cuando el comportamiento en *D. longicaudata* es más agresivo en comparación con *D. crawfordi*. Este hecho puede tener muchas implicaciones al momento de explotar



el recurso en campo, porque puede favorecer la coexistencia de ambas especies, en caso de que los recursos sean escasos o impredecibles, lo que posiblemente evitaría que la especie inferior fuese desplazada. Como ya se mencionó anteriormente y se discute en detalle (Miranda, 2002), en el caso de que exista competencia entre especies, estas pueden coexistir si en la especie dominante la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica (Godfray 1994). Este fenómeno ha sido demostrado en el caso de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* en este estudio.

En otros estudios se determinó que la coexistencia de dos especies atacan al mismo hospedero, requiere de tres elementos: a) los parasitoides deben presentar diferente comportamiento de oviposición (Vet y Van Alphen 1985), b) el competidor dominante debe parasitar al hospedero más abundante (Wiskerke *et al.* 1993), c) que la especie menos dominante pueda encontrar refugios libres de su competidor (Inouye 1999). En el caso de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* se sobreponen en el patrón circadiano de oviposición y al forrajear en busca de frutos, podría haber una interacción competitiva en el campo que podría desembocar no solo en coexistencia sino en exclusión. El presente estudio aporta evidencias en ambas direcciones y por ello, será difícil llegar a una conclusión firme en el corto plazo. De igual manera, las diferencias mínimas en el tamaño del ovipositor entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi*, podrían permitir una divergencia en la explotación del recurso y reducir su competencia, como sucede en otros gremios de parasitoides (Price 1972). Un ejemplo en la divergencia de recursos y separación del nicho debido a las diferencias en el tamaño del ovipositor, se presenta entre las especies nativas *Doryctobracon areolatus* (Szepliget) (ovipositor largo) y *Utetes anastrephae* (Viereck) (ovipositor corto), comúnmente encontradas en la ciruela tropical *Spondias mombin* L. *U. anastrephae* es más abundante en la parte interior del árbol hospedero y forrajea principalmente en frutos pequeños. En contraste, *D. areolatus* forrajea en busca de hospederos en la periferia del árbol (Sivinski *et al.* 1997). Tal y como se mencionó con anterioridad, el posible empalme de nicho entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* quizás se debe a la reciente introducción de la especie exótica y a la poca interacción competitiva de *D. crawfordi* con especies nativas, ya que ocupó un nicho vacante a partir de la introducción de cítricos en América (Sivinski *et al.* 1997).

Con base en las evidencias aportadas en este estudio sobre la posible competencia y el multiparasitismo entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, no se considera adecuado liberarlos simultáneamente con el fin de controlar la población de las moscas de la fruta en áreas productoras de frutales al no existir un efecto aditivo (Ferguson y Stiling 1996). Cuando se presenta el multiparasitismo se podría provocar el desplazamiento de una especie por otra al competir por recursos (Mills 2000), como ha ocurre en los programas de control biológico de la mosca del Mediterráneo *C. capitata* (Pemberton y Willard 1918) y de la mosca oriental *B. dorsalis* (Bess *et al.* 1961), debido al empalme de nicho entre las especies de parasitoides liberados (Kakehashi *et al.* 1984; Holt y Lawton 1993). Finalmente, estos resultados aportan evidencias del efecto nocivo que puede tener la liberación de parasitoides exóticos tan agresivos como *D. longicaudata* en el desplazamiento y extinción local de especies de parasitoides nativos. En consecuencia, y tal y como han discutido recientemente Simberloff y Stiling (1996) y Elton (2000), habrá que tener mucho mayor cuidado al hacer introducciones de enemigos naturales exóticos en México. En el caso de las moscas de la fruta, al haberse demostrado la existencia de un amplio gremio de parasitoides nativos en México (López *et al.* 1999, Ovruski *et al.* 2000), se considera que el camino a seguir es la promoción de estudios encaminados a profundizar el conocimiento sobre su biología, hábitos y mecanismos de cría masiva, con el fin de poderlos usar en programas de control biológico inundativo. Tal y como se discute en Simberloff & Stiling (1996), Quicke (1997), Barbosa (1998) y Hochberg y Ives (2000), la tendencia

reciente es a reconocer en las interacciones hospedero/parasitoide, mayor agresividad si se trata de especies nativas, debido al proceso coevolutivo de “carrera armamentista” (arms race) a través de muchos años. Sin embargo, esta lucha evolutiva puede conducir a la coexistencia de las especies como lo sugiere Pianka (1994).

### **Agradecimientos**

La investigación se financió por las siguientes instituciones: 1) Campaña Nacional contra Moscas de la Fruta (SAGARPA-IICA); Instituto de Ecología A.C.; 3) United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service (USDA-ARS) (Proyecto No. 58-6615-3-025); Sistema de Investigación Regional del Conacyt (SIGOLFO) (Proyecto No. 96-01-003-V); Instituto de Ecología (PADEP-UNAM No. 030417 y 03711); 6) Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y 7) CONACYT (Beca de Doctorado).

### **Literatura Citada**

- Aluja, M. 1999. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) research in Latin America: myths, realities and dreams. *An. Soc. Entomol. Brasil* 28: 565-594.
- Begon, M. and M. Mortimer. 1986. *Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K.
- Bess, H. A., R. van den Bosch and F. H. Haramoto. 1961. Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proc. Haw. Ent. Soc.* 17: 367-378.
- Barbosa, P. 1998. Agroecosystems and conservation biological control, pp. 39-54. En *Conservation Biological Control*. P. Barbosa (Ed.). Academic Press. Ca., USA.
- Charnov, E. L., R. L. Los-den Hartogh, W. T. Jones and van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Conover, W. J. and R. L. Iman. 1981. Rank transformation as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *Am. Stat.* 35: 124-133.
- Elton, C. S. 2000. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Ferguson, K. I. and P. Stiling. 1996. No-additive effects of multiple natural enemies on aphid population. *Oecologia* 108: 375-379.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press. N.J., USA.
- Godfray, H. C. J. 2000. Host resistance, parasitoid virulence, and population dynamics, pp. 121-138. En *Parasitoid Population Biology*. M. E. Hochberg and A. R. Ives (Eds.). Princeton University Press. N.J., USA.
- Hochberg, M. E. and A. R. Ives. 2000. *Parasitoid Population Biology*. Princeton University Press. N.J., USA.
- Holt, R. D. and J. H. Lawton. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *Am. Nat.* 142: 623-645.
- Inouye, B. D. 1999. Integrating nested spatial scales: implications for the coexistence of competitors on a patchy resource. *J. Anim. Ecol.* 68: 150-162.
- Kakehashi, N., Y. Suzuki and Y. Iwasa. 1984. Niche overlap of parasitoids in host parasitoid systems: its consequence to the single versus multiple introduction controversy in biological control. *J. Appl. Ecol.* 21: 115-131.

- Lawton, J. H. and M. P. Hassell. 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289: 793-795.
- López, M., M. Aluja and J. Sivinski. 1999. Hymenopterous larval-pupal and pupal parasitoids of *Anastrepha* flies (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Biol. Control* 15: 119-129.
- Martin, P. and P. Bateson. 1993. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. 2nd. Ed. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- Mills, N. J. 2000. Biological control: The need for realistic models and experimental approaches to parasitoid introductions, pp., 217-234. En *Parasitoid Population Biology*. M. E. Hochberg & A. R. Ives (Eds.). Princeton University Press. N. J., USA.
- Miranda, S. M. A. 2002. Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconidae) de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). Instituto de Ecología UNAM. Tesis de Doctorado 175 p.
- Montoya, P., P. Liedo, B. Benrey, J. F. Barrera, J. Cancino and M. Aluja. 2000. Functional response and superparasitism by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 47-54
- Murdoch, W. W. and C. J. Briggs. 1996. Theory for biological control: recent developments. *Ecology* 77: 2001-2013.
- Ovruski, S. M., M. Aluja, J. Sivinski and R. Wharton. 2000. Hymenopteran parasitoids on fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and the southern United States: diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. *Integer. Pest Manag. Rev.* 5: 81-107.
- Pemberton, C. E. and H. F. Willard. 1918. Interrelations of fruit fly parasites in Hawaii. *J. Agr. Res.* 12: 285-295.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins College Publishers. N.Y., USA.
- Price, P. 1972. Parasitoids utilizing the same host: adaptive nature of differences in size and form. *Ecology* 53: 190-195.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic Wasps*. Chapman and Hall. London, U.K.
- Rosenheim, J. A. 1996. An evolutionary argument for egg limitation. *Evolution* 50: 2089-2094.
- Sevenster, J. G., J. Ellers and G. Driessen. 1998. An evolutionary argument for time limitation. *Evolution* 52: 1241-1244.
- Simberloff, D. and P. Stiling. 1996. How risky is biological control? *Ecology* 1965-1974.
- Sivinski, J., M. Aluja and M. Lopez. 1997. Spatial and temporal distribution of parasitoids of Mexican *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) within the canopies of fruit trees. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 604-618.
- Sivinski, J., J. Piñero and M. Aluja. 2000. The distributions of parasitoids (Hymenoptera) of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) along an altitudinal gradient in Veracruz, México. *Biol. Control* 18: 258-269.
- Statistica. 1984. StatSoft Inc., 5.1 Tulsa Okla., USA.
- van Alphen, J. J. M. and M. V. Visser. 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 59-79.
- Vet, L. E. M. and J. J. M. van Alphen. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasp. I. A qualitative study on Eucilidae and Alysiinae. *Oikos* 44: 478-486.
- Weisser, W. W. and A. I. Houston. 1993. Host discrimination in parasitic wasps: when is it advantageous. *Funct. Ecol.* 7: 27-39.

Miranda-Salcedo *et al.*: **Interaccion entre un parasitoide exótico y otro nativo de *Anastrepha* spp....**

- Wharton, R. 1989. Clasical biological control of fruit infesting Tephritidae, pp. 303-313. En *Fruit Flies: their Biology, Natural Enemies and Control*. S. Robinson and G. Hooper (Eds.). Elsevier. Amsterdam, Holland.
- Wiskerke, J. S. C., M. Dicke and L. M. Vet. 1993. Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult host in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. *Oecologia* 93: 145-148.