


## ASIGNACIÓN DEL SEXO DE LA PROGENIE DE DOS ENDOPASITOIDES DE MOSCAS DE LA FRUTA (DIPTERA: TEPHRITIDAE; HYMENOPTERA: BRACONIDAE)

Mario Miranda-Salcedo<sup>1</sup>  y Martín Aluja<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Campo Experimental Valle de Apatzingán-CIRPAC-INIFAP, Km 17 carretera Apatzingán-C. Caminos, Antunez Mich. C.P. 60781 tel. 018000882222 ext. 84601.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología A.C., Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec, Tel. 228 842 18 00.

 Autor de correspondencia: [miranda.marioalberto@inifap.gob.mx](mailto:miranda.marioalberto@inifap.gob.mx)

**RESUMEN.** Las hembras de *Diachasmimorpha longicaudata* y *Doryctobracon crawfordi* presentan diferentes estrategias al asignar el sexo de su progenie en respuesta a factores ambientales como calidad del parche y a la interacción con coespecíficos e individuos de la otra especie. La edad del parasitoides es importante en la asignación del sexo de su progenie. Se encontró que en las hembras jóvenes de *D. longicaudata* asignaron una menor proporción de hembras, en comparación con las hembras mayores de seis días de edad. Es posible que las hembras jóvenes de *D. longicaudata* hayan asignado una mayor proporción de machos, porque presentan una fuerte competencia intraespecífica (superparasitismo), característico en esta especie.

**Palabras clave:** Asignación del sexo, parasitoides, Braconidae, *Diachasmimorpha longicaudata*, *Doryctobracon crawfordi*.

### Allocation of the sex of the offspring of two endoparasitoid of fruit flies

**ABSTRACT.** The females of *Diachasmimorpha longicaudata* and *Doryctobracon crawfordi* present different strategies of sex allocation in response of the environmental factors as parasitoid age, host age, patch size, host encounter depth and competitive interactions. The parasitoid age is important in the sex allocation. The young females of *D. longicaudata* sex allocation less females than females of seven old-day. The young females of *D. longicaudata* sex allocation males, because present competitive interactions (superparasitic) characteristic in this species.

**Keyword:** Sex allocation, parasitoids, Braconidae, *Diachasmimorpha longicaudata*, *Doryctobracon crawfordi*.

## INTRODUCCIÓN

Una de las áreas de mayor interés en la ecología evolutiva de los parasitoides (Insecta: Hymenoptera) es el estudio sobre la asignación del sexo de su progenie (Charnov, 1979; Godfray, 1994). Estos insectos pueden controlar el sexo de su progenie al asignar huevos fertilizados que dan origen a hembras (diploides) en hospederos grandes, y huevos no fertilizados que producen machos (haploides) en hospederos pequeños (Charnov, 1979). Las hembras controlan la inseminación al regular la liberación del esperma de su espermateca (King, 1993). En contraste, en parasitoides de la familia Tachinidae (Diptera), el sexo se determina por un mecanismo cromosómico (Waage, 1986). En la decisión de asignar el sexo en parasitoides influyen factores como: la presencia de hembras en el mismo sitio de oviposición o parche (Hamilton, 1967), las altas y bajas temperaturas (Rotary y Gerling, 1973), el tamaño del hospedero (Charnov, 1979), los factores genéticos (Waage y Godfray, 1984), la presencia de hembras vírgenes que producen solamente hijos (Nishimura, 1997) y el superparasitismo (Ode *et al.*, 1996; van Baaren *et al.*, 1999).

Los estudios de asignación del sexo son importantes debido a que tienen repercusiones prácticas. Muchas especies de parasitoides son criadas bajo condiciones de laboratorio con el fin de utilizarlos en esquemas de control biológico aumentativo y, mediante este mecanismo, reducir las poblaciones

de plagas agrícolas (Waage, 1986). Para incrementar la eficiencia de la cría masiva es necesario conocer qué factores influyen en la proporción sexual de su progenie (Bernal *et al.*, 1999). Esto con el fin de incrementar el número de hembras, que son las que directamente inciden en la regulación de sus hospederos. En el caso de las moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae), importante plaga de frutales, el control biológico mediante el uso de parasitoides se ha vuelto frecuente por ser un método biorracional. Con el fin de aportar elementos útiles para la cría masiva de dos especies de parasitoides con alto potencial como agentes efectivos de control, *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead, 1905) y *Doryctobracon crawfordi* (Viereck, 1911) (Hymenoptera: Braconidae), se decidió analizar los patrones de la determinación del sexo. Se analizó el efecto de variables tales como: edad del parasitoide, edad del hospedero, tamaño del parche de hospedero, profundidad a la que se encuentra artificialmente el hospedero y la presencia de conoespecíficos y heteroespecíficos en la determinación de la proporción de hembras y machos en la progenie. La hipótesis que se sustenta, es que ambas especies presentan estrategias diferentes al asignar el sexo de su progenie, en respuesta a la presencia de hembras en el mismo parche y a la calidad del hospedero.

## MATERIALES Y MÉTODO

Los estudios para determinar los factores que influyen en la asignación del sexo de la progenie en *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata* (e.g., edad del parasitoide, edad del hospedero, tamaño del parche, profundidad a la que se encuentra el hospedero e interacciones competitivas), se efectuaron en la planta Moscamed (SAGARPA-IICA) en Metapa de Domínguez, Chiapas, México. Los experimentos de laboratorio se desarrollaron a una temperatura de  $24 \pm 2$  °C y 60 - 80% de humedad relativa y un fotoperiodo de 12h luz: 12h oscuridad. Las temperatura y humedad relativa se registraron con un higrotermógrafo (Oakton Model 08369-70, Cole-Parmer; Chicago, Illinois, USA). Con el fin de decidir el tipo de análisis se hicieron pruebas normalidad y homocedasticidad. Los datos fueron transformados a rangos y se realizó una prueba no paramétrica de dos vías (en el caso de la edad del parasitoide, tamaño del parche y discriminación de hospederos) y de una vía (para los experimentos de edad del hospedero, profundidad a la que se encuentra el hospedero y el de interacciones competitivas) del análisis de variancia (Conover y Iman, 1981). Se usó la prueba de Scheffe para la comparación de tratamientos (Statistica, 1984).

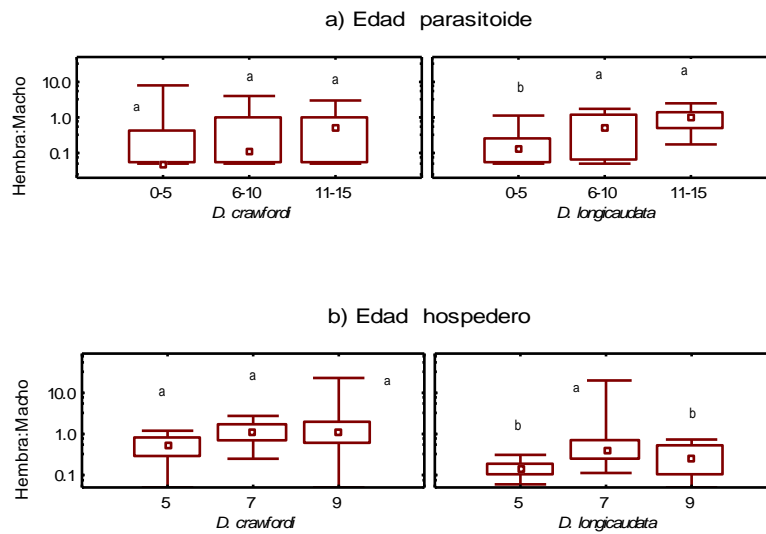
## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados indican que las hembras de *Di. longicaudata* y *Do. crawfordi* presentan diferentes estrategias al asignar el sexo de su progenie en respuesta a factores ambientales como calidad del parche y a la interacción con coespecíficos e individuos de la otra especie. Por ejemplo, la edad del parasitoide es importante en la asignación del sexo de su progenie, en este estudio se encontró que en las hembras jóvenes de *Di. longicaudata* asignaron una menor proporción de hembras, en comparación con las hembras mayores de seis días de edad (Fig. 1a). Es posible que las hembras jóvenes de *Di. longicaudata* hayan asignado una mayor proporción de machos, porque presentan una fuerte competencia intraespecífica (superparasitismo), característico en esta especie (Lawrence, 1988), como también ocurre en otras especies, por ejemplo, *Bracon hebetor* Say, 1857 (Hymenoptera: Braconidae) (Ode *et al.*, 1996). En contraste *Do. crawfordi* aún en condiciones de laboratorio tiene capacidad de discriminar hospederos parasitados por conoespecíficos y por *Di. longicaudata*, lo cual le permite asignar mejor el sexo de su progenie en función a su menor fecundidad potencial (Miranda, 2002).

La menor fecundidad de *Do. crawfordi* (25 ovocitos/hembra) posiblemente le permita controlar mejor su dotación de huevos al momento de asignar el sexo de su progenie, mientras que las

hembras de *Di. longicaudata* (66 ovocitos/hembra) podrían incrementar su adecuación si asignan una mayor proporción de machos, en hospederos previamente parasitados. Esto es común en especies con alta fecundidad (Iwasa *et al.*, 1984) y que presentan superparasitismo (Ode *et al.*, 1996; van Baaren *et al.*, 1999). De acuerdo con los resultados la estrategia de ambas especies al asignar el sexo de su progenie, está fuertemente determinada por su fecundidad y capacidad de discriminación.

Estos resultados también son relevantes si tomamos en consideración que ambas especies son agentes de control biológico por aumento y la asignación del sexo de su progenie podría significar el éxito o el fracaso de estos programas. En *Di. longicaudata*, es una desventaja que las hembras jóvenes no asignen la misma proporción de hijas, en comparación con las hembras viejas, debido a que su esperanza de vida en campo es de alrededor de 15 días, este hecho posiblemente podría influir en el control de su hospedero (Miranda, 2002). En contraste a *Do. crawfordi* le permitiría incrementar el número de hembra desde el momento de su liberación en campo.



**Figura 1.** Proporción sexual de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a) edad parasitoide (n = 10) y b) edad hospedero (n = 14). Las letras representan los resultados de la prueba de Scheffe en el caso de cada gráfica (ANOVA dos vías). Mediana (puntos), cuartiles (cajas) y (bigotes).

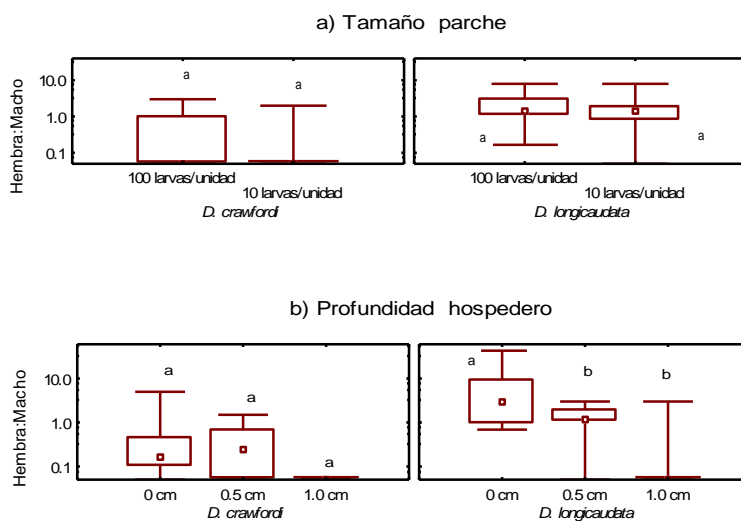
En relación con la edad del hospedero se observó que en *Do. crawfordi* no influyó en la asignación del sexo de su progenie. En el caso de *Di. longicaudata* la proporción de hijas fue menor en hospederos jóvenes (tamaño pequeño) (Fig. 1b). La dependencia entre la edad del hospedero y la asignación del sexo de la progenie, se debe probablemente a que las hembras obtienen una mayor adecuación si asignan una mayor proporción de machos en hospederos jóvenes y hembras en hospederos grandes (Charnov, 1979). En muchas especies de parasitoides solitarios se ha observado que las hembras grandes presentan mayor fecundidad y longevidad en comparación con hembras pequeñas, como por ejemplo, *Trichogramma evanescens* Westwood 1833 (Hym: Trichogrammatidae) (Waage y Ng, 1984), *Aphaereta minuta* (Nees, 1811) (Hym: Braconidae) (Visser, 1994) y *Achrysocharoides zwoelferi* (Delucchi, 1954) (Hym: Eulophidae) (West *et al.* 1996). Este mismo hecho se observó en *Do. crawfordi* y *Di. longicaudata* (Miranda, 2002). Sin embargo, los resultados obtenidos con *Di. longicaudata* al asignar el sexo de su progenie se ajustan al modelo de calidad del hospedero (Charnov, 1979; Godfray, 1994), en comparación con lo que predice el modelo de Hamilton (1967).

Es importante resaltar que 75 especies de parasitoides de las que se tiene información sobre la dependencia tamaño del hospedero y la proporción sexual, el 71 % asigna una mayor proporción de hijos en hospederos pequeños (King, 1993). Esta dependencia debería ocurrir en parasitoides idiobiontes, los cuales matan su hospedero al momento de parasitarlo, pero no presentarse en parasitoides koinobiontes, por que el hospedero continúa su desarrollo y puede incrementar su tamaño (Waage, 1982). Solamente un parasitoide koinobionte, *Heterospilus prosopidis* Viereck, 1910 (Hymenoptera: Braconidae) presenta esta dependencia, mientras que el parasitoide idiobionte *Spalangia endius* Walker, 1939 (Hymenoptera: Pteromalidae) no la presenta (King, 1993). Los casos anteriores son excepciones a la hipótesis de Waage (1982). *Diachasmimorpha longicaudata* también es un parasitoide koinobionte y presenta al igual que *H. prosopidis* la dependencia tamaño y asignación del sexo.

Las diferencias al asignar el sexo entre *Do. crawfordi* y *Di. longicaudata*, también se presentan en función a la calidad del parche. En este estudio se evaluaron cuatro condiciones de parche (número de hospederos, profundidad del hospedero y en presencia de conoespecíficos y heteroespecíficos). Los resultados señalan que *Do. crawfordi* asigna una mayor proporción de hijas en parches que contiene un mayor número de hospederos, así como en presencia de conoespecíficos, esto posiblemente a su mayor capacidad de discriminar hospederos parasitados. En contraste, en *Di. longicaudata*, cuando los recursos son abundantes la asignación del sexo está sesgada hacia las hembras, independientemente del tamaño del parche (Fig. 2a). Es posible que esto se deba a su mayor fecundidad, en comparación con *Do. crawfordi*. En un parche la abundancia de hospederos parasitados y la presencia de conoespecíficos, son determinantes para que las hembras asignen una mayor proporción de hijos de acuerdo al modelo de LMC (Warren 1984, en Hardy, 1994). Este hecho se debe a que la progenie tiene mayor posibilidad de asegurar el acceso a parejas por parte de las hijas (Hamilton, 1967). Sin embargo, el sesgo hacia uno de los dos sexos en un mismo parche tiene como consecuencia una adecuación cero, debido a que sólo se producirían machos que no pueden obtener pareja o hembras vírgenes que solamente pueden asignar hijos (Hardy, 1994). En este estudio se observó que ambas especies asignan el sexo de su progenie en función a la calidad del hospedero y a la presencia de conoespecíficos.

En el estudio sobre profundidad del hospedero, fue importante el efecto que representa el tamaño del fruto en el parasitismo y en la asignación del sexo en ambas especies. En la teoría del refugio se asume que en cada generación una fracción de hospederos están expuestos al parasitismo, mientras que otra reside en refugios (frutos grandes, agallas etc.). Sin embargo, en ambos casos la proporción sexual se espera que sea igual (1 hembra: 1 macho) (Holt y Hassell, 1993). El aporte de este trabajo indica que aun cuando *Do. crawfordi* y *Di. longicaudata* tienen un parasitismo del 90 % en hospederos expuestos a 0 cm de profundidad, poseen diferentes estrategias en la asignación del sexo de su progenie. En el caso de *Di. longicaudata* fue mayor la proporción de hembras (7.70 hembra: 1 macho), en contraste con *Do. crawfordi* (0.61 hembras: 1 macho). Es posible que *Do. crawfordi* haya asignado una menor proporción de hijas, debido a la presencia de conoespecíficos forrajeando en el mismo parche (Hamilton, 1967). Mientras en *Di. longicaudata* la mayor fecundidad y la disponibilidad de los recursos influyó para que asignará una mayor proporción de hembras, en comparación a cuando los hospederos se encuentran en un “refugio” (Fig. 2b).

En competencia la estrategia de *Do. crawfordi* fue asignar una menor proporción de hembras, mientras que en *Di. longicaudata* no hay diferencias. Este hecho corrobora que en esta especie es mayor la competencia intraespecífica y las hembras ovipositan mayor proporción de huevos no fertilizados (machos), en hospederos de mala calidad (Charnov, 1979; Godfray, 1994). El mismo patrón se presenta en *Bracon hebetor* (Ode et al. 1996).



**Figura 2.** Proporción sexual de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a) tamaño parche (n = 50) y b) profundidad hospedero (n = 14). Las letras representan los resultados de la prueba de Scheffe en el caso de cada gráfica (ANOVA dos vías). Mediana (puntos), cuartiles (cajas) y rangos (bigotes).

## CONCLUSIONES

Ambas especies presentan diferentes estrategias al asignar el sexo de su progenie en función de una variabilidad de condiciones.

Los resultados del estudio pueden ser útiles en la cría masiva de ambas especies, para incrementar la producción de hembras y la calidad de los insectos que se liberan en campo. Bajo un programa de control biológico por inundación.

Este estudio podría servir de pauta para estudiar la asignación del sexo de la progenie en otras especies de parasitoides que estén en proceso de colonización.

Los resultados tienen aplicación en programas de cría masiva de insectos, que se utilizan en control biológico por aumento.

De acuerdo a ambos modelos esperaríamos que en hospederos de mala calidad (pequeños, larvas jóvenes o parasitadas) y en presencia de varias hembras en un parche, la proporción sexual este sesgada hacia los machos. Ambos factores son comunes en crías masivas y pueden ser determinantes en la producción insectos de mala calidad.

## AGRADECIMIENTOS

Las investigaciones aquí reportadas fueron financiadas por las siguientes instituciones: Campaña Nacional contra Moscas de la Fruta (SAGARPA-IICA); Instituto de Ecología A.C.; 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); Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y CONACYT (Beca de Doctorado).

## LITERATURA CITADA

Bernal, J. S., Luck R. F. y G. Morse. 1999. Host influences on sex ratio, longevity, and egg load of two *Metaphycus* species parasitic on soft scales: implications for insectary rearing. *Entomological Experimentalis Applicata*, 92: 191-204.

- Charnov, E. L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality Darwinian fitness. *The American Naturalist*, 113: 465-480.
- Charnov, E. L. y W. Skinner. 1985. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decision. *Environmental Entomology*, 14: 383-391.
- Conover, W. J. y R. L. Iman. 1981. Rank transformation as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *American Statistician*, 35: 124-133.
- Godfray, H. C. J. 1994. Parasitoids Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. N.J., USA. 473 pp.
- Hardy, I. C. W. 1994. Sex ratio and mating structure in the parasitoid Hymenoptera. *Oikos*, 69: 3-20.
- Hardy, I. C. W., Griffiths N. T. and H. C. J. Godfray. 1992. Clutch size in a parasitoid wasp: a manipulation experiment. *Journal of Animal Ecology*, 69: 121-129.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratio. *Science*, 156: 467-488
- Holt, R. D. y M. P. Hassell. 1993. Environmental heterogeneity and the stability of host-parasitoid interactions. *Journal of Animal Ecology*, 62: 89-100.
- Iwasa, Y., Suzuki Y. and H. Matsuda. 1984. Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. *Theoretical Population Biology*, 26: 205-227.
- King, B. H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasp, Pp. 418-441. In: D. L. Wrensch and M.A. Ebbert (Eds.). Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites. Chapman and Hall. London, U. K.
- Miranda, S. M. A. 2002. Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparásitoides de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 175 p.
- Nishimura, K. 1997. Host selection by virgin and inseminated females of the parasitic wasp, *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Functional Ecology*, 11: 336-341.
- Ode, P. J., Antolin, M. F. y M. R. Strand. 1996. Sex allocation and sexual asymmetries in intra-brood competition in the parasitic wasp *Bracon hebetor*. *Journal Animal Ecology*, 65: 690-670.
- Statistica. 1984. StatSoft Inc., 5.1 Tulsa Okla., USA.
- van Baaren, J., Landry, B. L. y G. Boivin. 1999. Sex allocation and larval competition in a superparasitizing solitary egg parasitoid: competing strategies for an optimal sex ratio. *Functional Ecology*, 13: 66-77.
- Visser, M. E. 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Animal Ecology*, 63: 963-978.
- Waage, J. K. 1986. Family planning in parasitoids: adaptive patterns of progeny and sex allocation, Pp. 63-96. In: J. K. Waage and D. Greathead (Eds.). Insect Parasitoids. Academic Press, London, U.K.
- Waage, J. K y H. C. J. Godfray. 1984. Reproductive strategies and population ecology of insect parasitoids, Pp. 449-447. In: R. M. Sibly and R. H. Smith (Eds.). Behavioral Ecology. Blackwell Scientific Publications, N. Y. USA.
- West, S. A., Flanagan K. E. y H. C. J. Godfray. 1996. The relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zwelfery* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Animal Ecology*, 65: 631-639.