

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

**ALTERACION EN LA ELECCION DE
MICROHABITAT DE *Acyrtosiphon pisum*
(HEMIPTERA: APHIDIDAE) PARASITADO
POR *Aphidius ervi* (HYMENOPTERA:
BRACONIDAE)**

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al
grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología
Facultad de Ciencias

Por

Mabel Guerra Giraldez

Agosto, 2000

Director de Tesis Dr. Hermann M. Niemeyer

..	1
Agradecimientos .	3
RESUMEN .	5
ABSTRACT .	7
INTRODUCCION .	9
Marco Teórico .	9
Sistema de Estudio . .	10
Hipótesis .	12
Objetivos .	12
MATERIALES Y METODOS .	15
I. Caracterización de los Patrones de Uso del Microhábitat en Terreno .	15
II. Bioensayos de Laboratorio .	16
1. Insectos .	16
2. Obtención de Afidos Sincronizados Parasitados . .	17
3. Observación de la Conducta de Elección de Microhábitat .	18
4. Experimento de Preferencia . .	18
III. Experimento de Campo . .	21
RESULTADOS . .	23
I. Caracterización de los Patrones de Uso del Microhábitat en Terreno .	23
II. Bioensayos de Laboratorio .	23
Observación de la Elección de Microhábitat .	24
Experimento de Preferencia . .	26
Experimento de Campo: Evaluación del valor adaptativo del uso de distintos microhábitats para el parasitoide <i>A. ervi</i> .	31
DISCUSION .	33
Patrón de uso del microhábitat .	33
2. Bioensayos de Laboratorio .	35

Experimento de Campo .	37
CONCLUSIONES . .	39
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS . .	41

A mi familia.

Agradecimientos

Quiero agradecer a las personas me ayudaron a alcanzar esta meta:

La Red Latinoamericana de Productos Naturales Bioactivos (LANBIO) financió mi estadía y estudios durante la Maestría, gracias al apoyo constante de Hermann Niemeyer. Gracias, Hermann.

Eduardo Fuentes me asesoró desde un inicio en la concepción y desarrollo de esta tesis. Gracias, Leche. También Lily, Daniel, Paula, Lorena, Willy, Claudio, Ernesto, Mónica, César, Claudia, Carlos, Raúl, Christian, Ruby, Luis Carlos,... todos ellos me ayudaron muchas veces, de distintas maneras, a lo largo de este último par de años, y no sólo en lo referente al trabajo. Gracias, amigos.

July y Nicolás me admitieron en su casa y en su vida. Mi segunda familia, sobrinos incluídos, me ha dado también mucha alegría: doña Eliana, Richard, Marcela, Gricell, Camila, Cony, Nacho, Carolina, Jano y Andrea. También hay personas en Lima que me han apoyado siempre y que siempre quiero volver a ver: mi abuela Mercedes, Teresa, Annie, mis amigos de hace ya años... Por su cariño, gracias.

Andrés me da siempre motivos y amor para seguir adelante. Mis papás y hermanos Cristina, Pablo, Javier y Daniel... Por ellos, por tenerlos en mi vida, agradezco a Dios.

RESUMEN

Se determinó en terreno la distribución de *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hemiptera: Aphididae) no parasitado, cadáveres de este áfido infectado por hongos entomopatógenos (Zygomyceta: Entomophthorales) y momias del mismo con el parasitoide *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), en distintos microhábitats de plantas de *Medicago sativa* L. (alfalfa). Se encontró que los áfidos no parasitados se ubican preferentemente en la cara inferior de las hojas, patrón que conservaron los áfidos infectados por hongos, mientras que las momias se encuentran principalmente en la cara superior de las hojas.

Para evidenciar la existencia de modificación en la conducta de *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, se hizo experimentos de laboratorio que mostraron que una proporción de éstos eligen el haz de las hojas de *M. sativa* en las últimas horas previas a la momificación, mientras que este microhábitat no fue utilizado por áfidos no parasitados ni por los áfidos parasitados hasta este momento. Se hizo también bioensayos de elección, que no mostraron preferencia por el haz o envés de las hojas como microhábitat de momificación, sino que sugieren una tendencia a abandonar el lugar de alimentación al momento de momificar.

Por último, para evaluar el valor adaptativo de la momificación en el haz de las hojas de *M. sativa* para el parasitoide *A. ervi*, se realizó un experimento de campo, que mostró mayor éxito de emergencia de parasitoides *A. ervi* adulta partir de momias colocadas en la cara superior de las hojas que en la inferior, particularmente en ausencia de residuos de colonia de áfidos.

Se establece así la existencia de una alteración conductual en *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, responsable de la momificación mayoritariamente en el haz de las hojas de *M. sativa*, y se verifica un valor adaptativo para *A. ervi* de esta modificación de la conducta de su hospedero.

ABSTRACT

The within-plant distribution on *Medicago sativa* L. (alfalfa) was determined for unparasitized *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hemiptera: Aphididae), for *A. pisum* infected with fungal pathogens (Zygomyceta: Entomophthorales), and for mummies of this aphid with the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae). Unparasitized aphids and dead aphids infected with fungi were found mainly on the lower surface of the leaves, while *A. pisum*-*A. ervi* mummies were found mainly on the upper surface of the leaves.

Laboratory experiments on the behavior of *A. pisum* parasitized by *A. ervi* showed that a proportion of the replicates chose the upper surface of the leaves of *M. sativa* only during the last hours before mummification, while this microhabitat was not used by non-parasitized aphids. Preference bioassays did not show any preference for the upper or the lower surface of the leaves as mummification site for parasitized aphids. Instead, a tendency to leave the feeding place to mummify was suggested.

Lastly, to evaluate the adaptive value for *A. ervi* of the mummification in the upper surface of *M. sativa* leaves, a field experiment was performed, which showed a higher emergency success of adult *A. ervi* from mummies placed on the upper surface of the leaves of *M. sativa* than on the lower surface, particularly in absence of aphid colony residues.

The existence of behavioral changes in *A. pisum* parasitized by *A. ervi* was established, which were responsible for the mummification mainly in the upper surface of *M. sativa* leaves and the adaptive value for *A. ervi* of this behavioral trait was verified.

INTRODUCCION

Marco Teórico

La elección de microhábitat en los organismos está por lo general estrechamente ligada a la obtención de recurso alimenticio. En organismos de escasa movilidad, y particularmente en los de alimentación pasiva, esta relación es especialmente importante, ya que la riqueza del alimento ingerido depende directamente de la zona de establecimiento del individuo. En este tipo de organismos, y dado que el microhábitat determina también otras condiciones bióticas y abióticas a las que estará expuesto (condiciones de luz, humedad, temperatura, riesgo de depredación, etc), la elección de microhábitat será un factor determinante del desempeño biológico del individuo.

Siendo el microhábitat importante para la adecuación biológica de un organismo, alteraciones conductuales que afecten su elección tendrán consecuencias en su desempeño. En organismos parasitados, existen numerosos casos de alteraciones en los patrones conductuales que afectan la elección de microhábitat (Moore, 1995; Goulson, 1997; Hechtel, 1993; Lafferty et al, 1996; Brodeur and McNeil, 1992), incidiendo, por tanto, en la adecuación biológica del hospedero, en tanto que la adecuación del parásito puede verse beneficiada (Fritz, 1982; Moore, 1995; Hechtel, 1993; Brodeur and McNeil, 1992; Adamo 1998; Maeyama et al, 1994), por efecto de:

- Incremento en su probabilidad de reproducción o transmisión, y/o
- Incremento en sus probabilidades de sobrevivencia (reduciendo sus riesgos de depredación o hiperparasitismo, evadiendo riesgos abióticos)

En estos casos, en el complejo parásito-hospedero, la adecuación biológica del parásito pasa a ser factor determinante de los patrones conductuales. En tanto resulte adaptativa y heredable, la capacidad de modificar la conducta de elección de microhábitat del hospedero será favorecida por la selección natural en el parásito. En términos generales, esta capacidad del parásito será adaptativa cuando la alteración del microhábitat elegido aporte un incremento en su adecuación biológica, en relación a la no-alteración, considerando los costos asociados, entendidos como los recursos (tiempo y energía) asignados a lograr los cambios conductuales (alteraciones sensoriales, neurológicas, etc.) en el hospedero.

Entre los factores que modularán los costos y beneficios asociados a esta alteración conductual en el hospedero se incluyen:

- *Propios del hospedero*: complejidad del sistema involucrado en las conductas de elección del microhábitat (sistema endocrino, nervioso)
- *Propios del ambiente*: Variabilidad en la calidad de microhábitats accesibles mediante modificación de conducta del hospedero, en cuanto a riesgos bióticos y abióticos, predictibilidad.
- *Propios del parásito*: presencia de estadios de vida libre, movilidad de este estadio, complejidad del ciclo de vida (uso de hospederos intermediarios o vectores, períodos de diapausa, etc), número de parásitos en un individuo hospedero, número de hospederos que ocupa un individuo parásito, estado ontogenético del parásito.

En este escenario, si se estudian dos parásitos, dado un hospedero y ambiente común, las diferencias en el ciclo de vida entre estos distintos parásitos serán las que determinarán si es o no adaptativo para cada uno de ellos cambiar la conducta de elección de microhábitat del hospedero. A continuación se plantea un estudio respecto de este problema.

Sistema de Estudio

Los áfidos son insectos fitófagos picadores-chupadores, que se alimentan exclusivamente del floema de la planta hospedera (Auclair, 1961). La elección de microhábitat de forrajeo es determinante de su desempeño biológico, condicionando tanto la calidad del alimento ingerido como las condiciones bióticas y abióticas a las que el insecto está expuesto durante la mayor parte de su vida.

El áfido *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hemiptera: Aphididae) está presente en leguminosas como *Medicago sativa* L. (alfalfa). Se ha reportado en ellos preferencia por

la cara inferior de las hojas de una de sus plantas hospederas, *Pisum sativum* L. (arveja), inducida por compuestos químicos de las ceras epicuticulares (Klingauf, 1978). Esto denota un uso diferencial del espacio, es decir, elección de microhábitat de forrajeo.

Por otro lado, los áfidos son atacados por dos grandes grupos de endoparásitos: los microhimenópteros parasitoides (Hymenoptera: Aphidiidae) y los hongos entomopatógenos (Zygomyceta: Entomophthorales)

Los parasitoides son organismos cuya larva se alimenta exclusivamente del cuerpo de su hospedero, eventualmente matándolo (Godfray, 1994). Los himenópteros de la familia Aphidiidae son parasitoides de áfidos. La hembra ovípara inyectando un huevo en el interior del áfido. Una vez eclosionado éste, la larva se alimenta oralmente en forma pasiva, durante los primeros estadios, de la hemolinfa del hospedero (ayudada, al parecer por una excreción citolítica difundida desde el primer estadio larval) y en forma activa, consumiendo los tejidos restantes durante el cuarto estadio. Pasados estos cuatro estadios larvales (6 a 8 días), durante los cuales el áfido permanece vivo, el parasitoide vacía el tracto digestivo, teje un capullo y entra en pupación. En este momento el áfido muere, formándose la comúnmente denominada "momia", que consta de la cutícula endurecida del áfido conteniendo al parasitoide en metamorfosis, adherida al sustrato. Este estado dura también de 6 a 8 días, al cabo de los cuales el microhimenóptero adulto corta con las mandíbulas un orificio en la sección dorsoabdominal de la momia y emerge. El apareamiento puede ser casi inmediato, completándose el ciclo con una nueva oviposición (Starý, 1988).

Por otro lado, la infección por hongos Entomophthorales en áfidos resulta del contacto con esporas (balistosporas) dispersadas por el aire. Estas tienen una cobertura mucilaginoso responsable de su adhesión a la cutícula del hospedero. Bajo condiciones favorables de temperatura, humedad y nutrientes, las esporas germinan, formándose un tubo germinal que penetra (mecánica y enzimáticamente) la cutícula del áfido, de manera que el hongo empieza a desarrollarse en el hemocele del insecto. Generalmente, invade todos los tejidos internos del hospedero, el cual muere completamente lleno del hongo entre 3 y 6 días después de la infección inicial. En condiciones de humedad alta, las hifas empaquetadas dentro del cadáver forman esporóforos (simples o ramificados), que protruyen a través de la cutícula y, una vez en contacto con el aire húmedo, producen y descargan esporas en forma explosiva (Latzg and Papierok, 1988).

Ambos parásitos, por tanto, tienen una fase de desarrollo durante la cual permanecen en el interior del áfido vivo, consumiéndolo, hasta determinado momento en que éste muere. Es en la fase de transmisión que los ciclos de vida son diferentes: por un lado, el parasitoide pasa por metamorfosis y emerge en estado de vida libre; y por el otro, los hongos entomopatógenos son de transmisión directa, dependiendo de las condiciones microambientales para esporular en forma explosiva al exterior.

Para este estudio se escogió el siguiente sistema: *A. pisum* Harris (Hemiptera: Aphididae, Subfamilia Aphidinae), atacados por *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), y hongos entomopatógenos del orden Entomophthorales (Fungi: Zygomyceta) (principalmente *Erynia neoaphidis* Remaudière et Remaudière), en cultivo de *Medicago sativa* L. (alfalfa).

En terrenos cultivados de alfalfa, observaciones preliminares muestran diferencias en la distribución espacial del áfido *A. pisum* en relación al parasitismo. Los áfidos *A. pisum* se ubican preferentemente en el envés de las hojas o en brotes. En contraste, las momias de estos áfidos (parasitados por microhimenópteros, principalmente *A. ervi*) suelen ubicarse en el haz de la hoja o en zonas más expuestas, alejados de la colonia. Por otro lado, áfidos infectados por hongos entomopatógenos son hallados en el envés de las hojas u otros lugares comunes a las agregaciones de *A. pisum*.

Sobre la base de este patrón observado, se plantea la siguiente hipótesis:

Hipótesis

A. ervi altera el uso de microhábitat de *A. pisum*, lo cual incide en un aumento en la adecuación biológica del parasitoide. Este fenómeno no se daría en el ataque hongos entomopatógenos sobre *A. pisum*.

Para *A. ervi*, teniendo vida libre como adulto, el aumento en su probabilidad de sobrevivencia (dado por una mejor evasión de hiperparasitismo o depredación) mediante el cambio en elección de microhábitat de *A. pisum*, superaría el costo que podría tener para el adulto emergido de una momia alejada de la colonia de áfidos la búsqueda de hospederos, dada su capacidad de movilización (estadio de vida libre, y con capacidad de vuelo) y el uso de señales visuales y olfativas (Powell and Zhang, 1983; Powell and Wright, 1992). El balance daría como resultado neto un incremento en el éxito reproductivo con un costo relativamente bajo. Sería, por tanto, adaptativo para este parasitoide inducir el cambio en la elección de microhábitat del hospedero, hacia lugares expuestos, con condiciones que pudieran favorecer su desarrollo (Brodeur and McNeil, 1992), que además estén alejados de la colonia de áfidos, que actuaría como agente de atracción de enemigos naturales (Budenberg, 1990; Christiansen-Weniger, 1994), y de condiciones poco favorables para el forrajeo de hiperparasitoides (Brodeur and McNeil, 1989).

En el caso de los hongos entomopatógenos (Entomophtorales), su transmisión (reproducción), al ser por esporulación, es maximizada con la cercanía entre el áfido infectado con hongo en estado reproductivo, y los nuevos hospederos potenciales. Este es el caso de un parásito de transmisión directa, cuyo éxito "colonizador" depende directamente de la densidad del hospedero (Janzen 1968, 1973). Además, las condiciones de humedad adecuadas para la infección y el desarrollo del hongo probablemente serían más factibles de darse en las zonas de agregación de áfidos. No sería, por tanto, adaptativo para este tipo de parásito alterar la conducta de elección de microhábitat de *A. pisum*.

Objetivos

El objetivo principal del presente trabajo es investigar un posible cambio conductual en *A. pisum* conducente a alteración en la elección de microhábitat, debido al parasitismo por *A. ervi*, y evaluar el valor adaptativo de esta modificación conductual en el hospedero, para el parasitoide.

Los objetivos específicos del trabajo son:

1. Evaluar el patrón de uso de microhábitat de *A. pisum* sano, parasitado por *A. ervi* e infectado con hongos entomopatógenos en terreno.

2. Caracterizar en laboratorio el aspecto conductual del cambio en el uso de microhábitat en *A. pisum* al estar parasitado por *A. ervi*.

3. i. 2.1. Observar la elección de microhábitat en *A. pisum* no parasitado y en *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, en laboratorio.

ii. 2.2. Caracterizar las preferencias por las distintas superficies de una hoja de alfalfa como microhábitat de momificación en *A. pisum* parasitado por *A. ervi*.

1. Evaluar el valor adaptativo, para *A. ervi*, de este cambio conductual, en terreno, en términos de incremento de la probabilidad de sobrevivencia.

MATERIALES Y METODOS

I. Caracterización de los Patrones de Uso del Microhábitat en Terreno

Se estableció el patrón de utilización de microhábitat mediante evaluaciones en terrenos cultivados de alfalfa (cv. Palihue) del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (I.N.I.A., La Platina), en Santiago.

Se realizó seis evaluaciones a lo largo de la temporada de setiembre-noviembre 1998: tres fechas en dos campos de alfalfa. En cada evaluación se hizo un conteo exhaustivo de áfidos vivos, momias y áfidos muertos por infección con hongos, hallados en los distintos microhábitats de la planta hospedera: cara superior de las hojas (haz), cara inferior de las hojas (envés), brotes o tallos, en 15 transectos de 1m de longitud, paralelos y con 10m de separación entre ellos, a lo largo de una diagonal en el campo (figura 1).

Los áfidos parasitados por hongos o parasitoides no son claramente distinguibles de los no parasitados hasta poco antes de su muerte. Las momias *A. pisum/A. ervi* son distinguibles en terreno por su morfología y coloración, asemejándose a un *áfido A. pisum* hinchado, endurecido y de color café claro. Por otro lado, los áfidos muertos por infección con hongos tienen una coloración rojiza y el cuerpo consumido.

Con estos datos, se hizo un análisis de varianza de cuatro factores (tiempo, localidad, tipo de organismo y microhábitat) y tests a posteriori de Tukey.

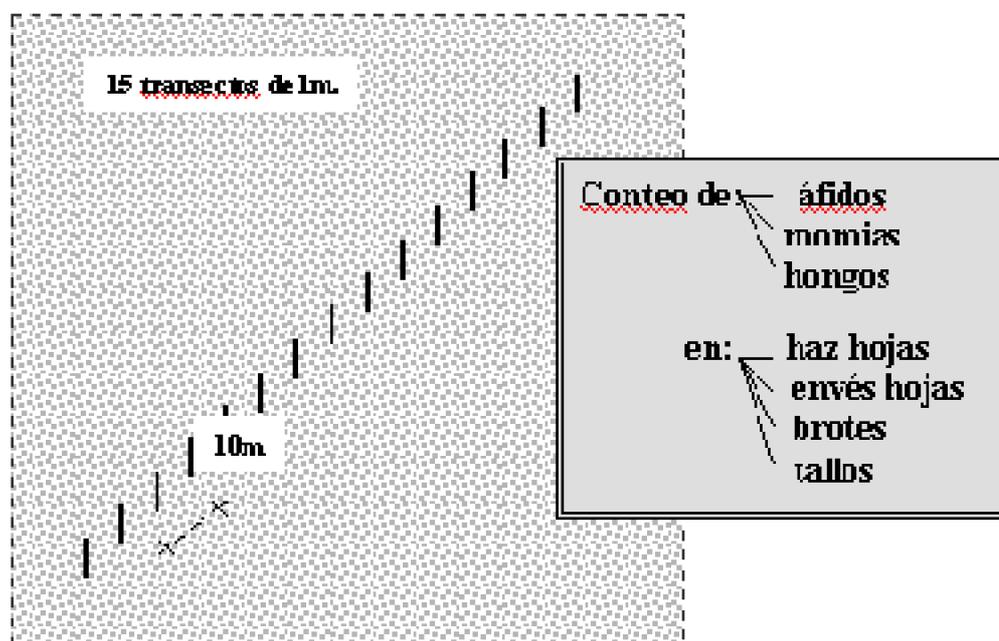


Figura 1. Esquema de la disposición de transectos en un campo de alfalfa para los conteos de áfidos (*A. pisum*), momias (*A. pisum-A. ervi*) y hongos (*A. pisum*-hongos Entomophthorales). Se hizo tres conteos a lo largo de la temporada de setiembre a noviembre de 1998, en dos campos de alfalfa en La Platina (INIA, Santiago), registrando en cada transecto la cantidad de cada uno de estos organismos en los distintos microhábitats de la planta hospedera (haz de las hojas, envés de las hojas, brotes y tallos). La distancia entre transectos fue de 10m, y se completó un total de 15 transectos por campo.

II. Bioensayos de Laboratorio

1. Insectos

Se colectó áfidos *A. pisum* y momias de campos cultivados de *M. sativa* cv. Palihue de La Platina (INIA; Santiago). Se estableció una colonia base de áfidos *A. pisum* en plantas de *Vicia faba* L. (haba), dada su mejor reproducción en laboratorio en este hospedero. Por otro lado, se mantuvo las momias encapsuladas hasta la emergencia de los parasitoides adultos, los cuales fueron identificados como *A. ervi*, utilizando como criterios la venación alar y la rugosidad irregular en el área anterolateral del gaster (Botto y Hernández, 1989) (figura 2), y sexados según la presencia o ausencia de ovipositor. Los *A. ervi* obtenidos

fueron utilizados para parasitar áfidos de la colonia base, manteniéndolos así a través de generaciones, siendo sexados y apareados en cada generación, y utilizando las hembras apareadas para parasitar áfidos de prueba al día siguiente del apareamiento.

Las condiciones de laboratorio para la mantención de los insectos fueron 20 ± 2 °C, y ciclo de luz-oscuridad de 16h/8h.

2. Obtención de Afidos Sincronizados Parasitados

En recipientes aislados mediante una campana plástica con tul en la parte superior, conteniendo plántulas de *M. sativa* cv. Palihue en potes, se colocó alrededor de 150 adultos de *A. pisum* a una hora determinada. Al cabo de 12 horas, éstos fueron retirados de las plántulas, dejando sobre ellas solamente las ninfas nacidas durante ese lapso. De esta manera se obtuvo ninfas de áfidos sincronizadas, para ser parasitadas o no según los tratamientos definidos para cada bioensayo, descritos más adelante.

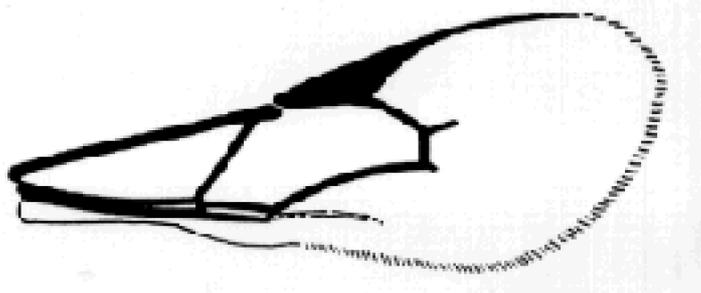


Figura. 2A. Patrón de venación alar de *Aphidius* spp. A nivel de género es característica la fusión de la primera celda cubital y la primera celda discoidal (Botto y Hernández, 1989).



Figura 2B. Vista lateral del gaster de *A. ervi*. A nivel de especie, se puede distinguir *A. ervi* por la presencia de rugosidad irregular en el área anterolateral del gaster (Botto y Hernández, 1989).

Para obtener áfidos sincronizados parasitados, se colocó dentro de un recipiente con plántulas de alfalfa y ninfas de áfidos en su segundo estadio (3 días), una hembra apareada de *A. ervi*, la cual fue retirada también al cabo de doce horas, con lo cual se tiene alrededor de un 40% de parasitismo. Se obtuvo un solo dato experimental de cada recipiente (áfidos parasitados por la misma hembra) para cada bioensayo.

3. Observación de la Conducta de Elección de Microhábitat

Con el objeto de caracterizar si el parasitismo por *A. ervi* produce algún cambio conductual en la elección de microhábitat en áfidos *A. pisum*, se diseñó el siguiente experimento:

En recipientes aislados con plántulas de alfalfa, se colocó individualmente, sobre la tierra del recipiente, áfidos sincronizados de dos tratamientos:

- no parasitados y 1.
- recién parasitados (cuya oviposición por *A. ervi* fue observada en cápsula petri). 2.

Se mantuvo estos recipientes con las mismas condiciones de fotoperíodo y temperatura del mantenimiento de las colonias. Durante los días siguientes, se registró la posición del áfido en la plántula (haz, envés, brote o tallo) cada 12 horas, hasta la momificación en el tratamiento (b).

En ambos tratamientos se obtuvo 12 réplicas experimentales que llegaron a término. Para el tratamiento (a) se inició 23 réplicas experimentales, y para el tratamiento (b) fue necesario iniciar 49 réplicas experimentales, dada la mortalidad en las plántulas obtenidas en laboratorio. En cada observación, se cuantificó la proporción de áfidos ubicados en cada uno de los microhábitats de la planta hospedera.

4. Experimento de Preferencia

Para investigar si se altera en áfidos parasitados la preferencia por las superficies del haz o envés de las hojas de alfalfa, y por la cercanía de áfidos conespecíficos no parasitados, se hizo el siguiente experimento:

Se utilizó plantas de *M. sativa* cv. Palihue, transplantadas exitosamente de terrenos cultivados de La Platina, INIA, ya que las plántulas crecidas en laboratorio no ofrecían un área foliar suficiente. Se utilizó áfidos parasitados 5 días después de la oviposición (2 a 3 días antes de la momificación), y los experimentos fueron hechos con las mismas condiciones de fotoperíodo y temperatura del mantenimiento de las colonias.

Para investigar si *A. pisum* parasitado presenta una preferencia por la superficie del haz o del envés de las hojas de alfalfa como sitio de momificación, se confinó al áfido parasitado, con o sin conespecíficos no parasitados, en un aro inerte (de teflón) entre dos hojas de alfalfa (en una planta viva), teniendo acceso al haz de una de ellas y al envés de la otra. A fin de eliminar un posible efecto de geotropismo, se colocó en posición vertical los ejes foliares menores de las hojas ofrecidas al individuo de prueba (figura 3A). Luego

de 4 días, se observó el lugar de momificación del áfido parasitado.

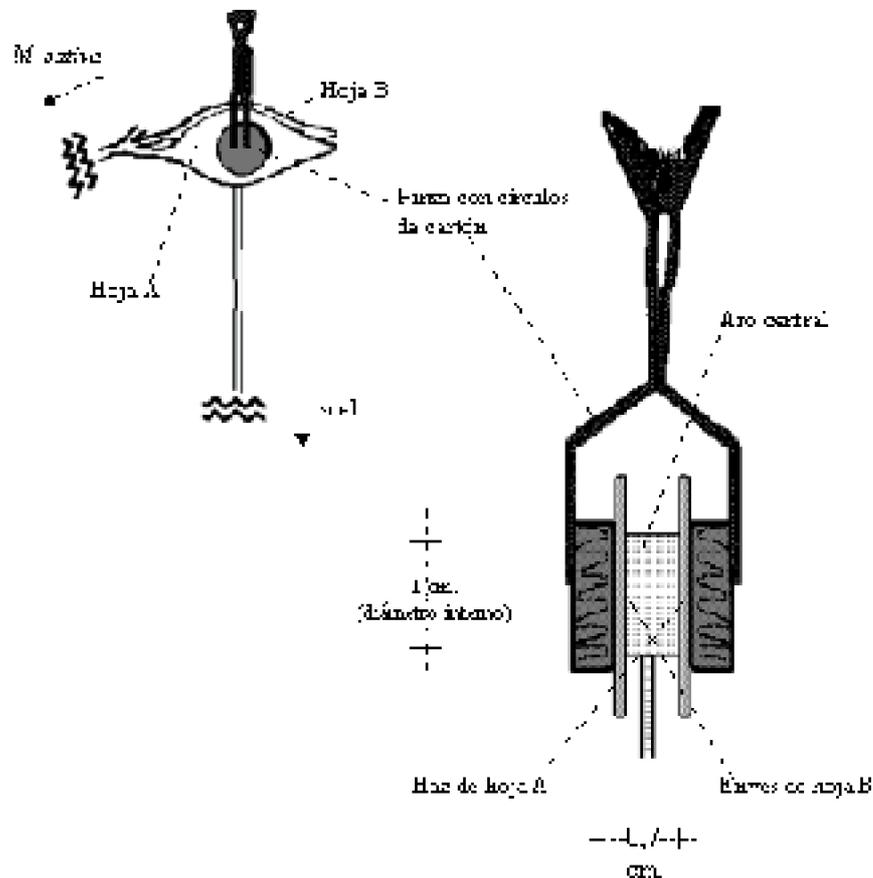


Figura 3A. Diseño del bioensayo de preferencia en el cual se ofreció ambos lados de hojas de *M. sativa* a un áfido *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, colocado en el interior del aro central, a los 5 días de la oviposición. Luego de 4 días, se observó el lugar de momificación.

Por otro lado, para verificar si existe una conducta de “escape” del sitio de alimentación al momento de momificar, o una real preferencia por una de las dos superficies de la hoja de alfalfa como sitio de momificación, se confinó al áfido parasitado en una caja clip adosada a una hoja de alfalfa, que aseguraron que el áfido de prueba tuviera acceso a un solo lado de la misma (haz o envés), y a las paredes internas de la caja. El eje foliar menor de la hoja fue también fijado en posición vertical (figura 3B). Los tratamientos, según el lado de la hoja disponible al áfido parasitado y a la presencia o ausencia de conespecíficos, fueron:

ALTERACION EN LA ELECCION DE MICROHABITAT DE *Acyrtosiphon pisum* (HEMIPTERA: APHIDIDAE) PARASITADO POR *Aphidius ervi* (HYMENOPTERA: BRACONIDAE)

- Haz, con conespecíficos no parasitados (en la misma caja clip),
- Haz, solitario (sin conespecíficos no parasitados),
- Envés, con conespecíficos no parasitados (en la misma caja clip),
- Envés, solitario (sin conespecíficos no parasitados).

Igualmente, se verificó luego de 4 días el lugar de momificación del áfido parasitado.

Se completó un mínimo de 10 réplicas exitosas (que llegaron a momificar) por cada tratamiento, y la estadística se hizo mediante comparaciones de proporciones.

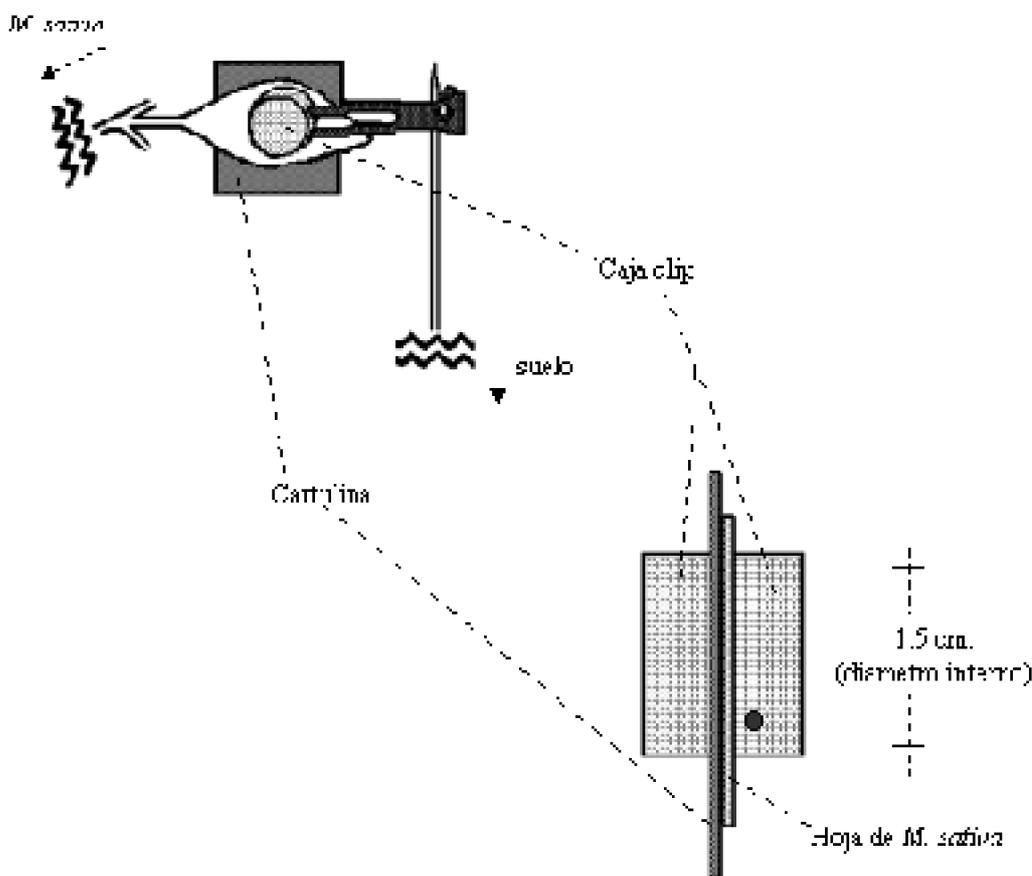


Figura 3B. Diseño del bioensayo en el cual se ofreció un solo lado de una hoja de *M. sativa* a un áfido *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, el cual fue colocado a los 5 días de la oviposición entre las paredes internas de la caja clip y un lado de la hoja de *M. sativa*. Luego de 4 días se observó el lugar de momificación.

III. Experimento de Campo

Con el objeto de evaluar el posible efecto del microhábitat de momificación en las hojas de alfalfa sobre la sobrevivencia del parasitoide *A. ervi*, se diseñó el siguiente experimento de campo, llevado a cabo en La Platina (INIA, Santiago): Se preparó en laboratorio momias *A.pisum-A.ervi* sincronizadas, y se las llevó en su segundo día tras la momificación al terreno cultivado de *M. sativa*, donde fueron adheridas cuidadosamente con goma arábica en distintas posiciones según los siguientes tratamientos:

- | | |
|--|----|
| haz de la hoja, solitaria, | 1. |
| haz de la hoja, con residuos de colonia de <i>A. pisum</i> , | 2. |
| envés de la hoja, solitaria y | 3. |
| envés de la hoja, con residuos de colonia de <i>A. pisum</i> . | 4. |

Los tratamientos fueron ubicados en hojas del tercio superior de plantas de alfalfa similares, elegidas aleatoriamente. Los tratamientos con residuos de colonia de *A. pisum*, se lograron colocando 4 áfidos *A. pisum* adultos en una caja clip en el envés de la hoja, 3 días antes de colocar la momia. Se hizo 15 réplicas por cada tratamiento.

Luego de 9 días, se procedió a observar la existencia del orificio de emergencia del imago, o señales de depredación o hiperparasitismo (determinado mediante disección) en las momias. Con estos datos, se hizo una comparación de proporciones.

RESULTADOS

I. Caracterización de los Patrones de Uso del Microhábitat en Terreno

El análisis de varianza muestra que no hubo efecto significativo de la localidad, pero sí del tiempo, del microhábitat y del tipo de organismo sobre la variable respuesta (cantidad de individuos en cada microhábitat por transecto evaluado).

Asimismo, el análisis de varianza (Tabla 1) muestra un efecto significativo de la interacción microhábitat-organismo ($F=125,519$; $p < 0,000001$), lo que indica que el uso de microhábitat en la planta de alfalfa varía según el organismo registrado. Así, los áfidos *A. pisum* no parasitados fueron encontrados principalmente en el envés de las hojas (figura 4A), al igual que los áfidos infectados por hongos entomopatógenos (figura 4C), mientras que las momias *A. pisum* – *A. ervi* se ubicaron principalmente en el haz de las hojas de alfalfa (figura 4B).

II. Bioensayos de Laboratorio

Observación de la Elección de Microhábitat

De las 49 réplicas que se iniciaron en el tratamiento con áfidos *A. pisum* a los cuales el parasitoide *A. ervi* insertó el ovipositor, la sobrevivencia total en plántulas de *M. sativa* fue de 30,61%, y el éxito de momificación dentro de esta porción fue de 80%.

Tabla 1.- Resultados del análisis de varianza de cuatro factores realizado sobre los datos obtenidos de los conteos en terreno, transformados adecuadamente (raíz cuadrada del número de individuos encontrados por microhábitat por transecto). El factor "Loc." (localidad) se refiere a los campos de alfalfa en los que se hizo los conteos. El factor "Tiempo" se refiere a las fechas de evaluación. El factor "Tipo" se refiere a los organismos registrados: *A. pisum* vivo, momias *A. pisum-A. ervi*, o *A. pisum* muerto por infección por hongos entomopatógenos. El factor "Microhab." (microhábitat) se refiere al haz de las hojas, envés de las hojas, brotes o tallos de las plantas de *M. sativa*.

Efecto	g.l. efecto	C.M. efecto	g.l. error	C. M. error	F	p
Tiempo	4	1,2004	888	0.4387	2,7362	0,27827
Microhab.	3	130,0475	888	0.4387	296,4327	0,00000
Tipo	2	30,8066	888	0.4387	70,2212	0,00000
Loc.- Microhab.	3	1,7281	888	0.4387	3,9390	0,00831
Tiempo – Microhab	12	3,0077	888	0.4387	6,8557	0,00000
Loc. – Tipo	2	7,2958	888	0.4387	16,6301	0,00000
Tiempo – Tipo	8	3,2433	888	0.4387	7,3928	0,00000
Microhab. – Tipo	6	55,0663	888	0.4387	125,5192	0,00000
Loc.- Microhab. – Tipo	6	0,8190	888	0.4387	1,8669	0,08366
Tiempo – Microhab. - Tipo	24	1,2209	888	0.4387	2,7829	0,00001

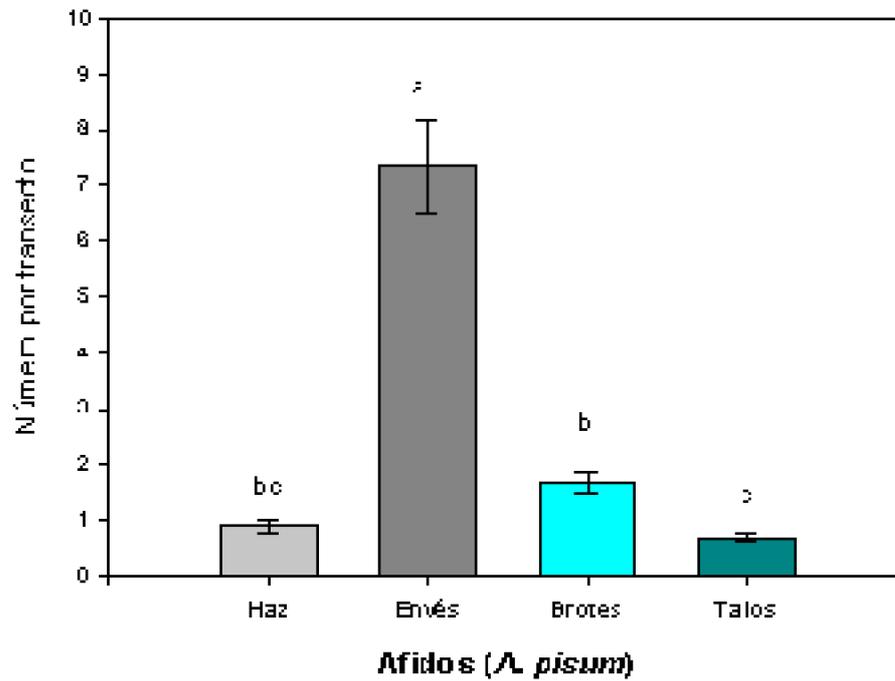


Figura 4A. Distribución de los áfidos *A. pisum* vivos en los distintos microhábitats de *M. sativa*, en terreno.

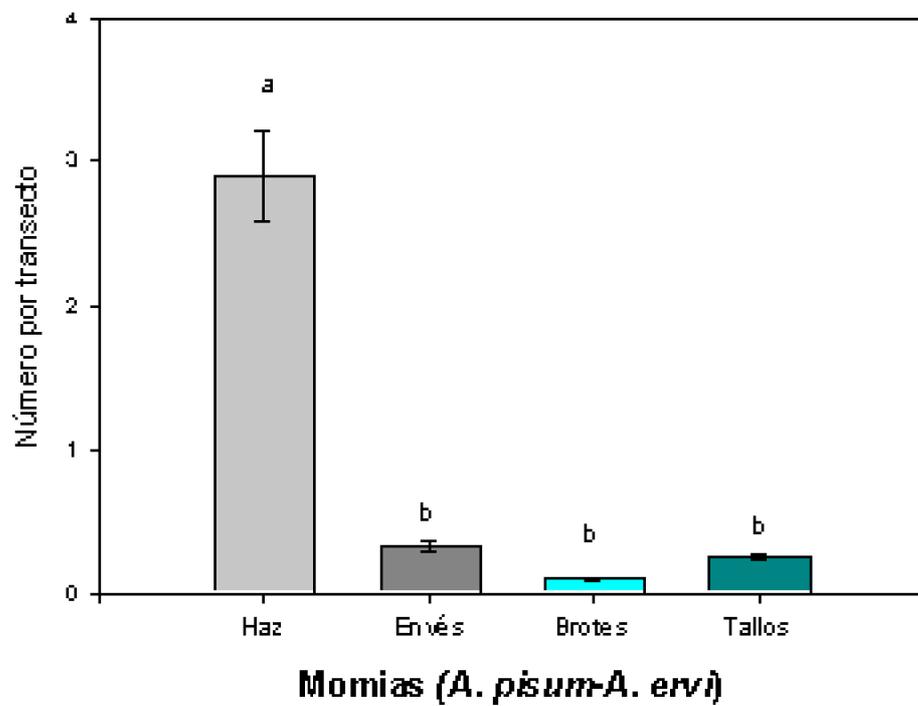


Figura 4B. Distribución de las momias *A. pisum* – *A. ervi* en los distintos microhábitats de *M. sativa*, en terreno.

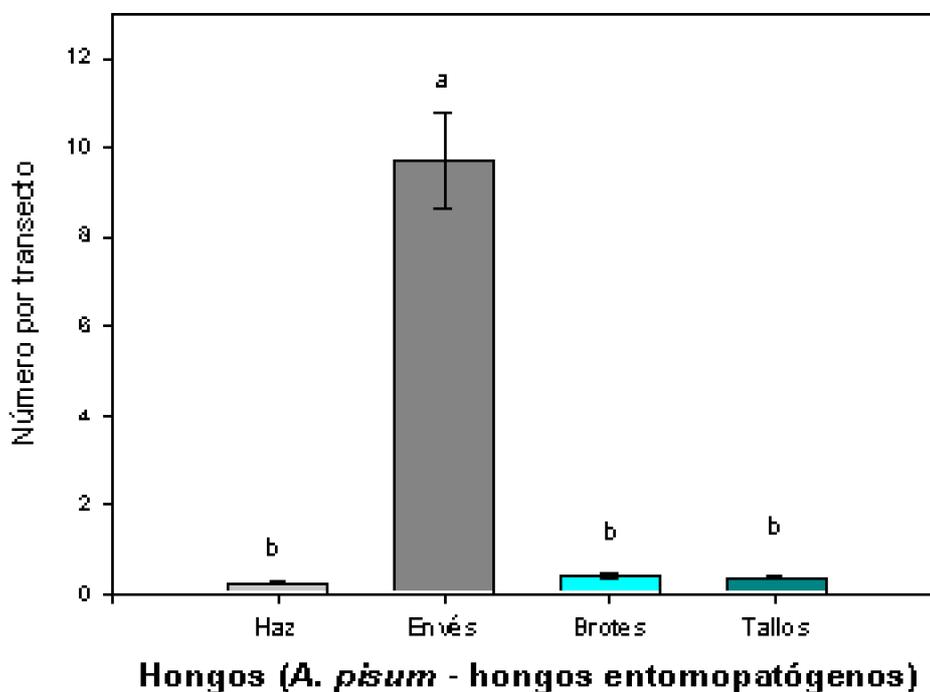


Figura 4C. Distribución de los áfidos *A. pisum* muertos por infección de hongos entomopatógenos en los distintos microhábitats de *M. sativa*, en terreno.

En el tratamiento con áfidos *A. pisum* no parasitados, la sobrevivencia hasta el final del experimento fue de 60%.

Se observó que los áfidos no parasitados se distribuyeron a lo largo del experimento en el tallo, brotes y el envés de las hojas de *M. sativa* (figura 5A), al igual que los áfidos parasitados, excepto que en la última observación se encontró una proporción de momias en el haz de las hojas de la planta hospedera (Figura 5B).

Experimento de Preferencia

Los áfidos parasitados a los que se ofreció ambas caras de hojas de alfalfa mostraron un comportamiento de salida del lugar de alimentación al momento de momificar, ya que se encontró las momias *A. pisum*-*A. ervi* ubicadas principalmente en el aro colocado entre las dos caras de las hojas. Este resultado se encontró tanto en el tratamiento en que se colocó el áfido parasitado solitario ($X^2 = 11,23$; $p = 0,0036$; $n = 13$) como en el que se colocó conespecíficos no parasitados junto con el áfido parasitado de prueba ($X^2 = 11,64$; $p = 0,003$; $n = 11$) (figura 6A).

Asimismo, en los tratamientos en los que se ofreció al áfido parasitado sólo un lado de una hoja de alfalfa, la momificación se dio mayoritariamente en la caja clip (figura 6B), tanto al ofrecerle el haz como el envés de la hoja, y con o sin áfidos conespecíficos no

parasitados. Sin embargo, esto fue significativo solamente en el tratamiento en que se ofreció el envés de la hoja al áfido parasitado solitario ($X^2 = 5,33$; $p = 0,021$; $n = 12$), mostrando los demás tratamientos la misma tendencia ("envés con

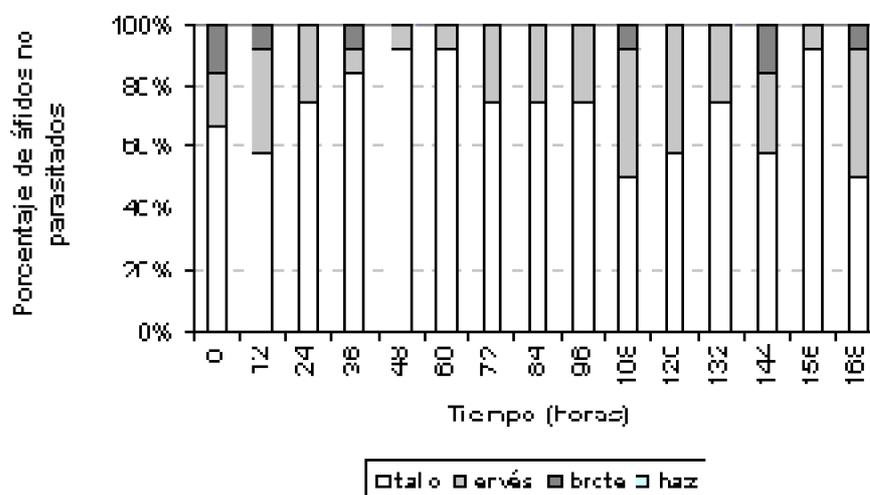


Figura 5A. Porcentajes de áfidos *A. pisum* no parasitados observados en los distintos microhábitats de plántulas *M. sativa*, cada doce horas durante ocho días.

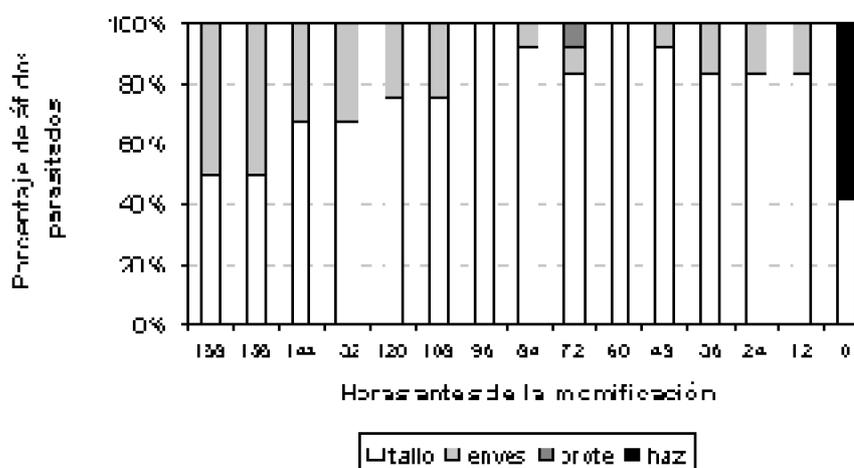


Figura 5B. Porcentajes de áfidos *A. pisum* parasitados por *A. ervi* observados en los distintos microhábitats de plántulas *M. sativa*, cada doce horas desde la oviposición hasta la momificación.

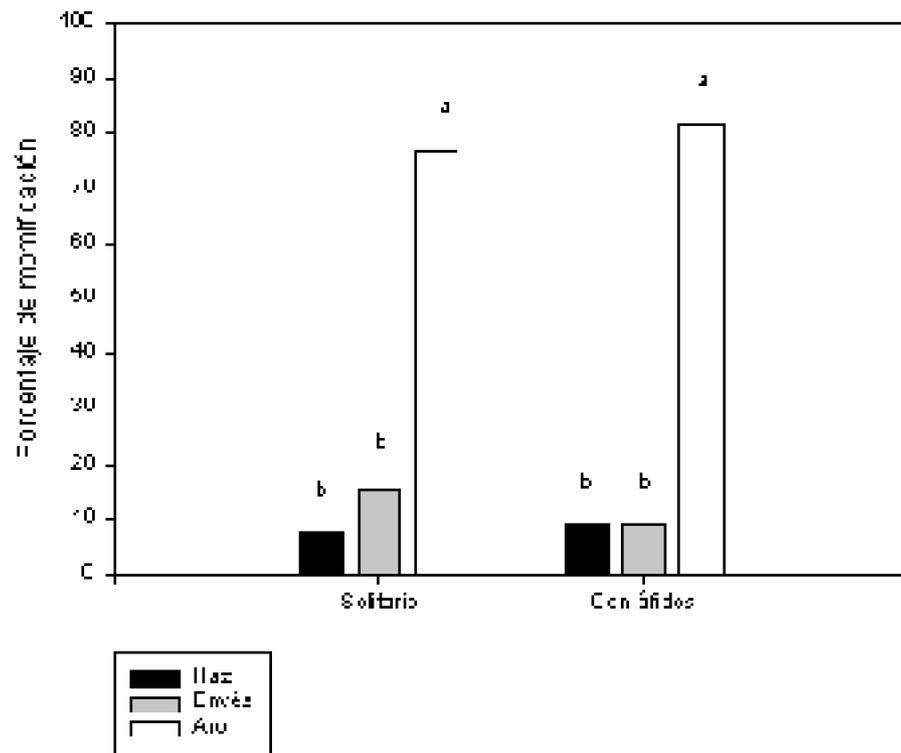


Figura 6A. Porcentajes de momificación en tres superficies ofrecidas a áfidos *A. pisum* parasitados confinados, ya sea solitarios ($n = 13$) o con áfidos conespecíficos ($n = 11$): haz de una hoja, envés de otra (del mismo trifolio) y cara interna del aro central.

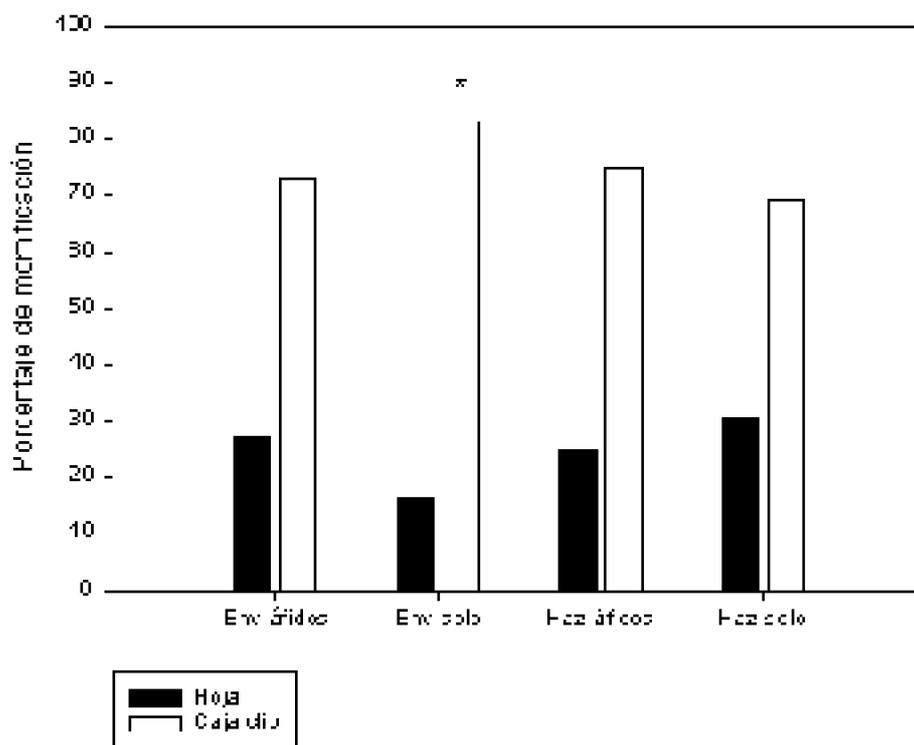


Figura 6B. Porcentajes de momificación en dos superficies ofrecidas a áfidos *A. pisum* parasitados confinados (solitarios o con conespecíficos): un lado de una hoja y las paredes internas de la caja clip. Los grupos de barras corresponden a los distintos tratamientos, según el lado de la hoja que se ofreció al áfido de prueba y si se colocó en forma solitaria o con conespecíficos: Env-áfidos = envés, con conespecíficos (n = 11), Env-solo = envés solitario (n = 12), Haz-áfidos = haz con conespecíficos (n = 12), Haz-solo = Haz solitario (n = 13).

“áfidos”: $X^2 = 2,27$; p = 0,1317; n = 11; “haz con áfidos”: $X^2 = 3,0$; p = 0,0833; n = 12; “haz solitario”: $X^2 = 1,92$; p = 0,166; n = 13).

Experimento de Campo: Evaluación del valor adaptativo del uso de distintos microhábitats para el parasitoide *A. ervi*

La proporción de emergencia de los parasitoides *A. ervi* a partir de las momias colocadas en terreno fue diferente en los distintos tratamientos ($X^2 = 11,947$; $p = 0,0076$; $n = 15$). Las comparaciones múltiples muestran que el tratamiento “haz-solitaria” fue el más exitoso en términos de proporción de emergencia de adultos de este parasitoide a partir de las momias, siendo significativamente distinto de los tratamientos “envés con residuos” y “envés solitaria” (figura 7).

La mayor causa de mortalidad de *A. ervi* contenido en las momias de prueba fue hiperparasitismo, excepto en el tratamiento “haz solitaria”, en el cual hubo un caso de depredación y uno de hiperparasitismo. En el tratamiento “haz con residuos” los hiperparasitoides causaron el 51,43% de las muertes de *A. ervi* antes de la emergencia, en el tratamiento “envés solitaria”, el 77,78%, y en el tratamiento “envés con residuos”, el 72,73%.

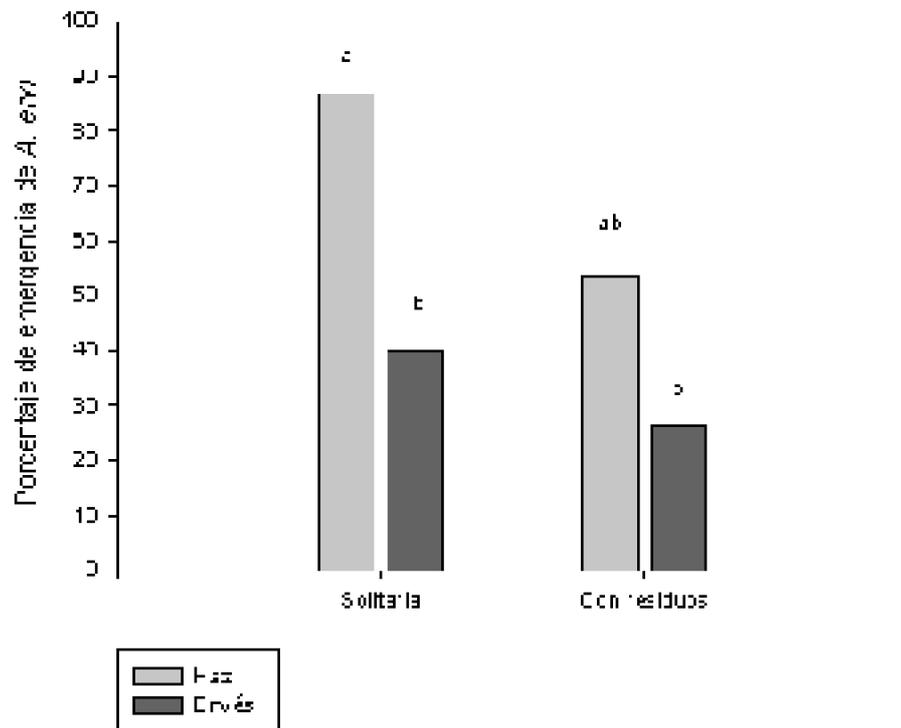


Figura 7. Porcentajes de emergencia de parasitoides *A. ervi* adultos a partir de momias *A. pisum*-*A. ervi* colocadas manualmente en distintos microhábitats de hojas de *M. sativa*: haz o envés, solitaria o con residuos de colonia de áfidos *A. pisum* sobre la misma hoja ($n=15$ para todos los tratamientos).

DISCUSION

Patrón de uso del microhábitat

Los datos obtenidos muestran patrones de distribución en terreno significativamente distintos para los organismos examinados en campos de alfalfa. Los áfidos *A. pisum* fueron hallados principalmente en el envés de las hojas, al igual que los áfidos muertos por infección de hongos entomopatógenos, mientras que las momias resultantes de la interacción áfido - parasitoide *A. pisum* - *A. ervi* fueron halladas mayoritariamente en el haz de las hojas.

Para *A. pisum*, existe heterogeneidad en la distribución de recurso en la planta hospedera *M. sativa*, de acuerdo a las edades y tasas metabólicas de los distintos tejidos. En el caso de los áfidos, que se alimentan por absorción pasiva del floema de la planta hospedera, la zona de inserción del estilete será determinante de la calidad de alimento ingerida, además de las condiciones bióticas y abióticas a las que el insecto estará expuesto. Se dice que existe elección cuando el uso es distinto de la oferta. Es común encontrar agregaciones de áfidos en determinadas zonas de sus plantas hospederas (yemas, brotes, hojas jóvenes) e incluso preferencias por el haz, el envés o las nervaduras, lo que denota un uso diferencial del espacio. Existe, por tanto, elección del microhábitat en la planta hospedera, manifestada en la preferencia por parte de los áfidos

hacia las zonas de mayor retorno energético (mayor flujo de nutrientes) del floema de la planta (Srivastava, 1988), o de mejores condiciones abióticas y/o menor riesgo biótico. La distribución encontrada de *A. pisum* en terreno, significativamente mayor en la cara abaxial de las hojas que en todos los otros microhábitats, denota preferencia por este tejido. Estos datos concuerdan con los antecedentes acerca de la preferencia de *A. pisum* por la cara inferior de las hojas de *P. sativum*, que ha sido correlacionada con la presencia de compuestos fagoestimulantes más fuertes en esta cara de la hoja que en la superior (Klingauf, 1970).

Los hongos entomopatógenos pertenecen a un grupo de “parásitos verdaderos”, que son varios órdenes de magnitud más pequeños que su hospedero, lo ocupan en números que van de un individuo a una gran cantidad por hospedero y tienen poco efecto individual en su éxito reproductivo, si bien en conjunto lo reducen a cero. Siendo que estos parásitos no tienen un estadio de vida libre, la sobrevivencia de sus propágulos depende de su contacto con un miembro de la especie hospedera. Su dispersión (reproducción), al ser por esporulación, es maximizada con la cercanía entre el áfido infectado con hongo en estado reproductivo, y los nuevos hospederos potenciales. Janzen (1968, 1973) introdujo el concepto de los hospederos como islas, colonizadas por los parásitos. En caso de hospederos animales, la “colonización” de nuevos hospederos, está estrechamente relacionada con las tasas de encuentro parásito-hospedero. Si la transmisión es directa, esto implica que la densidad de hospederos en el lugar de liberación de los propágulos afecta directamente el éxito reproductivo del parásito. Por tanto, el microhábitat más ventajoso para una dispersión exitosa de las esporas del hongo entomopatógeno será precisamente el preferido por los áfidos hospederos, lo que concuerda con los datos hallados en terreno.

Por otro lado, cuando existe un estadio de vida libre en el ciclo de vida del parásito, la relación es más compleja. *A. ervi* es un microhimenóptero parasitoide de gran tamaño relativo a su hospedero, al que consume en forma individual reduciendo su potencial reproductivo a cero y eventualmente matándolo (Starý, 1988). Así, si una alteración conductual en el hospedero es capaz de otorgar algún beneficio para el microhimenóptero, éste sería exclusivo para el individuo *A. ervi* que la induzca, ya que no comparte el hospedero con ningún conoespecífico.

Además, luego del período de metamorfosis dentro de la cutícula endurecida del áfido muerto, el parasitoide adulto es un volador eficiente, capaz de localizar y ovipositar activamente en nuevos hospederos (Askew, 1971), valiéndose para ello de señales visuales y químicas (Read et al, 1970; Weseholm, 1981; Powell & Zhang, 83, Powell & Wright, 92, Reed et al, 1994). De esta manera, es de esperar que pueda encontrar y parasitar nuevos hospederos aún emergiendo de un microhábitat distinto de su lugar de agregación.

La sobrevivencia del parasitoide depende de la integridad del hospedero que lo contiene. Este debe permanecer vivo hasta la momificación, y la momia debe luego permanecer intacta para que el microhimenóptero pueda completar en su interior su desarrollo hasta la emergencia como adulto.

Dado que durante el estadio de metamorfosis el parasitoide es particularmente vulnerable, ya que permanece confinado durante 7 a 8 días en el interior de la cutícula

endurecida del áfido muerto adherida al sustrato, posibles alteraciones en la conducta de *A. pisum* parasitado, que lo lleven a momificar en lugares de la planta donde las probabilidades de ataque por enemigos naturales sean menores, pueden conferir ventajas adaptativas para *A. ervi*. Es de esperar que los áfidos parasitados momifiquen lo suficientemente apartados de otros áfidos para aumentar la probabilidad de sobrevivencia del parasitoide, pero no para impedir su subsecuente dispersión (Brodeur & McNeil, 1992).

Existen antecedentes en áfidos parasitados de alteración en la elección de microhábitat. En áfidos del mismo grupo (tribu Macrosiphini) parasitados por el microhimenóptero *Aphidius nigripes* Ashmead, se ha encontrado alteraciones en la elección de microhábitat. Así, *Macrosyphum euphorbiae* (Thomas) parasitados momificaron en lugares alejados del sitio de agregación de los áfidos de su colonia, lo que se interpretó como favorable para la sobrevivencia del parasitoide, mediante reducción de sus riesgos de hiperparasitismo y depredación (Brodeur & McNeil, 1992). Asimismo, en *M. euphorbiae* se encontró, en bioensayos de laboratorio, cambios conductuales del áfido relacionados con el estado fisiológico del parasitoide, tendientes a incrementar la sobrevivencia del último según si éste iba a entrar en diapausa invernal (inducida por frío) o no (Brodeur & McNeil, 1990): estando cerca de la momificación, los áfidos que contenían larvas sin diapausa del parasitoide dejaron el lugar de alimentación y momificaron en la superficie superior de las hojas, mientras que los áfidos con larvas que iban a entrar en diapausa abandonaron la planta hospedera y momificaron en sitios escondidos, interpretándose esto como beneficioso para la pupa del himenóptero al conferirle un refugio para el estado de diapausa invernal. Por otro lado, Höller (1991) encontró, comparando distintos complejos áfido hospedero / microhimenóptero parasitoide, una relación positiva entre el tiempo de desarrollo del parasitoide y la tasa de alejamiento de sus hospederos de la colonia: mientras mayor era el tiempo requerido por el parasitoide para su desarrollo dentro de la momia, mayor cantidad de individuos hospederos abandonaron la planta cerca del momento de la momificación.

La distribución de las momias *A. pisum* - *A. ervi* hallada en terreno sugiere una posible alteración en la conducta de *A. pisum* parasitado, que lo llevaría a momificar en un microhábitat distinto al preferido por el áfido no parasitado, aunque sin abandonar la planta, lo que concuerda con el estudio de Chow & Mackauer (1999), que encontraron que *A. pisum* parasitados por *A. ervi* no abandonan la planta hospedera para momificar, en laboratorio. Sin embargo, dado que los conteos en terreno dan solamente una visión instantánea de la ubicación de los individuos examinados en la planta hospedera, con estos resultados de por sí no es posible discriminar si la diferencia en los patrones de uso de microhábitat en la planta hospedera encontrada para las momias *A. pisum* - *A. ervi* se debe a un cambio conductual en el hospedero al estar parasitado, o más bien refleja posibles preferencias de forrajeo por parte de *A. ervi*, que lo lleven a ovipositar preferentemente sobre áfidos ubicados en la cara adaxial de las hojas de *M. sativa*. Los experimentos de laboratorio se diseñaron con el objeto de evidenciar un posible cambio conductual en *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, que sea responsable de su distribución en terreno.

2. Bioensayos de Laboratorio

Al observar el uso de microhábitat en *A. pisum* parasitado por *A. ervi*, en plántulas de *M. sativa*, desde el momento de la oviposición hasta la momificación, se encontró un cambio en la elección de microhábitat de los áfidos *A. pisum* parasitados por *A. ervi* en las últimas doce horas de vida del hospedero, previas a la momificación. Se observó una proporción de momias en el haz de las hojas de alfalfa, microhábitat que no es utilizado por los áfidos no parasitados, ni por los mismos áfidos parasitados hasta el momento de la momificación.

Este resultado muestra un cambio conductual en una proporción de los áfidos *A. pisum* parasitados, que los lleva a momificar en el haz de las hojas, tras haberse alimentado en otros microhábitats de la plántula de alfalfa, que concuerda con lo inferido de los datos de terreno.

Se espera que los parasitoides modifiquen la conducta del hospedero de forma que coincida con el período de alta vulnerabilidad del primero, tal como el final de su desarrollo larval (Fritz, 1982; Brodeur, 1994). El resultado de este bioensayo concuerda con esta predicción, ya que los áfidos parasitados que cambiaron de microhábitat hacia el haz de las hojas lo hicieron sólo en las últimas doce horas previas a la momificación, que marcaría el inicio de un período vulnerable para el parasitoide. En áfidos *Sitobion avenae* (Fabricius) de la misma tribu que *A. pisum*, parasitados también por *A. ervi*, se tiene evidencia de alteración en las preferencias olfativas, que sería evidente sólo en las últimas horas previas a la momificación. A las 160 horas de la oviposición, los áfidos mostraron repelencia por los semioquímicos volátiles provenientes de un grupo de conoespecíficos sobre la planta hospedera, efecto que no se encontró 120 ni 150 horas tras la oviposición de *A. ervi* (Guerra et al., 1998).

Por otro lado, los experimentos de preferencia por las distintas superficies de la hoja se hicieron con el objeto de evaluar si el cambio conductual implica una alteración de las preferencias, del envés al haz de la hoja de alfalfa, o una tendencia a abandonar el lugar de alimentación y buscar una superficie distinta al momento de la momificación.

Al confinar áfidos parasitados, desde los 5 días tras la oviposición (alrededor de 48 horas antes de la momificación), en un aro inerte entre ambas superficies de hojas de alfalfa similares, se encontró que momificaron preferentemente en el aro, tanto al colocar el áfido parasitado en forma solitaria como con áfidos conoespecíficos no parasitados.

Asimismo, al ofrecerle al áfido parasitado confinado sólo una de las dos superficies de una hoja de alfalfa y una superficie inerte, se encontró una tendencia, consistente en los cuatro tratamientos (con y sin áfidos conoespecíficos no parasitados, y ofreciéndole haz o envés de la hoja de alfalfa) a momificar en la superficie inerte.

Estos resultados en conjunto sugieren que el cambio en el uso de microhábitat observado en *A. pisum* parasitado por *A. ervi* sería, antes que una alteración de la preferencia del áfido, del envés al haz de la hoja de alfalfa, una tendencia a cambiar de

superficie al momento de momificar.

Los experimentos de laboratorio muestran que la distribución distinta en terreno de las momias *A. pisum*-*A. ervi*, respecto de los áfidos *A. pisum* no parasitados correspondería a una alteración conductual en el áfido parasitado, evidente en las últimas horas previas a la momificación, que lo inducen a cambiar de microhábitat. El experimento de campo se diseñó para investigar si esta alteración conductual tiene consecuencias en la adecuación biológica del parasitoide.

Experimento de Campo

En el experimento de campo, se muestra una mayor proporción de sobrevivencia de *A. ervi* a partir de momias colocadas en forma solitaria en el haz de las hojas respecto de las momias colocadas en el envés. Sin embargo, el efecto dejó de ser significativo al introducir la presencia de residuos de colonias de *A. pisum* en la hoja tratada, disminuyendo con este tratamiento la sobrevivencia tanto en las momias ubicadas en el haz como en el envés de las hojas de alfalfa.

Los resultados del experimento de campo indican que, en este sistema, el microhábitat de momificación más ventajoso para el parasitoide *A. ervi*, en términos de sobrevivencia hasta la emergencia del imago, sería el haz de la hoja de alfalfa sin residuos de colonias de *A. pisum*.

La presencia de residuos de colonias de áfidos jugó un papel importante al disminuir, tanto en el haz como en el envés de las hojas, la sobrevivencia de *A. ervi*. Además, en los tratamientos en que se colocó la momia en el haz de una hoja de *M. sativa*, el hiperparasitismo causó cerca del 50% de las muertes, mientras que, de las momias colocadas el envés, más del 70% de los *A. ervi* que no emergieron fueron hiperparasitados.

Estos resultados sugieren que, en efecto, la colonia de *A. pisum*, o sus residuos, tales como la mielcilla, favorecen el ataque de los enemigos naturales. Por otro lado, el ataque por parte de los hiperparasitoides sería proporcionalmente mayor siempre en la cara inferior de las hojas que en la superior. Brodeur y McNeil (1992) sugieren que, dado su tamaño reducido (razón área superficial/volumen alta), el estrés hídrico sería un limitante de la tasa de visitas de los hiperparasitoides a microhábitats expuestos a la radiación solar. Dado que en insectos pequeños la termorregulación es mayormente conductual (Willmer & Unwin, 1981), en este caso, la cara superior de las hojas de *M. sativa* sería menos visitada por estos enemigos naturales de *A. ervi*. Así, la momificación en este microhábitat significaría para *A. ervi* una evasión del hiperparasitismo. Por otro lado, el haz de las hojas, al estar más expuesto a la radiación solar, podría proveer una temperatura más cercana al óptimo para el desarrollo de *A. ervi* que el envés. Taylor (1981) reportó una tasa máxima de desarrollo de *Aphidius rapae* a 27 °C aprox. Asimismo, Gilchrist (1996) reportó una temperatura de 28 °C como el óptimo para la locomoción de *A. ervi*, temperatura que se puede asumir para el desarrollo larval óptimo

del parasitoide (Levins, 1968). La momificación en el haz de la hoja de *M. sativa*, en la primavera de Santiago, podría acercar a *A. ervi* a su temperatura óptima de desarrollo, disminuyendo de esta forma la probabilidad de ataque por enemigos naturales, tanto hiperparasitoides como depredadores, al completar su desarrollo en el menor tiempo posible. Sin embargo, el diseño del experimento no permitió conocer los tiempo de desarrollo postlarval hasta la emergencia de los adultos *A. ervi*, por lo que esta hipótesis no se puede contrastar con los datos obtenidos.

La alteración en la elección de microhábitat (del envés al haz de la hoja de *M. sativa*) hallada en *A. pisum* por efecto del parasitismo por *A. ervi* se traduce, por tanto, en una ventaja adaptativa para el parasitoide, la cual es más marcada en ausencia de residuos de la colonia de áfidos, como agente atractor de enemigos naturales (Read et al., 1970; Budenberg, 1990; Christiansen-Weniger, 1994, Reed et al., 1994).

En insectos parasitados, las alteraciones conductuales encontradas han sido interpretadas de dos maneras: Por un lado, se las ha asociado al incremento de probabilidades de transmisión o sobrevivencia del parásito (Adamo, 1998; Goulson, 1997; Lafferty & Morris, 1996; Robb & Reid, 1996; Müller, 1994; Reitz & Nettles, 1994; Brodeur & McNeil, 1989, 1990, 1992); mientras que, por otro lado, se las ha interpretado como tendientes a incrementar adecuación biológica del hospedero. En términos de fitness inclusivo, se ha considerado el “suicidio adaptativo” (Smith Trail, 1980), que beneficiaría a individuos relacionados genéticamente con el individuo parasitado al incrementar las probabilidades de muerte del parásito en él contenido, mediante el incremento de sus propias probabilidades de muerte (Müller & Schmid-Hempel, 1993; Poulin, 1991; McAllister et al, 1990; McAllister & Roitberg, 1987). También, se ha encontrado una tendencia en las alteraciones conductuales a minimizar los efectos del parásito sobre la adecuación biológica del hospedero (Poulin et al, 1994; Minchella, 1985). Sin embargo, las interpretaciones han sido escasamente contrastadas con datos empíricos acerca del valor adaptativo, sea para el parásito o para el hospedero, de las alteraciones conductuales encontradas, en terreno.

Los patrones de dispersión de áfidos parasitados son variables entre especies (Müller et al, 1997). Como base de las alteraciones en la elección de microhábitat, se ha inferido mecanismos hormonales (Thompson & Kavaliers, 1994) y diferencias en la patología y dinámica de crecimiento larval (Chow & Mackauer, 1999).

Este trabajo evidencia que el parasitismo por *A. ervi*, sea debido a cambios hormonales o a la patología que produce en *A. pisum*, conlleva una alteración conductual en la elección de microhábitat de su hospedero sobre *M. sativa* en las últimas horas previas a la momificación, y que esta alteración (de la cara abaxial a la adaxial de la hoja) resulta en un valor adaptativo para el parasitoide, al incrementar sus probabilidades de sobrevivencia durante la pupación hasta la emergencia del imago.

CONCLUSIONES

Los áfidos *A. pisum* muertos por infección por hongos entomopatógenos no muestran 1. distribución distinta en los microhábitats de la planta de alfalfa a la de los áfidos *A. pisum* no parasitados en terreno, siendo ambos hallados mayoritariamente en el envés de las hojas.

Por otro lado, el patrón de distribución de las momias *A. pisum*-*A. ervi* en los distintos 2. microhábitats de la planta de alfalfa en terreno es diferente del de los áfidos *A. pisum* no parasitados, siendo las primeras halladas preferentemente en el haz de las hojas.

Esta diferencia en la distribución estaría dada por una alteración conductual en los 3. áfidos *A. pisum* parasitados por *A. ervi*, que lo llevan a cambiar de superficie al momento de la momificación.

La alteración en la elección de microhábitat hallada en *A. pisum* por efecto del 4. parasitismo por *A. ervi* se traduce en una ventaja adaptativa para el parasitoide, siendo mayor su porcentaje de sobrevivencia hasta la emergencia del imago al momificar en el haz de la hoja de alfalfa, apartado de conospecíficos no parasitados.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Adamo, S. A. 1998. Feeding supression in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*: Costs and benefits for the parasitic wasp *Cotesia congregata*. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1634-1640. 1.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic Insects*. Heineman Educational, London. 2.
- Auclair, J. L., 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annual Review of Entomology* 8: 439-490. 3.
- Botto, E. & Hernández, M. 1989. Contribución al conocimiento de los enemigos naturales de los áfidos plaga de los cereales en la República Argentina. I. Claves para la identificación de los áfidos momificados y los parasitoides primarios. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 46: 75-85. 4.
- Brodeur, J. 1994. Susceptibility of parasitized insect hosts to predators. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences* 16: 147-153. 5.
- Brodeur, J. & McNeil, J. N. 1989. Seasonal microhabitat selection by an endoparasitoid through adaptive modification of host behavior. *Science* 244: 226-228. 6.
- Brodeur, J. & McNeil, J. 1990. Overwintering microhabitat selection by an endoparasitoid (Hymenoptera: Aphidiidae): Induced phototactic and thigmokinetic responses in dying hosts. *Journal of Insect Behavior* 3: 751 – 763. 7.
- Brodeur, J. & McNeil, J.N. 1992. Host behaviour modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: a strategy to reduce hyperparasitism. *Ecological Entomology* 17: 8.

97-104.

- Budenberg, W. J. 1990. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. 9.
Entomologia Experimentalis et Applicata 55:139-148.
- Chow, A. & Mackauer, M. 1999. Altered dispersal behaviour in parasitised aphids: 10.
parasitoid-mediated or pathology? *Ecological Entomology* 24: 276-283.
- Christiansen-Weniger, P. 1994. Studies on semiochemicals affecting the host 11.
acceptance behaviour of *Asaphes vulgaris* Wlk. (Hymenoptera: Pteromalidae).
Norwegian Journal of Agricultural Sciences 16: 277-282.
- Fritz, R. S. 1982. Selection for host modification by insect parasitoids. *Evolution* 36: 12.
283-288
- Gilchrist, G. W. 1996. A quantitative genetic analysis of thermal sensitivity in the 13.
locomotor performance curve of *Aphidius ervi*. *Evolution* 50: 1560-1572.
- Godfray, H. C. J. 1994. Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology. Princeton 14.
University Press, Princeton. 473 pp.
- Goulson, D. 1997. Modification of host behaviour during baculoviral infection. 15.
Oecologia (Berlin) 109: 219-228.
- Guerra, M., Fuentes-Contreras, E. & Niemeyer, H.M. 1998. Differences in behavioral 16.
responses of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) to volatile compounds,
following parasitism by *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *Ecoscience* 5:
334-337.
- Hechtel, L. J., Johnson, C. L. & Juliano, S. A. 1993. Modification of antipredator 17.
behavior of *Caecidotea intermedius* by its parasite *Acantocephalus dirus*. *Ecology* 74:
710-713.
- Höller, C. 1991. Movement away from the feeding site in parasitized aphids: Host 18.
suicide or an attempt by the parasitoid to escape hyperparasitism?. En L. Polgar, R. J.
Chambers, A. F. G. Dixon e I. Hodek (eds.), *Behaviour and Impact of Aphidophaga*.
pp 45-49. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Janzen, D. H. 1968. Host plants in evolutionary and contemporary time. *American* 19.
Naturalist 102: 592-595.
- Janzen, D. H. 1973. Hosts plants as islands.II. Competition in evolutionary and 20.
contemporary time. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Klingauf, F. 1970. Zur Wirtswahl der Grünen Erbsenlaus, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 21.
(Homoptera: Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 65: 419-427.
- Lafferty, K. D., & Morris, A. K. 1996. Altered behavior of parasitized killifish increases 22.
susceptibility to predation by bird final hosts. *Ecology* 77: 1390-1397.
- Latgé, J. P. & Papierok, P. 1988. Aphid Pathogens. En Minks, A. K. & Harrewijn, P. 23.
(eds.), *World Crop Pests: Aphids: Their biology, Enemies and Control*. Elsevier
Science Publishers B. V., Netherlands, pp. 171-183.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environment*. Princeton University Press, 24.
Princeton New Jersey.

-
- Maeyama, T., Terayama, M., & Matsumoto, T. 1994. The abnormal behavior of *Colobopsis* sp. (Hymenoptera: Formicidae) parasitized by *Mermis* (Nematoda) in Papua New Guinea. *Sociobiology* 34: 115-120. 25.
- McAllister, M. K. & Roitberg, B. D. 1987. Adaptive suicidal behaviour in pea aphids. *Nature* 328: 797-799. 26.
- McAllister, M. K., Roitberg, B. D., Weldon, K. L. 1990. Adaptive suicide in pea aphids: decisions are cost-sensitive. *Animal behaviour* 40: 167-175. 27.
- Minchella, D. J. 1985. Host life history variation in response to parasitism. *Parasitology* 90: 205-216. 28.
- Moore, J. 1995. The Behavior of Parasitized Animals. *Bioscience* 45: 89-96. 29.
- Müller, C. B. 1994. Parasitoid-induced digging behaviour in bumblebee workers. *Animal Behaviour* 48: 961-966. 30.
- Müller, J. & Schmid-Hempel, P. 1993. Exploitation of cold temperature as defence against parasitoids in bumblebees. *Nature* 363: 65-67. 31.
- Poulin, R. 1991. Altered behaviour in parasitized bumblebees: parasite manipulation or adaptive suicide? *Animal behaviour* 44: 174-176. 32.
- Poulin, R., Brodeur, J. & Moore, J. 1994. Parasite manipulation of host behaviour: should hosts always lose? *Oikos* 70: 479-484. 33.
- Powell, W. & Wright, A. F. 1992. The influence of host food plants on host recognition by four aphidiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research* 81: 449-453. 34.
- Powell, W. & Zhang, Z. L. 1983. The reactions of two cereal parasitoids, *Aphidius uzbekistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food-plants. *Physiological Entomology* 8: 439-443. 35.
- Read, D. P., Feeny, P.P. & Root, R. B. 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). *The Canadian Entomologist* 102: 1567-1578. 36.
- Reed, H.C., Tan, S. H., Haapanen, K., Killmon, M., Reed, D. K. & N.C. Elliott. 1994. Olfactory responses of the parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to odor of plants, aphids, and plant-aphid complexes. *Journal of Chemical Ecology* 21: 407-418. 37.
- Reitz, S. R., Nettles, W. C. 1994. Regulation of *Helicoverpa zea* larval behavior by the parasitoid *Eucelatoria bryani*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71:33-39. 38.
- Robb, T. & Reid, M. L. 1996. Parasite-induced changes in the behaviour of cestode-infected beetles: Adaptation or simple pathology? *Canadian Journal of Zoology* 74: 1268-1274. 39.
- Smith Trail, D. R. 1980. Behavioral interactions between parasites and hosts: host suicide and the evolution of complex life cycles. *American Naturalist* 116: 77-91. 40.
- Srivastava, P. R. 1988. Nutritional Physiology. En A. K. Minks. & P. Harrewijn. (eds.), *World Crop Pests: Aphids: Their Biology, Enemies and Control (A)*. pp. 99-115. 41.
-

Elsevier Science Publishers B. V., Netherlands.

Starý, P. 1988. Parasites: Aphidiidae En A. K. Minks & P. Harrewijn (eds.), World Crop Pests: Aphids: Their Biology, Enemies and Control (A). pp. 171-183. Elsevier Science Publishers B. V., Netherlands. 42.

Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. The American Naturalist 117: 1-23. 43.

Thompson, S. N. & Kavaliers, M. 1994. Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour. Parasitology 109: S119-S138. 44.

Weseholm, R. M. 1981. Host location by parasitoids. En D. D. Nordlund, R. L. Jones, y W. J. Lewis (eds.), Semiochemicals, Their Role in Pest Control. Pp 79-95. Wiley, New York. 45.

Willmer, P.G. & Unwin, S. 1981. Field analyses of insect heat budget: reflectance, size and heating rates. Oecologia 50: 250-255. 46.