



**“Redescubriendo interacciones
poco exploradas: potencialidades y limitantes de los
parasitoides del estado adulto de chinches fitófagas
(Hemiptera: Pentatomidae) como agentes de
control biológico”**

(Tesis Doctoral)

Lic. María Candela Barakat

Directora Dra. María Fernanda Cingolani



A la UNLP, que me convirtió en quien soy

Agradecimientos

A Fer, que recorrió este camino conmigo, y tantas veces me dijo lo orgullosa que se sentía de mí. Gracias por tus enseñanzas, por transmitirme tu pasión por las chinches y por ser paciente con tu primera “hija académica”.

A Gerardo, de quien heredé el desafiante mundo de los taquínidos.

A mi familia que me permitió estudiar y siempre me incentivó a seguir creciendo. Gracias por fomentar mi amor por la naturaleza y permitirme elegir mi propio camino.

A mi familia política, que hizo que la ciudad de La Plata también sea mi hogar.

A Fran, mi compañero en esta aventura que es la vida.

A mis amigos de la facultad, que a fuerza de risas, mates y chipa convirtieron los momentos de mayor estrés en un disfrute.

Al CEPAVE, que me regaló una hermosa familia académica. También quiero agradecer a Nancy, que me abrió las puertas del grupo de Ecología de Plagas y Control biológico y a cada una de las investigadoras por estar siempre dispuestas a aconsejarme y ayudarme.

A Eli y Ali que cuidaron tanto de los “bichos” como de mí.

A Maru, Franco, Coqui, Flor, Juli, Sofi S., Sofi D. y Ema con quienes coincidí en el camino de la tesis y que compartieron tanto tiempo conmigo en el laboratorio y en el campo. Gracias por todos los mates, las risas y los llantos, dentro y fuera de las paredes del CEPAVE. Sin ustedes hubiese sido imposible.

Gracias particularmente a mi “hermana putativa”, Sofi Díaz, que me ayudó con los ensayos, las colonias y cuidó siempre con tanto amor de mis parasitoides cuando yo no estaba.

A Maria Luisa, que con infinita paciencia respondió tantas preguntas sobre taquínidos, siempre recibíendome con calidez y transmitiéndome su amor por estas moscas.

A Dile y Santolo, que tanto me ayudaron con mis ensayos en su paso por la Argentina.

A Rodrigo y a Dani, que me ayudaron con la identificación de todos los parasitoides.

A Graciela que me ayudó con todos los análisis estadísticos y con las interpretaciones matemáticas que tanto trabajo me costaron.

A todos aquellos que compartieron conmigo imágenes que hoy están plasmadas en esta tesis. También a quienes me ayudaron a tomarlas, especialmente a Eli y Luis.

A Laura que embelleció todas las imágenes y realizó las composiciones de las figuras.

A los productores, que amablemente prestaron sus predios para los muestreos y colectas de insectos.

Al jurado, por sus aportes para que este trabajo mejore.

A las autoridades de postgrado de la FCNyM.

A CONICET, por financiar mis estudios de doctorado.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP, que no sólo me formó como profesional, sino también como persona y me permitió conocer gente maravillosa.

A la UNLP, que me hizo sentir orgullosa de haber recibido educación pública, gratuita y de calidad.

A mí misma que, a pesar de ser mi más severa crítica, no me di por vencida.

INDICE

Resumen	<u>6</u>
Abstract	<u>10</u>

Introducción general

☞ Las chinches plaga de la familia Pentatomidae.....	<u>13</u>
☞ Control químico de chinches.....	<u>15</u>
☞ Manejo integrado de plagas (MIP) y Control Biológico.....	<u>15</u>
☞ Enemigos naturales de las chinches.....	<u>17</u>
☞ Objetivos.....	<u>19</u>

Capítulo 1: Asociaciones entre chinches fitófagas (Hemiptera: Pentatomidae) y sus parasitoides del estado adulto en el Cinturón Hortícola Platense (CHP)

☞ Introducción.....	<u>20</u>
☞ Materiales y Métodos.....	<u>27</u>
☞ Resultados.....	<u>30</u>
☛ Abundancia de chinches.....	<u>30</u>
☛ Diversidad de parasitoides encontrados.....	<u>32</u>
☛ Parasitoides sobre <i>Edessa meditabunda</i>	<u>35</u>
☛ Parasitoides sobre <i>Nezara viridula</i>	<u>36</u>
☛ Parasitoides sobre otros pentatómidos del complejo de chinches fitófagas.....	<u>38</u>
☛ Vegetación espontánea asociada a los cultivos.....	<u>38</u>
☞ Discusión.....	<u>39</u>

Capítulo 2: Redescubriendo una interacción: *Neobrachelia edessae* (Diptera: Tachinidae) como antagonista de la chinche plaga *Edessa meditabunda* (Hemiptera: Pentatomidae)

☞ Introducción.....	<u>43</u>
☞ Materiales y Métodos.....	<u>47</u>
☞ Resultados.....	<u>50</u>
☛ Desempeño del parasitoide.....	<u>51</u>
☛ Éxito de pupas y adultos.....	<u>53</u>
☛ Impacto del parasitoidismo sobre el hospedador	<u>55</u>
☛ Longevidad de chinches.....	<u>55</u>
☛ Fecundidad de chinches.....	<u>56</u>
☛ Fertilidad de chinches.....	<u>59</u>
☛ Tiempo de desarrollo de la F1.....	<u>61</u>
☛ huevo a pupa.....	<u>61</u>

✂ pupa a adulto.....	61
✂ longevidad de adultos.....	62
🐜 Resultados morfológicos y comportamentales.....	62
☞ Discusión.....	67

Capítulo 3: Los parasitoides del estado adulto de chinches fitófagas: un nicho vacante en *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae)

☞ Introducción.....	79
☞ Materiales y Métodos	83
🐜 <i>Trichopoda pictipennis</i>	83
🐜 <i>Hexacladia smithii</i>	85
☞ Resultados	87
🐜 <i>Trichopoda pictipennis</i>	87
✂ Parasitoidismo de hembras de <i>T. pictipennis</i>	87
I. jóvenes y viejas usando <i>P. guildinii</i> como hospedador....	87
II. jóvenes y viejas (n=28) usando <i>N. viridula</i> como hospedador.....	88
III. jóvenes usando <i>P. guildinii</i> o <i>N. viridula</i> como hospedador.....	90
IV. viejas usando <i>P. guildinii</i> o <i>N. viridula</i> como hospedador.....	91
V. jóvenes usando <i>N. viridula</i> como hospedador y hembras viejas usando <i>P. guildinii</i> como hospedador.....	92
✂ Comparación de medidas morfométricas entre adultos de <i>T. pictipennis</i> desarrollados sobre distinta especie de hospedador.....	93
🐜 <i>Hexacladia smithii</i>	94
☞ Discusión.....	97
Consideraciones finales.....	106
Referencias.....	109

- Resumen -

En la Argentina, varias especies de hemípteros de la familia Pentatomidae atacan diversos cultivos de importancia económica. Estos insectos son considerados plagas importantes del cultivo de soja y de varios cultivos hortícolas, sobre todo de la familia Solanaceae. Las especies de pentatómidos más importantes son *Piezodorus guildinii*, *Nezara viridula*, *Edessa meditabunda* y *Diceraeus furcatus*. Estos fitófagos son atacados por distintos gremios de enemigos naturales, potenciales agentes de control biológico, que intervienen en la regulación poblacional de estas plagas. Uno de ellos es el representado por los parasitoides que atacan a las chinches en el estado de huevo. Por otra parte, los parasitoides que atacan el estado adulto de las chinches se encuentran representados por varias especies de dípteros de la familia Tachinidae (subfamilia Phasiinae) y por algunos microhimenópteros de la familia Encyrtidae. En ambos casos se trata de parasitoides koinobiontes, que atacan a las chinches en el estado adulto o en su último estadio ninfal y cuyos estados preimaginales se desarrollan dentro del cuerpo del hospedador, teniendo el potencial de disminuir la longevidad, fecundidad y fertilidad de las chinches. En tanto los dípteros de la subfamilia Phasiinae son endoparasitoides solitarios y emergen del hospedador en su último estadio larval para empupar en el ambiente, los encértidos pueden completar todos sus estados dentro del cuerpo del hospedador, emergiendo en el caso de las especies gregarias más de un adulto de una misma chinche.

El conocimiento que se tiene sobre los parasitoides del estado adulto de chinches fitófagas resulta en muchas ocasiones escaso y fragmentado, sobre todo en lo referente a los parasitoides del orden Diptera. En los alrededores de la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina, área de estudio que comprende este trabajo de tesis, algunas especies de hemípteros fitófagos de la familia Pentatomidae son plagas recurrentes que aparecen tanto en cultivos extensivos como en hortícolas. También resulta frecuente la presencia de parasitoides que los atacan tanto en su estado de huevo como en su estado adulto. Dentro de los dípteros taquínidos de la subfamilia Phasiinae, algunas de las especies más frecuentemente registradas son *Trichopoda pictipennis* y *Neobrachelia edessae*, parasitando a *N. viridula* y *E. meditabunda* respectivamente, que son los dos hemípteros plaga más abundantes en los cultivos hortícolas de la región. Al igual que el resto de los parasitoides, ambas especies de moscas son de vida libre en su estado adulto, y si bien el conocimiento acerca de su dieta en condiciones naturales todavía resulta insuficiente, se estima que utilizan recursos florales como alimento. En torno a las especies de microhimenópteros de la familia Encyrtidae, se ha registrado a *Hexacladia smithi* en la zona de estudio atacando tanto a *D. furcatus* como a *E. meditabunda*.

El objetivo general de este trabajo de Tesis Doctoral fue recabar información sobre las interacciones entre las especies plaga o perjudiciales de pentatómidos y las especies parasitoides que atacan a su estado adulto en los alrededores de la ciudad de La Plata, así como también analizar la potencialidad que estos enemigos naturales tienen como agentes de control biológico. Los objetivos particulares abordados fueron:

1) Describir la diversidad de parasitoides taquínidos de la subfamilia Phasiinae y sus asociaciones de tipo hospedador-parasitoide con los pentatómidos plaga en el Cinturón Hortícola Platense (CHP). Además, se discute la relación entre la matriz de paisaje en la que se insertan distintos predios productivos con la presencia de hemípteros plaga y sus parasitoides (Capítulo 1),

2) Describir características propias del ciclo biológico de *N. edessae* cuando se desarrolla sobre *E. meditabunda*, y evaluar su potencial como agente de control biológico de esta chinche mediante cuantificaciones de su desempeño, así como de los efectos sobre la longevidad, fecundidad y fertilidad del hospedador (Capítulo 2),

3) Evaluar el efecto de la acumulación de huevos por depositar y la limitación por escasez de tiempo de hembras de *T. pictipennis* sobre el parasitoidismo de adultos de *P. guildinii*, así como el desempeño de este parasitoide como agente de control biológico de esta chinche (Capítulo 3),

4) Recabar información sobre los tiempos de desarrollo y el ciclo vital de *H. smithii*, así como también evaluar el desempeño de hembras de este parasitoide criadas a partir de su hospedador predilecto (*D. furcatus*) o de *P. guildinii*, cuando parasitoidiza a este último. (Capítulo 3).

Se realizaron muestreos durante las temporadas estivales de los años 2020 a 2024 en diferentes predios hortícolas del CHP y algunos lotes de soja ubicados en los alrededores de la ciudad de La Plata. Las cuatro principales especies de pentatómidos plaga, anteriormente mencionadas, fueron colectadas y llevadas al laboratorio, para el establecimiento de crías, tanto de los hospedadores como de los parasitoides. Para la realización del primer objetivo se realizaron muestreos en tres predios distintos del CHP, donde se colectaron chinches a lo largo de 50 metros de cultivo, tomando como datos la especie vegetal implantada, la vegetación espontánea asociada, las especies de chinches colectadas, y la modalidad de cultivo (a cielo abierto o bajo invernáculo). Las chinches fueron mantenidas en el laboratorio hasta la emergencia de parasitoides. Se logró recabar información sobre las relaciones que ocurren naturalmente en el campo entre diferentes dípteros parasitoides de la familia Tachinidae y algunas de las chinches mayormente encontradas en el CHP, como *Nezara viridula* y *Edessa meditabunda*. Particularmente pareciera que la matriz de paisaje en la que se inserta cada predio productivo tiene un efecto sobre la presencia de pentatómidos plaga y sus parasitoides.

Para llevar a cabo los objetivos específicos número 2, 3 y 4, se realizaron ensayos de no elección entre las siguientes especies de parasitoide-hospedador: *N. edessae* y *E. meditabunda*, *T. pictipennis* y *P. guildinii*, *T. pictipennis* y *N. viridula*, y *H. smithii* y *P. guildinii*. En lo referente a la interacción entre *N. edessae* y *E. meditabunda*, se evaluó el desempeño del parasitoide en función de: 1) el tiempo de exposición a los hospedadores, 2) el sexo de los hospedadores ofrecidos, 3) el número de machos de *N. edessae* disponibles para la cópula, 4) la procedencia de la generación parental del parasitoide (a partir de chinche parasitada en el campo, o de la cría de laboratorio) y 5) el número de larvas presentes dentro del cuerpo del hospedador. A su vez, se evaluaron los efectos del parasitoidismo sobre la longevidad, fecundidad y fertilidad del hospedador. Finalmente, se registró la duración de distintos tiempos del ciclo vital del parasitoide (desde huevo a pupa, y desde pupa a adulto), y la longevidad de la F1 en función de: 1) el número de

larvas presentes dentro del cuerpo del hospedador, 2) el sexo del hospedador, 3) el sexo de la F1 de *N. edessae*, 4) la procedencia de la generación parental del parasitoide (campo o laboratorio). Las proporciones de parasitoidismo aumentaron a mayor tiempo de exposición, mayor número de machos del parasitoide, y cuando el origen de la generación parental se correspondía con individuos que provenían de chinches que habían sido parasitoidizadas en el campo. Por el contrario, el sexo del hospedador no afectó el desempeño del parasitoide, es decir que *N. edessae* parasitoidiza por igual machos y hembras de *E. meditabunda*. Los resultados indican que la probabilidad de que el parasitoide llegue al estado de pupa es mayor cuando la larva se desarrolla en solitario, cuando la hembra parental ha copulado con más de un macho y cuando la generación parental proviene de chinches de campo. El sexo del hospedador en cambio no pareciera ser un factor influyente. A su vez, el número de pupas del parasitoide a partir de los cuales emergieron moscas adultas no fue afectado por ninguna de estas variables. Acerca de los efectos del parasitoidismo sobre la longevidad, fecundidad y fertilidad del hospedador, se encontraron diferencias significativas entre chinches parasitoidizadas y no parasitoidizadas, reduciéndose significativamente los tres parámetros cuando el hospedador resultó atacado por el parasitoide. Al analizar los resultados en torno al tiempo de desarrollo de la progenie del parasitoide (F1), se encontró que solamente el número de larvas dentro del hospedador afectó el tiempo de desarrollo de la progenie del parasitoide desde huevo a pupa, siendo significativamente más corto cuando la larva del parasitoide se desarrolló en solitario. El resto de los parámetros evaluados no influyeron en la duración de las etapas del ciclo de vida, ni en la longevidad de los adultos de la F1. El trabajo realizado aquí constituye una primera aproximación a la interacción entre *N. edessae* y *E. meditabunda*, descrita hace varias décadas, pero poco explorada. El potencial de este parasitoide como agente de control biológico de esta plaga es bueno, debido a los efectos del parasitoidismo sobre la longevidad, fecundidad y fertilidad del hospedador.

En torno a *P. guildinii*, esta es la única especie de chinche de las cuatro anteriormente mencionadas que no es atacada por parasitoides en su estado adulto. Sin embargo, hay escasos registros de adultos de esta chinche parasitoidizados, indicando la presencia de posibles candidatos a ocupar ese nicho vacante. Durante el desarrollo de esta tesis se han realizado avances en la descripción del desempeño que tienen tanto *H. smithii* como *T. pictipennis* cuando se desarrollan sobre *P. guildinii*. Ambas especies logran completar su ciclo de vida sobre esta especie de pentatómido. Se confirmó que el envejecimiento de las hembras de *T. pictipennis* influye en la decisión de parasitar un hospedador no preferido como lo es *P. guildinii*. A su vez, se evaluó el rol de *H. smithii* como potencial enemigo natural de *P. guildinii* comparando el desempeño de dos grupos de parasitoides de diferente origen. Un primer grupo constó de hembras de *H. smithii* cuya generación parental se desarrolló sobre *D. furcatus*, mientras que un segundo grupo se compuso de avispas cuya generación parental se había desarrollado sobre *P. guildinii*. El desempeño al parasitar y desarrollarse sobre *P. guildinii* fue mejor en el primer grupo en comparación con el del segundo grupo. A futuro, restaría evaluar los posibles efectos del parasitoidismo sobre el hospedador, en ambas interacciones. Cabe destacar que parte de los resultados de este capítulo ya han sido publicados (Barakat et al. 2022a), dado el interés en *P. guildinii* y sus potenciales controladores biológicos. El estudio de nuevas asociaciones entre especies plaga y posibles enemigos naturales resulta importante desde el punto de vista del control biológico aplicado, ya que las nuevas asociaciones cuentan con ventajas

que muchas interacciones bien establecidas ya no poseen. Las interacciones hospedador parasitoide bien establecidas se encuentran moldeadas por procesos coevolutivos que pueden llevar a un equilibrio fisiológico desventajoso para la eficiencia del parasitoide.

Esta tesis brinda información relevante para el diseño de futuros programas de control biológico de chinches en la región, ya que se ha contribuido al conocimiento de diferentes interacciones entre hemípteros de la familia Pentatomidae y algunos de sus enemigos naturales, tanto en condiciones de campo como en laboratorio. Las especies aquí estudiadas han demostrado poseer un buen potencial como enemigos naturales, encontrándose bien establecidas en distintos predios del CHP, así como en lotes de soja de los alrededores de la ciudad de La Plata. Resta seguir indagando en los efectos beneficiosos de estos parasitoides, ya sea en su rol como controladores biológicos de chinches, así como también en su papel de polinizadores.

- Abstract -

In Argentina, several species of hemipterans from the family Pentatomidae attack various economically important crops. These insects are considered important pests of soybean crops and several horticultural crops, especially those in the family Solanaceae. The most important pentatomid species are *Piezodorus guildinii*, *Nezara viridula*, *Edessa meditabunda*, and *Diceraeus furcatus*. These phytophagous species are attacked by different groups of natural enemies, potentially biological controllers, which intervene in the population regulation of these pests. One of these groups is represented by the parasitoids that attack stink bugs in the egg stage. On the other hand, the parasitoids that attack stink bugs in the adult stage are represented by several species of dipterans from the family Tachinidae (subfamily Phasiinae) and by some microhymenoptera from the family Encyrtidae. In both cases, they are koinobiont parasitoids, which attack stink bugs in their adult or last nymphal stage. Their preimaginal stages develop within the host's body, potentially decreasing the stink bugs' longevity, fecundity, and fertility. While Dipterans of the subfamily Phasiinae are solitary endoparasitoids and emerge from the host in their last larval stage to pupate in the environment, encyrtids can complete all their stages within the host's body, with more than one adult emerging from a single stink bug in the case of gregarious species.

Knowledge about parasitoids of the adult stage of phytophagous stink bugs is often scarce and scattered, especially regarding parasitoids of the order Diptera. In the surrounding areas of La Plata city (Buenos Aires Province, Argentina), the study area covered by this thesis, some species of phytophagous hemipterans of the family Pentatomidae are common pests that appear in both extensive and horticultural crops. The presence of parasitoids that attack stink bugs both in their egg and adult stages is also common. Among the tachinid flies of the subfamily Phasiinae, some of the most frequently recorded species are *Trichopoda pictipennis* and *Neobrachelia edessae*, parasitizing *N. viridula* and *E. meditabunda*, respectively, which are the two most abundant hemipteran pests in horticultural crops in the region. Like the rest of the parasitoids, both species of flies are free-living as adults, and although knowledge about their diet under natural conditions is still insufficient, it is estimated that they feed on floral resources. Regarding the microhymenoptera species of the family Encyrtidae, *Hexacladia smithi* has been recorded in the study area attacking both *D. furcatus* and *E. meditabunda*.

The general objective of this doctoral thesis was to gather information on the interactions between pest stink bugs of the family Pentatomidae and the parasitoid species that attack their adults in the surroundings of the city of La Plata, as well as to analyze the potential of these natural enemies as biological control agents. The specific objectives addressed were:

- 1) To describe the diversity of tachinid parasitoids of the subfamily Phasiinae and their host-parasitoid associations with pest species of the family Pentatomidae in the La Plata Horticultural Belt (CHP). In addition, the relationship between the landscape matrix in which different productive farms are inserted and the presence of pest hemipterans and their parasitoids is discussed (Chapter 1),

2) To describe the characteristics of the biological cycle of *N. edessae* when it develops on *E. meditabunda*, and evaluate its potential as a biological control agent of this stink bug by quantifying its performance, as well as the effects on the longevity, fecundity and fertility of the host (Chapter 2),

3) To evaluate the effect of both eggs and time limitation on females of *T. pictipennis* on the parasitism of adults of *P. guildinii*, as well as the performance of this parasitoid as a biological control agent of this stink bug (Chapter 3),

4) To gather information on the development times and life cycle of *H. smithii*, as well as to evaluate the performance of females of this parasitoid reared from its preferred host (*D. furcatus*) or from *P. guildinii*, when it parasitoidizes the latter (Chapter 3).

Sampling was carried out during the summer seasons from 2020 to 2024 in different horticultural farms of the CHP and some soybean plots located around La Plata city. The four aforementioned phytophagous stink bug species were collected and taken to the laboratory for breeding both hosts and parasitoids. To achieve the first objective, sampling was carried out on three different farms of the CHP, where stink bugs were collected along 50 meters transects. The cultivated plant species associated spontaneous vegetation, the stink bug species collected, and the cultivation method (open-air or greenhouse) were registered. The stink bugs were maintained in the laboratory until parasitoid emergence. Information was collected on the naturally occurring relationships in the field between various parasitoid dipterans of the family Tachinidae and some of the stink bugs most commonly found in the CHP, such as *Nezara viridula* and *Edessa meditabunda*. In particular, it appears that the landscape matrix in which each farm is located has an impact on the presence of pentatomid pests and their parasitoids.

To carry out specific objectives 2, 3, and 4, no-choice trials were conducted between the following parasitoid-host species: *N. edessae* and *E. meditabunda*, *T. pictipennis* and *P. guildinii*, *T. pictipennis* and *N. viridula*, and *H. smithii* and *P. guildinii*. Regarding the interaction between *N. edessae* and *E. meditabunda*, parasitoid performance was evaluated as a function of: 1) the time of exposure of hosts to the parasitoid, 2) the sex of the offered hosts, 3) the number of *N. edessae* males available for copulation, 4) the origin of the parental generation of the parasitoid (from field-parasitized stink bugs or laboratory reared), and 5) the number of larvae present inside the host body. In turn, the effects of parasitoidism on host longevity, fecundity, and fertility were evaluated. Finally, the duration of different stages of the parasitoid life cycle (from egg to pupa and from pupa to adult) and the longevity of the F1 were recorded as a function of: 1) the number of larvae present inside the host body, 2) the sex of the host, 3) the sex of the F1 of *N. edessae*, 4) the origin of the parental generation of the parasitoid (field or laboratory). The proportions of parasitism increased with longer exposure time, a greater number of males of the parasitoid, and when the origin of the parental generation corresponded to individuals that came from stink bugs that had been parasitoidized in the field. In contrast, the sex of the host did not affect the performance of the parasitoid, that is, *N. edessae* parasitoidized males and females of *E. meditabunda* equally. The results indicate that the probability of the parasitoid reaching the pupal stage is higher when the larva develops alone, when the parental female has copulated with more than one male, and when the parental generation comes from field stink bugs. Host sex does not appear to be an

influential factor. Furthermore, the number of parasitoid pupae from which adult flies emerged was not affected by any of these variables. Regarding the effects of parasitoidism on host longevity, fecundity, and fertility, significant differences were found between parasitoidized and non-parasitoidized stink bugs, with all the parameters significantly reduced when the host was attacked by the parasitoid. When analyzing the results regarding the development time of the parasitoid's progeny (F1), it was found that only the number of larvae within the host affected the development time of the parasitoid's progeny from egg to pupa, being significantly shorter when the parasitoid larva developed alone. The remaining parameters evaluated did not influence the duration of the life cycle stages or the longevity of the F1 adults. The work carried out here constitutes a first approximation of the interaction between *N. edessae* and *E. meditabunda*, described several decades ago but little explored. The potential of this parasitoid as a biological control agent for this pest is good, due to the effects of parasitoidism on the longevity, fecundity, and fertility of the host.

Regarding *P. guildinii*, this is the only stink bug species of the four previously mentioned that is not attacked by parasitoids in its adult stage. However, there are few records of parasitoidized adults of this stink bug, indicating the presence of potential candidates to occupy this vacant niche. During the development of this thesis, progress has been made in describing the performance of both *H. smithii* and *T. pictipennis* when they develop on *P. guildinii*. Both species manage to complete their life cycle on this pentatomid species. It was confirmed that the aging of *T. pictipennis* females influences the decision to parasitize a non-preferred host, such as *P. guildinii*. In turn, the role of *H. smithii* as a potential natural enemy of *P. guildinii* was evaluated by comparing the performance of two groups of wasps from different origins. The first group consisted of *H. smithii* females whose parental generation had developed on *D. furcatus*, while the second group consisted of wasps whose parental generation had developed on *P. guildinii*. The parasitizing and developmental performance on *P. guildinii* was better in the first group compared to the second. In the future, it remains to be evaluated the potential effects of parasitoidism on the host in both interactions. It is worth noting that some of the results of this chapter have already been published (Barakat et al. 2022a), given the interest in *P. guildinii* and its potential biological controllers. The study of new associations between pest species and potential natural enemies is important from the perspective of applied biological control, as new associations offer advantages that many well-established interactions no longer possess. Well-established host-parasitoid interactions are shaped by coevolutionary processes that can lead to a physiological balance that is disadvantageous to the parasitoid's efficiency. This thesis provides relevant information for the design of future biological control programs for stink bugs in the region, as it has contributed to the understanding of different interactions between hemipterans of the family Pentatomidae and some of their natural enemies, both under field and laboratory conditions. The species studied here have demonstrated significant potential as natural enemies, being well established on various farms at the CHP, as well as in soybean fields around the city of La Plata. Further investigation about the beneficial effects of these parasitoids is needed, both in their role as biological controllers of stink bugs and as pollinators.

- Introducción general -

Las chinches plaga de la familia Pentatomidae

La Argentina es el segundo país más grande de América Latina, con una amplia variedad de climas y biomas que permiten el desarrollo de diferentes zonas productivas, con gran diversidad de cultivos a lo largo de todo el territorio nacional (Bianchi et al. 2017). Es por ello que las actividades agrícolas tienen un rol crucial para la economía argentina. Nuestro país se halla entre los principales productores de alimentos, así como también entre los mayores agroexportadores a nivel mundial (Mohammadi et al. 2020), siendo uno de sus más importantes *commodities* el cultivo de soja, ampliamente cultivado sobre todo en la zona núcleo sojera (región centro norte del país).

En nuestro país podemos encontrar dos facetas distintas en torno al modelo productivo: por un lado, existen producciones con baja diversidad, pero gran cantidad de área cultivada, destinadas principalmente a exportaciones y por otro, hay gran cantidad de producciones pequeñas, mucho más diversas y destinadas mayormente al mercado interno y al autoconsumo de los productores. Estos dos modelos pueden entrar en disputa y, en los últimos años, es cada vez más evidente que responden a dos paradigmas o concepciones de la agricultura diferentes (Sarandón 2020b). La masificación del cultivo de soja ha traído aparejadas consecuencias tales como una fuerte modificación de los agroecosistemas, con un gran impacto en las dinámicas poblacionales de los organismos que habitan en ellos. Entre dichos organismos se encuentran aquellos pertenecientes al comúnmente denominado complejo de chinches de la soja (Hemiptera: Pentatomidae) constituyendo un gremio, es decir un grupo de especies que explotan un mismo recurso de forma similar. En la provincia de Buenos Aires, este complejo se encuentra mayormente representado por las especies *Piezodorus guildinii*, *Nezara viridula*, *Diceraeus furcatus* y *Edessa meditabunda* (Figura 1). Este grupo de fitófagos se encuentra entre los más dañinos para la producción de soja debido en parte a los distintos tipos de daños que ocasionan (Conti et al. 2021). A su vez, estos pentatómidos no son exclusivos del cultivo de soja, sino que suelen estar asociados a distintas solanáceas de importancia económica como el tomate y la berenjena, y a cultivos de maíz, algodón y acelga, entre otros (Esquivel et al. 2010, Silva et al. 2021, Panizzi et al. 2022). Tanto *N. viridula*, como *E. meditabunda* y *D. furcatus* suelen encontrarse en gran variedad de cultivos hortícolas, alimentándose de distintas especies vegetales y en cultivos extensivos como soja y maíz. En cambio *P. guildinii* es considerada una especie oligófaga, que ataca mayormente plantas de la familia Fabaceae como soja y alfalfa, por ejemplo. El daño se produce cuando las chinches insertan su aparato bucal sucto-picador, a través del cual no solo inyectan enzimas al alimentarse, sino que también pueden transferir patógenos a las plantas, desempeñando el rol de vectores de estos microorganismos (Esquivel et al. 2010). Salvo el primer estadio ninfal que usualmente no se alimenta (Cingolani 2012), todos los demás estados del ciclo vital obtienen su alimento picando el tejido vegetal para succionar posteriormente los contenidos celulares. El daño que produce este grupo de insectos fitófagos va desde deterioro en frutos y semillas hasta aborto o deformación de los granos (Corrêa-Ferreira y Panizzi 1999). Adicionalmente, hay registros de que los altos niveles de densidad poblacional de estos fitófagos sobre el cultivo de soja pueden producir

demoras en la madurez, retención foliar y producción de folíolos pequeños y vainas supernumerarias pegadas al tallo principal (Gamundi y Sosa 2008). Por dichos motivos, su control resulta prioritario en la mayoría de los casos. Las dinámicas poblacionales fluctuantes de estos hemípteros se han visto en gran medida afectadas por la masificación del cultivo de soja, que a su vez se asocia con el aumento en el uso de productos químicos destinados a su control, con diversos efectos desfavorables (de Aquino et al. 2020).

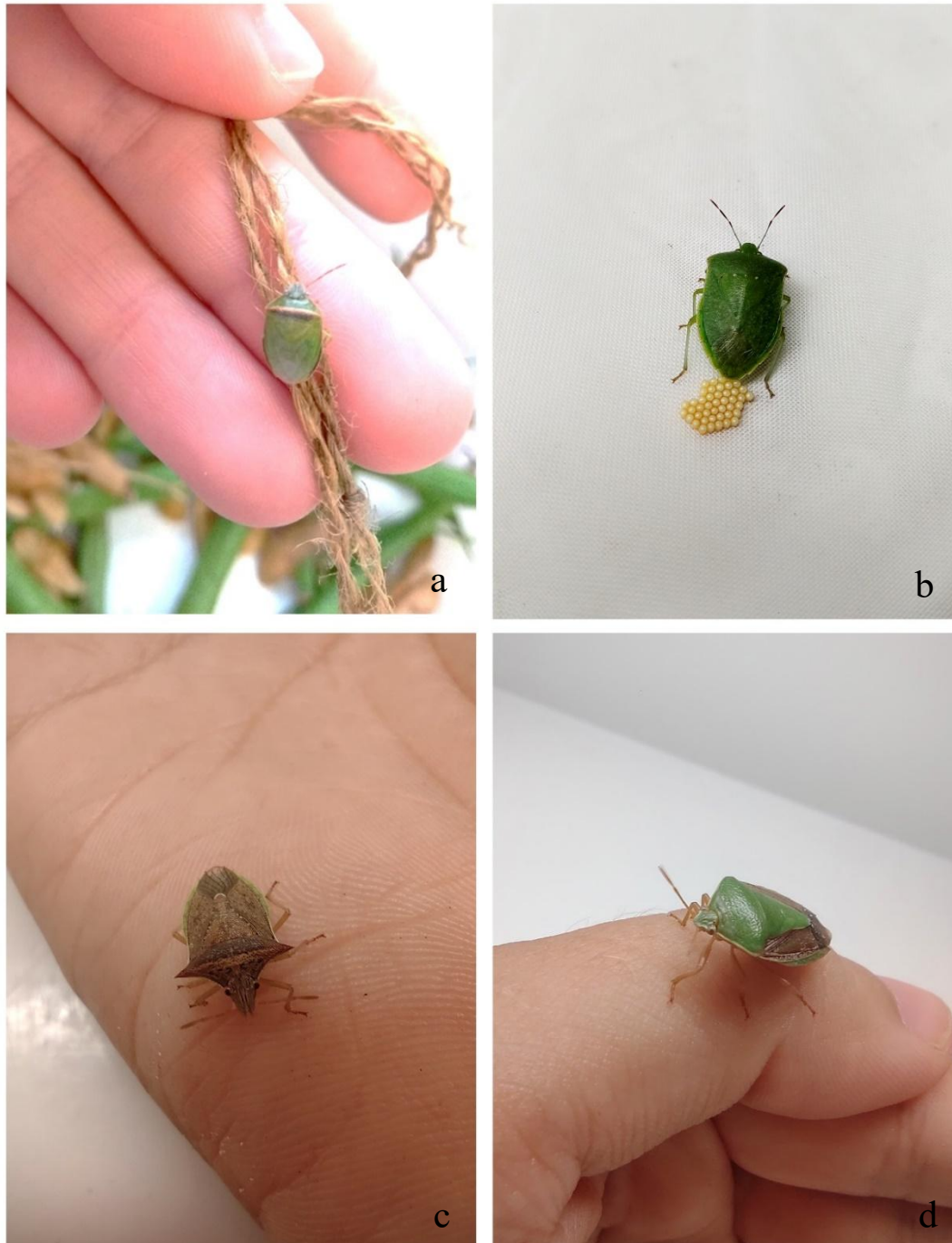


Figura 1. Adultos de las principales especies del complejo de chinches plaga, presentes en la provincia de Buenos Aires. a) *Piezodorus guildinii*, b) *Nezara viridula*, c) *Diceraeus furcatus* y d) *Edessa meditabunda*.

Control químico de chinches

En la actualidad, la medida de control ampliamente aplicada sobre las poblaciones de chinches plaga es el control químico, utilizándose grandes cantidades de insecticidas de eficacia variable. Productos con un amplio espectro de acción como los piretroides y los organofosforados son utilizados en dosis altas y con aplicaciones repetidas (Conti et al. 2021), provocando un impacto negativo sobre el medio ambiente, sobre la salud humana y, en particular sobre especies de artrópodos no objetivo, que en muchos casos son consideradas especies benéficas (Bernasconi et al. 2021). El daño a estos organismos tiene diversos impactos negativos, como la generación de estallidos poblacionales de las especies plaga, ocasionados por la ausencia o la presencia insuficiente de los controladores biológicos en el ambiente. Además de esto, el uso repetido e indiscriminado de pesticidas químicos potencia la aparición de poblaciones plaga resistentes a los mismos, que resultan cada vez más difíciles de controlar por los medios tradicionales (Ademokoya et al. 2022). Este es el caso de muchas de las chinches fitófagas de la familia Pentatomidae (de Aquino et al. 2020, Pajač Beus et al. 2024). Dada la alta peligrosidad que implica el control químico, sobre todo cuando no es llevado a cabo siguiendo las precauciones e instrucciones recomendadas, resulta imperativa la búsqueda de otros métodos de control menos dañinos y más amigables con el medioambiente. El control biológico mediante el uso de insectos entomófagos surge entonces como una alternativa prometedora.

Manejo integrado de plagas (MIP) y control biológico

En los últimos años se ha propiciado la búsqueda de soluciones en el marco del Manejo Integrado de Plagas (MIP) a nivel mundial (Stenberg et al. 2021). De acuerdo con Peralta et al. (2021) el MIP puede definirse como un “sistema de regulación de plagas, que teniendo en cuenta el hábitat y la dinámica poblacional de las mismas, utiliza todas las técnicas y métodos adecuados con el objeto de mantener las plagas en niveles poblacionales bajos que no originen daños económicos. Está basado en análisis de costo/beneficio y tiene en cuenta los intereses de los productores, la sociedad y el ambiente”. En este contexto, el objetivo del MIP es brindar herramientas para la toma de decisiones y la elección de técnicas de manejo ecológicamente sustentables que a su vez permitan mantener las densidades de poblaciones plaga por debajo de aquellas que causan daño económico, al mismo tiempo que aseguran protección contra daños al ser humano y al medio ambiente (Peralta et al. 2021). Dentro de las técnicas de manejo aceptadas por el MIP pueden incluirse medidas de control químico (mediante un uso racional de insecticidas selectivos y biodegradables), cultural (que incluye técnicas de control manual por parte de los productores, uso de plantas trampa y rotación y asociación de cultivos, entre otras) y biológicas, dentro de las que se encuentra el control biológico.

El control biológico consiste en el uso de parasitoides, depredadores u otro tipo de antagonistas para reducir las poblaciones de organismos plaga. Es un método amigable con el medioambiente y seguro para el mismo, además de ser económicamente rentable (van Lenteren et al. 2020). Los enemigos naturales son el recurso fundamental del control biológico pudiendo ser muy diversos en torno a su taxonomía, biología y ecología, aspectos que deben conocerse previamente si se pretende usar estos organismos en programas de MIP (van Driesche et al. 2007). Dentro de los enemigos naturales, los depredadores y los parasitoides destacan por las interacciones que establecen con sus presas o sus hospedadores, respectivamente. Los depredadores son organismos que se

alimentan de sus presas, matándolas en el momento y consumiendo más de una presa a lo largo de su vida (Urbaneja y Jacas 2008). Pueden ser más o menos específicos en el rango de presas que atacan, existiendo especies que se consideran monófagas (atacan una única especie), oligófagas (atacan especies taxónicamente cercanas) o polífagas (su rango de presas no se limita a un determinado grupo taxonómico). Los parasitoides, en cambio, son organismos que, a diferencia de los parásitos verdaderos, matan a sus hospedadores al desarrollarse a expensas de estos, y solo requieren un organismo hospedador para completar su ciclo de vida (van Driesche et al. 2007). Las hembras de estos insectos, que pueden pertenecer a distintos órdenes taxonómicos, buscan hospedadores sobre los que depositar sus huevos o sus larvas, y son los estadios inmaduros los que consumen al hospedador. Hay gran diversidad de formas de oviposición y distintos modos de desarrollo de las larvas parasitoides, pero todas cumplen su ciclo sobre un único organismo, matándolo en el proceso (Godfray 1994). Al igual que los depredadores, su rango de hospedadores puede ser más o menos amplio, pero al estar ligadas estas interacciones a fenómenos de coevolución, en muchos de los casos la alta especificidad de los parasitoides los vuelve buenos candidatos para programas de control biológico.

El control biológico se vale de estos organismos para disminuir las poblaciones de insectos plaga. Existen diferentes tipos de control biológico que de acuerdo con lo expuesto por Urbaneja y Jacas (2008), podemos clasificar como:

- Control biológico clásico, denominado así porque fue el que predominó en los comienzos del control biológico moderno. Busca controlar las densidades poblacionales de plagas exóticas mediante la importación de enemigos naturales también exóticos, cuya interacción con la plaga ya se encuentra establecida previamente en el lugar de origen. Como variante, podemos encontrar al control biológico neoclásico, en el cual se importan enemigos naturales exóticos para combatir una plaga nativa, buscando que se establezca una nueva interacción en el área de estudio.
- Control biológico aumentativo, que puede dividirse en inoculativo e inundativo, dependiendo de la cantidad de organismos benéficos que vayan a ser liberados. En el control biológico inoculativo, se realizan introducciones periódicas de pequeñas cantidades de enemigos naturales en el ambiente (inoculaciones) buscando que estos se reproduzcan y sus descendientes sean quienes ejerzan el control sobre los organismos plaga. En cambio, en el control biológico inundativo, las liberaciones son masivas, buscando que el control de la plaga sea rápidamente ejercido por los organismos recientemente liberados. Aquí no se busca que los enemigos naturales se establezcan en el ambiente, sino que la interacción entre ellos y las plagas es de carácter temporario y debe ser suficiente para disminuir las densidades poblacionales de los fitófagos.
- Finalmente, el control biológico por conservación es aquel en el que se busca modificar el agroecosistema con el fin de favorecer y potenciar a los enemigos naturales que ya se encuentran presentes en él. Desde una perspectiva agroecológica, este tipo de control biológico resulta el más sustentable, ya que la dependencia de insumos externos es menor que la del control biológico aumentativo, por ejemplo. Como desventaja, este tipo de control biológico requiere tiempo y gran cantidad de estudios previos sobre las interacciones

presentes en el agroecosistema, lo cual parece no ser compatible con el modelo productivo actual.

Enemigos naturales de las chinches

Los pentatómidos presentes en el cultivo de soja poseen un complejo diverso de enemigos naturales, entre los que se incluyen depredadores como arañas, neurópteros y coleópteros, y dos gremios de parasitoides: los oófagos representados por avispas de la superfamilia Platygrastroidea (Hymenoptera) y los especializados en el estado adulto, dentro de los que encontramos moscas parasitoides (Diptera: Tachinidae) y algunos microhimenópteros (Hymenoptera: Encyrtidae). En tanto los parasitoides oófagos reducen la supervivencia de los huevos, los del estado adulto reducen la longevidad del hospedador adulto y por ende también reducen su fecundidad potencial (Liljesthröm 1993, Liljesthröm y Rabinovich 2004).

En torno a los parasitoides oófagos, las especies que aparecen comúnmente asociadas a las chinches fitófagas de la familia Pentatomidae en nuestra región son *Telenomus podisi*, *Trissolcus urichi* y *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Platygrastroidea) todas ellas consideradas especies polífagas (Cingolani 2012). Estos enemigos naturales han demostrado tener un muy buen desempeño a campo y en laboratorio, en la búsqueda y parasitoidización de huevos de chinches (Ribeiro y Castiglioni 2008, Cingolani et al. 2014a, 2014b).

Con relación a los parasitoides de ninfas grandes y de adultos, varias especies de taquínidos y algunos encírtidos atacan las distintas especies del complejo de chinches fitófagas anteriormente mencionado. Algunas de ellas, sin embargo, carecen de representantes de este gremio de parasitoides, como es el caso de *P. guildinii* lo cual sugiere un nicho vacante (Liljesthröm y Ávalos 2015). Esto reviste importancia dado que la acción combinada de ambos gremios de parasitoides contribuiría en gran medida a disminuir las densidades poblacionales de estos insectos plaga (Liljesthröm y Rabinovich 2004, Panizzi y Lucini 2016). Los parasitoides que atacan chinches en su estado adulto han sido en general poco estudiados, si se los compara con los parasitoides oófagos (de Aquino 2016). La mayoría de los registros de este gremio de parasitoides utilizando chinches adultas como hospedadores se corresponden a taquínidos de la subfamilia Phasiinae, cuyos miembros atacan exclusivamente hemípteros (O'Hara 2008).

A pesar de la importancia de algunas especies de dípteros parasitoides como agentes de control biológico, la mayoría de los estudios sobre parasitoides se centran en aquellos del orden Hymenoptera (Dindo et al. 2019). Los dípteros parasitoides representan sólo el 20% de las especies con este hábito de vida, razón que podría explicar el sesgo que existe entre la atención que han recibido ambos grupos (Dindo y Grenier 2023, Cingolani et al. 2025). Sin embargo, varios estudios han confirmado la buena capacidad de controlar plagas agrícolas que tienen estos insectos (Cutler et al. 2015, Agostinetto et al. 2018, Moore et al. 2019).

Dentro de los dípteros parasitoides, la familia Tachinidae es la de mayor número de especies, representando el grupo de parasitoides no himenópteros más importante (Dindo y Grenier 2023). Estas moscas son parasitoides koinobiontes, es decir que no matan ni

paralizan al hospedador al momento de la oviposición, sino que éste continúa su ciclo y muere posteriormente, una vez que la descendencia del parasitoide se ha desarrollado. Son un grupo monofilético, siendo sus sinapomorfias la presencia de modificaciones del aparato bucal del primer estadio larval que presenta el labro fuertemente desarrollado y la presencia del subescutelo bien desarrollado y convexo en los adultos (Mulieri et al. 2023). Según O'Hara et al. (2020) esta familia consta de alrededor de 8.500 especies a nivel mundial, todas ellas parasitoides, de las cuales 3.088 especies se distribuyen en la región Neotropical, siendo estos números probablemente una subestimación respecto del número real de especies existentes. A su vez, según Mulieri et al. (2023) la fauna argentina de taquínidos se compone de 346 especies pertenecientes a 159 géneros, quedando probablemente muchas especies por describir aún.

Los taquínidos se encuentran en gran diversidad de ambientes y hábitats naturales, pudiendo ser de hábitos diurnos o crepusculares, y presentando ciertos comportamientos gregarios, sobre todo en el caso de los machos, que pueden formar agregaciones en las que compiten por las hembras (Mulieri et al. 2023). Dentro de esta familia podemos encontrar tanto especies monófagas (especialistas) como polífagas (generalistas). También presentan gran diversidad de formas de oviposición y larviposición, y pueden ser gregarios o solitarios (O'Hara 2008, Mulieri et al. 2023). Su condición de parasitoides koinobiontes los ha llevado a desarrollar estrategias de defensa contra el sistema inmune del hospedador, siendo característica la formación de “tubos” o “túneles” respiratorios, unas estructuras parcialmente esclerotizadas que envuelven el cuerpo de la larva y que a su vez pueden clasificarse como primarias, cuando son formadas por larvas del primer estadio al ingresar al cuerpo del hospedador, o secundarias cuando las forman larvas de primer estadio tardío o de segundo estadio (Dindo y Grenier 2023). A su vez, poseen amplia variedad taxonómica en torno a sus especies hospedadoras. Muchos taquínidos utilizan larvas de lepidópteros como hospedadores, pero también hay registros de otros órdenes de insectos, así como también algunos ciempiés y arácnidos (Blaschke et al. 2018). La gran radiación adaptativa que ha experimentado este grupo les confiere la basta diversidad que hoy presentan (Stireman et al. 2021).

La familia Taquinidae se divide actualmente en cuatro subfamilias: Exoristinae, Tachininae, Dexiinae y Phasiinae, siendo Phasiinae la que comprende el menor número de especies (O'Hara et al. 2020, Mulieri et al. 2023). Esta última subfamilia, como se ha mencionado anteriormente, incluye moscas que atacan exclusivamente hemípteros, muchos de los cuales son considerados plagas agrícolas (Blaschke et al. 2018). Es por ello que varias especies de Phasiinae tienen importancia como controladores biológicos de chinches (Duncan 2017, Lucini et al. 2020). Esta subfamilia conforma también un grupo monofilético, soportado por la característica de poseer la placa medial alargada del hipandrio en los machos como una clara sinapomorfía y algunas otras características que distinguen al grupo como la quetotaxia reducida, la oviparidad y una estructura de tipo “ovipositor” en las hembras de algunas especies, derivada del octavo y décimo esternito (Blaschke et al. 2018).

Así como el resto de los dípteros parasitoides, el conocimiento que se tiene sobre las interacciones de muchos Phasiinae con sus hospedadores resulta escaso. Se debe ahondar en su estudio taxonómico, así como en sus características biológicas y comportamentales con el fin de potenciar el uso de estos enemigos naturales en programas de manejo integrado de plagas.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis es recabar información sobre las interacciones entre las chinches plaga de la familia Pentatomidae y las especies parasitoides que atacan su estado adulto en el Cinturón Hortícola Platense (CHP) y los alrededores de la Ciudad de La Plata, así como también analizar la potencialidad que estos enemigos naturales pueden tener como agentes de control biológico. Este trabajo se concentró en parasitoides pertenecientes al orden Diptera, Familia Tachinidae, subfamilia Phasiinae, así como también del orden Hymenoptera, familia Encyrtidae.

En el primer capítulo, se aborda una descripción general del CHP como sistema de estudio. El objetivo fue describir cuáles son las especies de pentatómidos más comúnmente encontradas en la región, cuáles son los cultivos que atacan, y qué especies de parasitoides son las que aparecen atacando al estado adulto de estas chinches fitófagas. Además, se discute la relación entre la matriz de paisaje en la que se insertan distintos predios productivos con la presencia de hemípteros plaga y sus parasitoides.

El segundo capítulo de esta tesis explora una interacción descripta hace varios años pero poco explorada, entre un díptero parasitoide, *Neobrachelia edessae* (Diptera: Tachinidae) y *E. meditabunda*, uno de sus pocos hospedadores conocidos. Se buscó describir características propias del ciclo biológico del parasitoide como los distintos tiempos de desarrollo y características morfológicas, así como también su comportamiento y desempeño al parasitar adultos de *E. meditabunda* en laboratorio, considerando los efectos del parasitoidismo sobre la longevidad, fecundidad y fertilidad del hospedador.

En el tercer capítulo se buscó evaluar el desempeño de dos especies de parasitoides distintas, *Trichopoda pictipennis* (Diptera: Tachinidae) y *Hexacladia smithii* (Hymenoptera: Encyrtidae) cuando parasitan adultos de *P. guildinii*, un hospedador no preferido por ninguna de las dos especies, y para el cual no se conocen parasitoides del estado adulto. En el caso de *T. pictipennis* se evaluó además el efecto de la acumulación de huevos por depositar y la limitación por escasez de tiempo de las hembras del parasitoide, sobre la decisión de aceptar o no a este hospedador no preferido.

Finalmente, en las consideraciones finales se discuten algunas conclusiones generales sobre lo trabajado en el transcurso de esta tesis, con el fin de explorar y reflexionar sobre las perspectivas a futuro en la temática.

- Capítulo 1 -

Asociaciones entre chinches fitófagas (Hemiptera: Pentatomidae) y sus parasitoides taquínidos en el Cinturón Hortícola Platense (CHP)

- Introducción -

La República Argentina cuenta con un territorio de 376.127.400 hectáreas (incluyendo la superficie Antártica correspondiente) de las cuales 36.146.226,3 (alrededor de un 10 %) se destinan a tierras de cultivo (Bianchi et al. 2017, Censo Nacional Agropecuario 2021). Algunas características de nuestro territorio, como la amplia variedad climática, los suelos fértiles y la disponibilidad de agua subterránea a baja profundidad, han permitido un vasto desarrollo de actividades agrícola-ganaderas económicamente importantes para nuestro país (Bianchi et al. 2017). La ecorregión pampeana abarca aproximadamente 70.000.000 ha, y concentra gran parte del desarrollo productivo argentino, dada su gran extensión de áreas cultivadas (Bianchi et al. 2017). Dentro de ellas, se destina gran parte al cultivo de oleaginosas como la soja, uno de los principales *commodities* de la Argentina. Sólo en la provincia de Buenos Aires, se calculan alrededor de 3.900.000 ha implantadas con esta oleaginosa (Censo Nacional Agropecuario 2021).

Es en cultivos como el de soja donde los hemípteros de la familia Pentatomidae históricamente han sido considerados plagas importantes, ya que producen altos niveles de daño y grandes pérdidas económicas (Grazia y Schwertner 2024). Sin embargo, la mayoría de las chinches que se encuentran presentes en esta oleaginosa, también se alimentan de otros cultivos de importancia económica, muchos de ellos hortícolas. En nuestro país, si bien una gran extensión de tierra se encuentra destinada a actividades ganaderas y a cultivos extensivos, se calcula que hay 139.585,6 hectáreas que corresponden a cultivos hortícolas, que usualmente se desarrollan en áreas periurbanas, denominadas comúnmente como “cinturones hortícolas” (García 2012, Censo Nacional Agropecuario 2021). La producción de hortalizas se extiende a lo largo de todo el territorio argentino, pero son las provincias de Buenos Aires, Córdoba y Mendoza las que más concentran este tipo de actividad, que puede desarrollarse a cielo abierto o bajo algún tipo de cubierta, en invernáculos, por ejemplo (Castagnino et al. 2020). A partir de la década de los 90, se registró un aumento de la actividad hortícola en nuestro país ligado al incremento del rendimiento de este tipo de cultivos gracias a las innovaciones tecnológicas que aparecieron en ese entonces, tales como el uso de híbridos y de varietales mejorados, el mejoramiento de técnicas de riego, y la expansión de la tecnología del invernáculo, entre otras (Castagnino et al. 2020).

La horticultura tiene un rol relevante no sólo desde el punto de vista económico, sino también social, siendo importante para la generación de empleo en regiones periurbanas y volviéndose una actividad fundamental para las economías regionales (Castagnino et al. 2020). Este tipo de producción está destinada mayormente al abastecimiento del mercado interno, siendo bajo el porcentaje que se exporta, a diferencia de lo que ocurre

con muchos cultivos extensivos de nuestro país (Fernández Lozano 2012). A su vez, se caracteriza por una alta demanda de mano de obra y gran uso de insumos (Fernández Lozano 2012) lo cual puede ser perjudicial dado que en nuestro país esta actividad es desarrollada por pequeños, medianos y grandes productores (Castagnino et al. 2011).

La Argentina produce una amplia variedad de cultivos hortícolas, siendo los de mayor tonelaje la papa, el tomate, la cebolla y el zapallo (Fernández Lozano 2012, Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca 2023). A su vez, estos cultivos también representan más del 70% del consumo de hortalizas en nuestro territorio (Castagnino et al. 2011). Sin embargo, dependiendo de la región productiva y la época del año, las especies de hortalizas cultivadas y consumidas en grandes cantidades pueden ser diferentes. Particularmente en la provincia de Buenos Aires podemos encontrar dos cinturones hortícolas que destacan como los más importantes: el Cinturón Hortícola de Mar del Plata y el Cinturón Hortícola del Gran Buenos Aires. Este último comprende una superficie estimada de 16.000 ha cultivadas y el 70% de su superficie corresponde al Cinturón Hortícola Platense (CHP) (Castagnino et al. 2020). En el Cinturón Hortícola del Gran Buenos Aires muchos de los predios corresponden a productores pequeños o medianos, empresas familiares que producen mercadería para consumo personal y venta dentro del mercado interno, aunque también hay algunas empresas de mayor envergadura (Castagnino et al. 2020, Sarandón 2020a). En esta región, aproximadamente el 40% de los predios producen hortalizas a cielo abierto, el 55% lo hace de manera mixta (a cielo abierto y bajo invernáculo) y el 5% produce sólo bajo invernáculo. Si quisiéramos caracterizar los principales cultivos hortícolas que se producen según la modalidad, podríamos destacar que en invernáculos de la zona se produce mayormente tomate, apio, lechuga, pimiento y espinaca, mientras que a cielo abierto cobran importancia cultivos como los de acelga, lechuga, tomate, apio, zapallo, alcaucil, repollo y remolacha, entre otros (Castagnino et al. 2020).

El CHP surge en la década de 1880 a 1890 para abastecer a la recientemente fundada ciudad de La Plata (García 2012). Desde su formación y sobre todo a partir de la década de 1990, ha crecido exponencialmente, en particular debido a la adopción del invernáculo como tecnología productiva (Baldini 2020). Para el año 2010 ya contaba con aproximadamente 5.000 ha cultivadas, que se destinaban en su gran mayoría a las hortalizas de hoja (García 2012). Hoy en día se caracteriza por su variedad de cultivos y formas de producción. Según el último Censo Nacional Agropecuario (2021), el CHP concentra al 48,2% de las producciones hortícolas de la provincia de Buenos Aires, y el 6,9% a nivel nacional. En términos de superficie implantada, representa el 31,6% del total de la superficie del partido, el 7,2% a nivel provincial y el 1,5% a nivel nacional. Los cultivos de hortalizas del CHP son mayormente verduras de hoja como lechuga, rúcula, acelga, espinaca y repollo, y verduras de estación como el tomate, el pimiento y la berenjena, entre otras (Sotiru 2023).

La mayoría de los predios en el CHP se caracterizan por una forma de producción convencional, con intensificación y extensión en el uso de invernáculos que a su vez se asocia a uso de grandes cantidades de agrotóxicos e insumos externos (por ejemplo, sistemas de riego, de calefacción y de ventilación) (Blandi 2016, Andrada 2021).

Las formas de producción convencional traen asociadas problemáticas que tienen que ver con una mirada reduccionista del entorno, en donde el uso de productos químicos para combatir fitófagos, así como también a las llamadas “malezas” favorecen la aparición de fenómenos de resistencia en las poblaciones de herbívoros y provocan una reducción de la abundancia y la diversidad de organismos benéficos como polinizadores y controladores biológicos (Salas Gervasio 2017). Debido al avance de este modelo productivo, la pérdida de la biodiversidad y las alteraciones de las interacciones tróficas que operan en estos ambientes es hoy una problemática preocupante (Blandi et al. 2016).

Adicionalmente, el uso excesivo e inadecuado de agroquímicos provoca daños en el medioambiente, contaminando el suelo, el agua y los propios alimentos que se cosechan (Baldini 2020). La presencia de estos contaminantes en las napas freáticas y en los alimentos ha sido reportada como una de las problemáticas a solucionar en varios cinturones hortícolas del país (Castagnino et al. 2020). Dentro de las problemáticas particulares de la región se encuentra además el avance de la urbanización hacia zonas de tierras productivas de alta calidad, con el consecuente desplazamiento de la actividad hortícola hacia zonas de uso tradicionalmente agropecuario. Así, la horticultura ha pasado a desarrollarse sobre suelos que no resultan ni tan fértiles ni tan aptos para dicha actividad. Adicionalmente, si bien la incorporación de la tecnología de invernáculo se ha asociado con el rápido crecimiento del CHP, su masificación ha aparejado problemas relacionados con la impermeabilización de los suelos productivos, y con su contaminación por fenómenos de hiperfertilización y salinización (Baldini 2020), además de la alta demanda y dependencia de productos químicos anteriormente mencionada (García 2012). Es por ello que estos sistemas muchas veces resultan viables a corto plazo para algunos productores que cuentan con cierto poder adquisitivo, pero inviables para muchos otros con menos capital, así como también insustentables desde el punto de vista ambiental (Blandi et al. 2009). Es debido a todas las consecuencias anteriormente mencionadas que el modelo productivo convencional se encuentra fuertemente cuestionado en la actualidad (Sarandón y Flores 2014). Resulta indispensable contar con sistemas agrícolas sustentables que puedan ser redituables a corto, mediano y largo plazo sin provocar daños en la salud humana ni en el medioambiente. De acuerdo con lo expuesto por Sarandón (2020) un sistema agrícola sustentable puede definirse como “aquél que es capaz de mantener en el tiempo, un flujo de bienes y servicios que satisfagan las necesidades alimenticias, socioeconómicas y culturales de la población, dentro de los límites biofísicos que establece el correcto funcionamiento de los sistemas naturales (agroecosistemas) que lo soportan”.

La necesidad de un cambio en las formas de producción, donde se reemplace al modelo vigente que está basado en un paradigma industrial (Carrasco et al. 2012) por uno sustentable ha incentivado el desarrollo de nuevas prácticas agrícolas. La Agroecología surge como alternativa a este modelo reduccionista y fuertemente insumo dependiente. Su objetivo es un desarrollo rural sustentable que proporcione alternativas en la forma de producir alimentos, desde un enfoque más sistémico y holístico, en donde todas las partes del agroecosistema (incluidas las plagas) sean consideradas un componente más del sistema de estudio (Sarandón y Flores 2014). El enfoque agroecológico busca producir alimentos y mantener la rentabilidad sin dejar de lado la sustentabilidad del

agroecosistema, reduciendo o eliminando el uso de insumos externos y la dependencia de los mismos para producir (Altieri y Toledo 2011).

En el marco de la Agroecología, cada componente del agroecosistema es importante y cumple un rol determinado. La erradicación de las plagas ya no es un fin, sino que se reemplaza esa idea por la de la disminución de las densidades poblacionales de los organismos fitófagos, hasta niveles que no produzcan daño económico, sin buscar eliminarlas del sistema por completo (Sarandón y Flores 2014). De hecho, la presencia de la plaga es fundamental para garantizar la permanencia de los organismos benéficos en el sistema, sobre todo en los casos de enemigos naturales altamente específicos, para evitar el desacople en la interacción plaga – enemigo natural. En el CHP, algunos productores han adoptado prácticas agroecológicas en sus predios. Un ejemplo notable es el de aquellos pertenecientes al “Movimiento de Trabajadores Excluidos Rama Rural (MTE Rama Rural)” que frente a las dificultades presentadas por el modelo productivo convencional, en el año 2015 comenzaron a organizarse para hacer una transición hacia la agroecología en sus quintas, llegando posteriormente a ofrecer una diversa cantidad de verduras agroecológicas en formato de bolsones en distintos mercados de La Plata y la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Sotiru 2023).

Como se expuso anteriormente, algunos de los cultivos más importantes de la zona se corresponden con distintas especies de solanáceas (como tomate, berenjena y pimiento) o verduras de hoja (lechuga, acelga, remolacha y repollo). Asociados a estos cultivos, encontramos fitófagos plaga tales como la “polilla del tomate” *Phthorimaea absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae), ácaros como la “arañuela roja” *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), distintas especies de trips (Thysanoptera: Thripidae) y diversos hemípteros como moscas blancas (Hemiptera: Aleyrodidae), “pulgonos” (Hemiptera: Aphididae) y chinches.

Las chinches fitófagas suelen aparecer en primavera o a inicios del verano, siendo las familias más representativas Pentatomidae, Lygaeidae y Coreidae. Dentro de los pentatómidos, suelen ser muy abundantes en verano tanto *Edessa meditabunda* como *Nezara viridula*, pero otras especies como *Diceraeus furcatus* y *Arvelius albopunctatus* también se encuentran presentes en los predios hortícolas de la zona (Barakat, observación personal, Cingolani 2014a, Dellapé 2021, Dellapé et al. 2025). La parte de la planta que resulta atacada puede variar dependiendo de la especie de chinche, pero debido a que la mayoría de los pentatómidos se alimentan de diferentes partes de una misma planta hospedera (Dellapé et al. 2015) pueden resultar afectadas tanto las estructuras vegetativas como las reproductivas.

Entre los enemigos naturales más comunes de las plagas anteriormente mencionadas podemos encontrar depredadores y parasitoides. Algunos depredadores comúnmente encontrados en el CHP pertenecen al orden Hemiptera como *Orius insidiosus* (Anthocoridae), *Tupiocoris cucurbitaceus* (Miridae) y *Podisus sp.* (Pentatomidae), entre otros. También destacan algunos ácaros de la familia Phytoseiidae como *Neoseiulus californicus*, dípteros de la familia Syrphidae y múltiples especies de coleópteros de la familia Coccinellidae.

Entre los parasitoides, existe también una amplia gama de especies que se encuentran

presentes en la región parasitoidizando algunas de las plagas anteriormente mencionadas. Por ejemplo, resulta frecuente encontrar a *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoidizando larvas de *P. absoluta* en distintas solanáceas (Salas 2017), y a distintas especies de avispas (Braconidae, Aphelinidae) parasitoidizando “pulgones” (Rocca 2010). Entre los parasitoides que atacan chinches fitófagas, encontramos distintas especies de parasitoides oófagos de la superfamilia Platygastroidea, como *Telenomus podisi*, *Trissolcus urichi* y *Trissolcus basalis*. Algunas de ellas son más generalistas que otras, y varias especies pueden llegar a utilizar la misma especie hospedadora. Por ejemplo, *T. podisi* y *T. urichi* han sido registradas parasitoidizando huevos del pentatómido *Piezodorus guildinii*, mientras que *T. basalis*, si bien es capaz de usar esta especie como hospedador, suele parasitoidizar huevos de otro pentatómido, *Nezara viridula* (Cingolani 2014a). Respecto a los parasitoides del estado adulto, hay diversos dípteros de la familia Tachinidae (subfamilia Phasiinae) que atacan pentatómidos en el CHP (Barakat et al 2022a, Barakat et al. 2023) (figura 1). El que más suele registrarse en la región es *Trichopoda pictipennis* (anteriormente llamado *Trichopoda giacomellii*), asociado usualmente a *N. viridula* (Liljesthröm y Coviella 1999). Sin embargo, existen registros de otros órdenes de parasitoides del estado adulto de chinches, particularmente himenópteros como *Hexacladia smithii* (Hymenoptera: Encyrtidae), utilizando pentatómidos como hospedadores en la región (Barakat et al. 2022b).

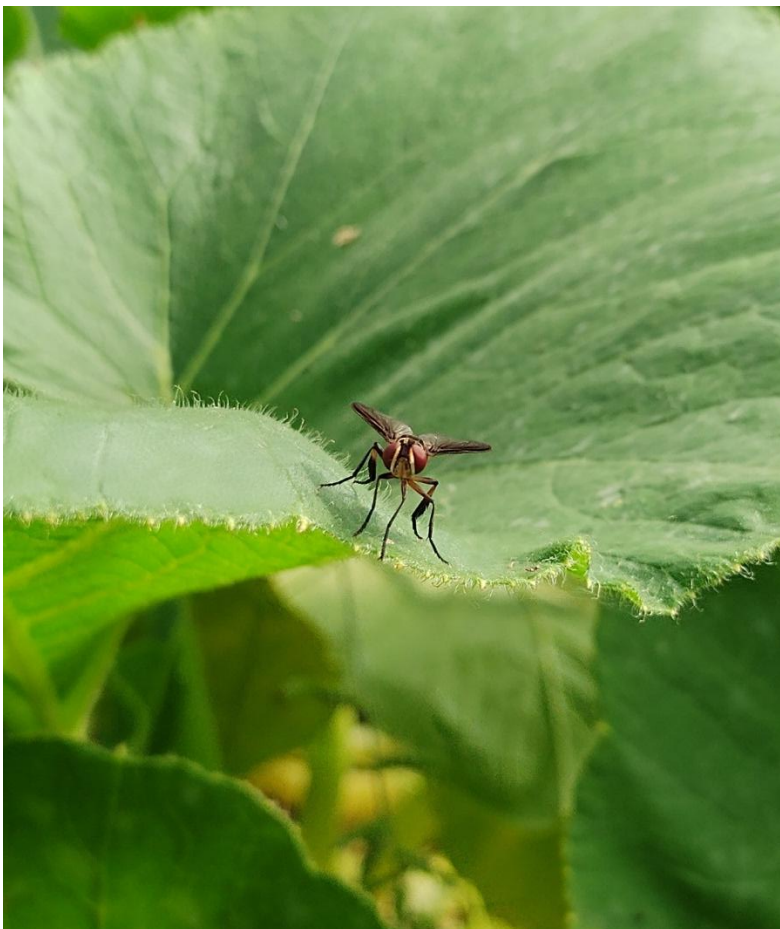


Figura 1. Mosca taquinida de la subfamilia Phasiinae probablemente perteneciente al género *Homogenia* registrada sobre cultivo de zapallo en el CHP.

Los parasitoides, si bien en sus estados inmaduros se alimentan de sus hospedadores, en su estado adulto suelen usar como fuente de alimento casi exclusivamente sustancias ricas en carbohidratos como polen y néctar, u otras sustancias azucaradas como puede ser el *honeydew* producido por ciertos herbívoros (Barbosa y Berney 1998). La oferta de múltiples fuentes de alimento provenientes de las plantas es indispensable para los parasitoides en su estado adulto. Es por ello que la composición del paisaje en el agroecosistema puede afectar el desempeño y la permanencia de los enemigos naturales, si el mismo se encuentra muy simplificado o no ofrece los recursos necesarios para el parasitoides (Landis et al. 2000). Esto es válido no sólo para las fuentes de alimento, sino también para otros recursos como refugio, hospedadores alternativos y microclimas favorables para los enemigos naturales que se encuentran asociados con la diversidad vegetal del agroecosistema (Landis et al. 2000, Heimpel y Jervis 2005). Así, una mayor diversidad de plantas podría influir beneficiosamente sobre la presencia y el control ejercido por los enemigos naturales (Root 1973, Heimpel y Jervis 2005). La simplificación del agroecosistema que se presenta en los monocultivos, donde en muchas ocasiones gran cantidad de hectáreas ofrecen un único recurso concentrado a los fitófagos, resulta claramente desfavorable desde el punto de vista del manejo integrado de plagas (MIP), ya que una menor diversidad vegetal conduce a una mayor abundancia de insectos herbívoros especialistas (Altieri y Letourneau 1982).

Por otro lado, los predios hortícolas con un manejo agroecológico cuentan con alternativas mucho más sustentables. El control biológico por conservación es una herramienta prometedora dentro del marco teórico del manejo integrado de plagas, en donde se busca propiciar la permanencia de los enemigos naturales ya presentes en el sistema previamente, ya sea protegiendo el hábitat en que los mismos se encuentran o modificándolo para mejorar la oferta de recursos (Ehler 1998). Sin embargo, este tipo de enfoque requiere un conocimiento previo del sistema, que muchas veces no se posee. Además de saber qué plagas se encuentran presentes el sistema, debemos conocer cuáles son los enemigos naturales que podemos encontrar asociados a ellas, y cómo son las distintas interacciones establecidas entre los tres niveles tróficos. En el caso de los taquínidos, la información resulta aún más escasa que para el grupo de los parasitoides himenópteros, debido a la poca atención que históricamente ha recibido este grupo de enemigos naturales (Dindo y Grenier 2023). Sin embargo, su función tanto de agentes de control biológico como de polinizadores (figura 2), amerita que se desarrollen estudios sobre las interacciones que este grupo establece con distintos fitófagos y con los recursos florales presentes en el agroecosistema.



Figura 2. Adulto de *Neobrachelia edessae* con polen adherido a su cuerpo.

El objetivo del presente capítulo es conocer la diversidad de parasitoides taquínidos del estado adulto de chinches que se encuentran en algunos de los cultivos más importantes del cinturón hortícola platense, y estudiar la influencia del paisaje agrícola sobre la presencia de las chinches plaga y sus parasitoides del estado adulto.

- Materiales y Métodos -

Se efectuaron muestreos en distintos campos agroecológicos del CHP durante los meses de septiembre a abril, entre los años 2022, 2023 y 2024. Si bien se tomaron muestras de varios campos distintos de la región, finalmente para la presentación de los resultados, se seleccionaron los muestreos de tres predios hortícolas particulares, que denominaremos “Norma” ($35^{\circ}01'21.3''S$ $58^{\circ}03'25.2''W$) (figura 3), “Ditada” ($35^{\circ}01'57.3''S$, $57^{\circ}47'13.1''W$) (figura 4) y “Krayeski” ($34^{\circ}48'14.2''S$, $58^{\circ}07'32.6''W$) (figura 5).



Figura 3. Predio hortícola en la localidad de Ángel Etcheverry ($35^{\circ}01'21.3''S$ $58^{\circ}03'25.2''W$), aquí llamado “Norma”.



Figura 4. Predio hortícola en la localidad de Ignacio Correas ($35^{\circ}01'57.3''S$, $57^{\circ}47'13.1''W$), aquí denominado “Ditada”.



Figura 5. Predio hortícola en la localidad de Hudson ($34^{\circ}48'14.2''S$, $58^{\circ}07'32.6''W$), aquí nombrado “Krayeski”.

Se realizó un total de 73 muestreos sobre 20 cultivos hortícolas diferentes. Catorce muestreos se realizaron en otoño, 16 en primavera y 43 en verano, que es cuando la presencia de chinches en los cultivos se hace más evidente. A su vez, 39 de los muestreos corresponden al predio “Ditada”, 16 a “Krayeski” y 18 a “Norma”, encontrándose los cultivos bajo invernáculo (35) o a cielo abierto (38). Los muestreos consistieron en inspecciones visuales de los surcos implantados, a lo largo de una transecta de 50 metros de largo, donde se registró la especie cultivada, las especies aleñañas cultivadas, la vegetación espontánea asociada en estado de floración, si el cultivo se encontraba a cielo abierto o bajo invernáculo, la especie de chinche y el número de individuos colectados. Las chinches colectadas fueron llevadas al laboratorio y mantenidas bajo condiciones controladas ($24 \pm 1^{\circ}C$, $70 \pm 10\%$ HR y fotoperiodo 14:10 (L:O)) y alimentadas con chauchas de *Phaseolus vulgaris* (Fabales: Fabaceae). A su vez, las chinches fueron agrupadas en jaulas por fecha de muestreo, por especie, por campo y por cultivo, a fin de detectar el parasitoidismo acorde a todos esos factores. Los individuos fueron mantenidos

hasta la emergencia de pupas de parasitoide, o hasta su muerte. Las pupas obtenidas fueron colectadas de las jaulas, rotuladas correspondientemente e incubadas en vermiculita húmeda dentro de una cámara de cría, bajo condiciones controladas (24 ± 1 °C, $75 \pm 10\%$ HR y fotoperiodo 16:8 (L:O)) hasta la emergencia de las moscas parasitoide adultas. Además, se registró la cantidad de eventos en los que el parasitoidismo no fue completamente exitoso, es decir, aquellas ocasiones en las que el desarrollo del parasitoide se frenó en estado de pupa. En dichos casos, al no obtenerse una mosca adulta a partir de esas pupas, la identificación de la especie de parasitoide no fue posible, ya que se requiere la observación de características del adulto para poder realizar la determinación. Para los casos en los que los parasitoides alcanzaron el estado adulto se registró el tiempo de desarrollo desde pupa hasta adulto y su sexo, además de la especie de hospedador sobre la que se había desarrollado. La identificación de las especies fue llevada a cabo mediante una colaboración con un especialista en la sistemática de Phasiinae, Rodrigo de Villena Perez Dios (Laboratorio de Diptera, Museo de Zoología - Universidad de San Pablo, Brasil).

-Resultados-

Abundancia de chinches

De los 20 cultivos hortícolas muestreados, los más frecuentes en los distintos campos por estación fueron el pimiento y el tomate en otoño (presentes en el 28,6% y 35,7% de los muestreos, respectivamente), la acelga en primavera (50%) y la berenjena y el tomate en verano (21% y 35%, respectivamente). A su vez, las especies de chinches que resultaron más abundantes fueron *E. meditabunda* y *N. viridula* (1.275 y 580 individuos colectados en total, respectivamente). Los valores más altos de abundancia en ambas especies se registraron sobre el cultivo de tomate, en verano, en el predio correspondiente a “Ditada” (figura 6). En relación a los demás cultivos, para el caso de *E. meditabunda*, esta chinche fue más abundante, en orden decreciente, en berenjena (figura 7), acelga (figura 8), tomate en otoño (figura 9), pimiento (figura 9), y finalmente tomate en los predios de “Norma” y “Krayeski” en verano (figura 6). A su vez, en el caso de *N. viridula*, los valores más altos de abundancia luego de los registrados en el cultivo de tomate de “Ditada” en verano fueron, en orden decreciente sobre el cultivo de acelga (figura 8), sobre pimiento y tomate en otoño (figura 9), seguidos por el cultivo de berenjena (figura 7), y finalmente los correspondientes al cultivo de tomate estival de “Norma” y “Krayeski” (figura 6). En el periodo de tiempo en que fueron realizados los muestreos de este estudio, no pudieron realizarse muestreos durante el otoño en el predio de “Krayeski”.

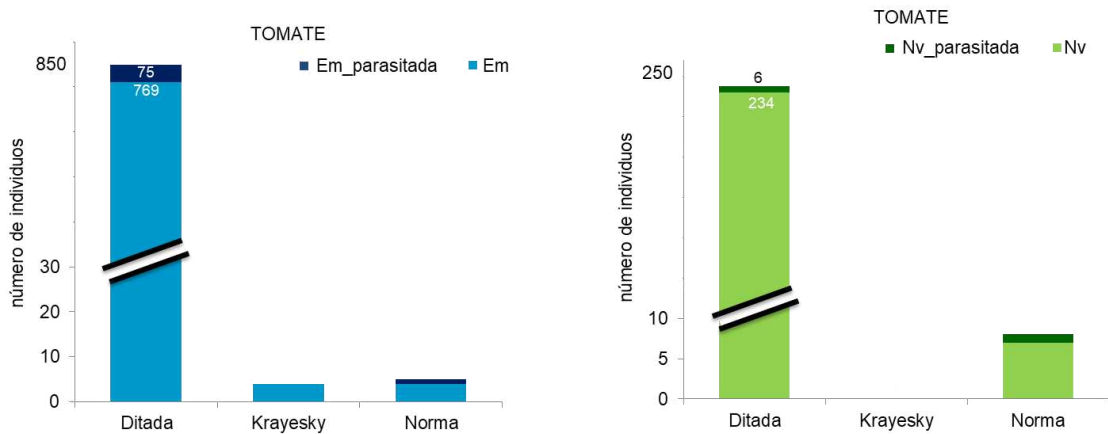


Figura 6. Cantidad de chinches de las especies *Nezara viridula* (verde) y *Edessa mediatubunda* (azul) colectadas sobre el cultivo de tomate durante las temporadas estivales. La zona más oscura de la barra corresponde al número de chinches parasitoidizadas. Se muestran los datos correspondientes a “Ditada”, “Krayeski” y “Norma”.

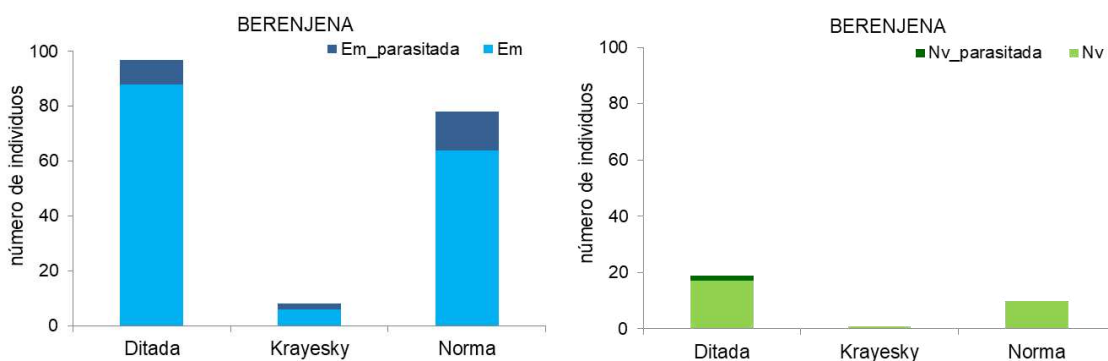


Figura 7. Cantidad de chinches de las especies *Nezara viridula* (verde) y *Edessa mediatubunda* (azul) colectadas sobre el cultivo de berenjena en los distintos campos, en temporadas estivales. La zona más oscura de la barra corresponde al número de chinches parasitoidizadas.

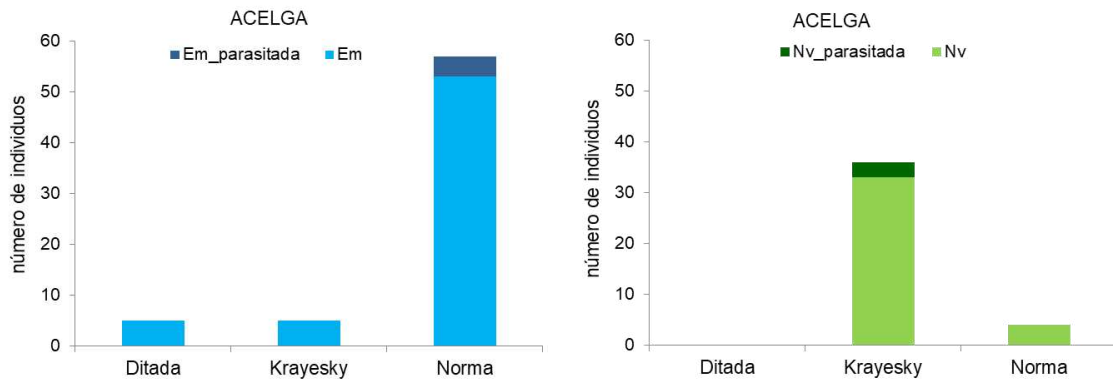


Figura 8. Cantidad de chinches registradas durante la primavera en cultivo de acelga. Se muestran los resultados en torno a las dos especies más abundantes, *Nezara viridula* (verde) y *Edessa meditabunda* (azul), para los tres predios hortícolas. La zona más oscura de la barra corresponde al número de chinches parasitoidizadas.

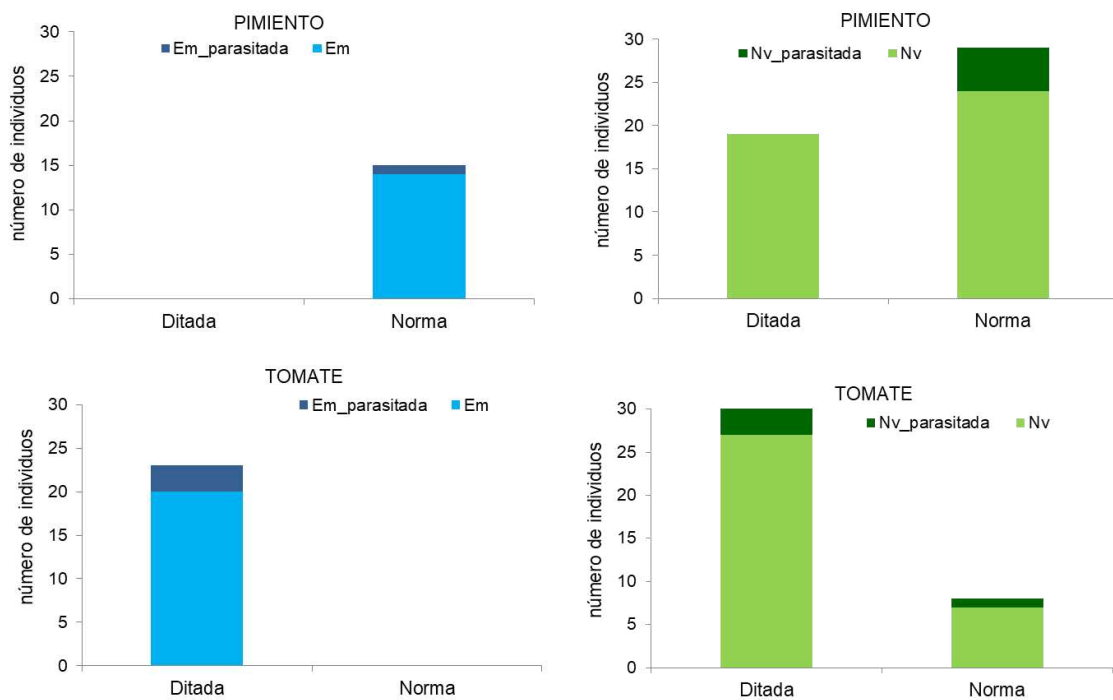


Figura 9. Cantidad de chinches de las especies *Nezara viridula* (verde) y *Edessa meditabunda* (azul) encontradas en otoño en cultivos de pimiento y tomate para los predios de “Ditada” y “Norma”. La zona más oscura de la barra corresponde al número de chinches parasitoidizadas.

Diversidad de parasitoides encontrados

Los porcentajes de parasitoidismo en los cultivos muestreados, a través de las distintas estaciones se encuentran resumidos en la tabla 1 y en la tabla 2. Las chinches parasitoidizadas representaron siempre menos del 50% del total colectadas. Por ejemplo,

para el cultivo de tomate de verano del predio de “Ditada”, donde se registró la mayor abundancia de ambas especies de chinches, el 2,56% de las *N. viridula* y el 9,75% de las *E. meditabunda* se encontraban parasitoidizadas, sobre un total de 234 y 769 chinches colectadas, respectivamente.

A su vez, los parasitoides registrados más frecuentemente fueron *T. pictipennis* obteniéndose 44 moscas a partir de las 580 *N. viridula* colectadas (figura 10) y *Homogenia* sp. (38 individuos) (figura 11) y *Neobrachelia edessae* (70 individuos) (figura 12) a partir de las 1.275 *E. meditabunda* colectadas.

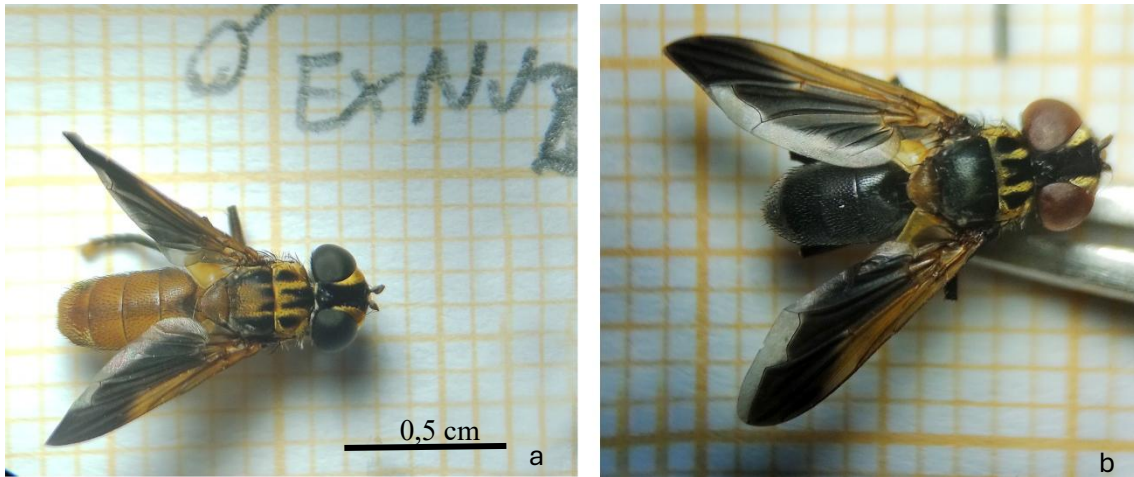


Figura 10. Adultos de *Trichopoda pictipennis* a) macho b) hembra.

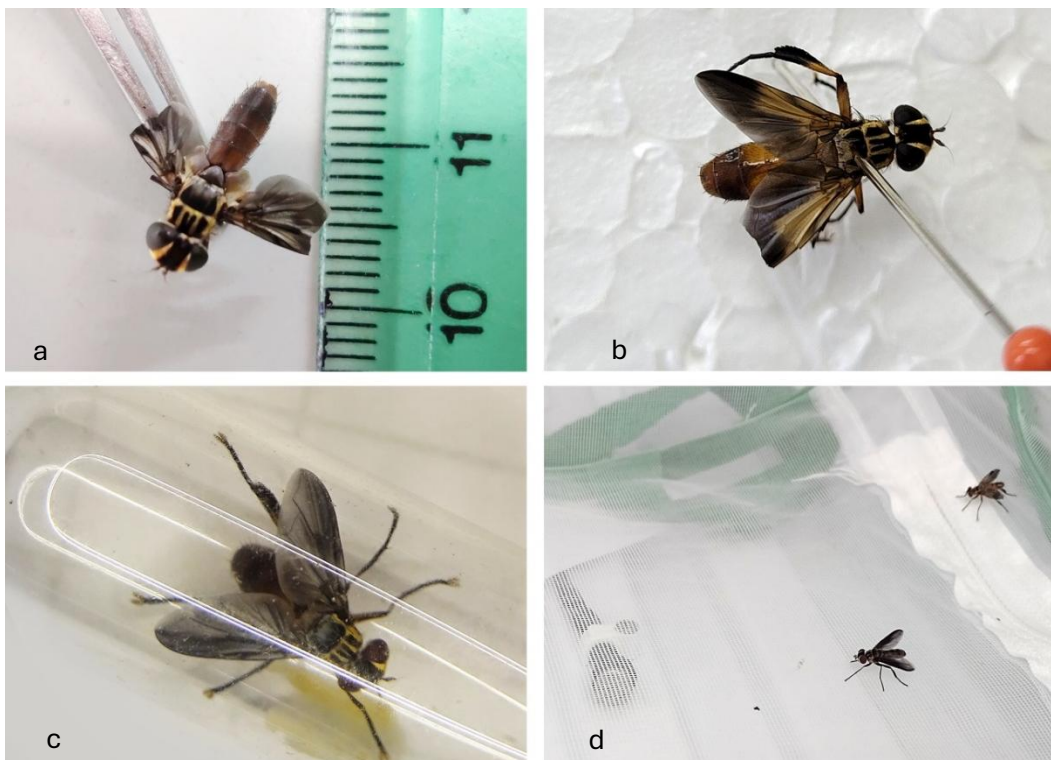


Figura 11. Adultos del género *Homogenia* obtenidos a partir de ejemplares de *Edessa meditabunda* parasitoidizados. En las fotos a) y c) se muestran hembras, b) macho de *Homogenia*, d) macho y hembra adultos.



Figura 12. Adulto de *Neobrachelia edessae* obtenido a partir de ejemplar parasitoidizado de *Edessa meditabunda*.

A su vez, durante los muestreos se observó que algunas especies de chinches de la familia Coreidae tenían huevos de taquínidos adheridos a su cuerpo, y fueron oportunamente colectados, con el fin de corroborar la posible utilización por parte de los Phasiinae de estas chinches como hospedadores alternativos. A partir de estos hospedadores se logró registrar algunos dípteros de la subfamilia Phasiinae como *Trichopoda pennipes* (figura 13), asociada a *Acanthocinus hanika* y *Phthiacnemia picta*, dos especies de chinches de la familia Coreidae. Se registró un total de siete *T. pennipes* y dos *T. pictipennis* a partir de *P. picta* y una *T. pictipennis* a partir de un individuo de *A. hanika*. Ambas especies de coreidos fueron colectadas mayormente en cultivos de tomate bajo invernáculo, en verano en el predio de “Ditada”.



Figura 13. *Trichopoda pennipes* hembra obtenida a partir de adulto de *Phthiacnemia picta*, a) vista dorsal y b) perfil.

Parasitoides sobre *Edessa meditabunda*

En el caso de *E. meditabunda*, se obtuvieron 145 chinches parasitoidizadas en 7 de los 20 cultivos muestreados, de las cuales 109 moscas alcanzaron el estado adulto en el laboratorio. Se registraron 36 parasitoides emergidos desde *E. meditabunda* que no lograron superar la etapa de pupa, imposibilitándose su determinación taxonómica. Como se mencionó anteriormente, las taquínidos más abundantes parasitoidizando a este hospedador fueron *N. edessae* y moscas del género *Homogenia*. En promedio entre la aparición de las pupas y la emergencia de las moscas adultas transcurrieron 18,2 días ($\pm 2,9$) para el caso de *N. edessae* y 19,7 días ($\pm 3,2$) para el caso de *Homogenia* sp. En ambos casos, la visualización externa del parasitoidismo no es posible, al no depositar las hembras huevos sobre el cuerpo de su hospedador, sino dentro de él, a diferencia de lo que ocurre con la mayoría de los parasitoides taquínidos que atacan a *N. viridula*. Por dicho motivo, 532 *E. meditabunda* (40% del total colectado) provenientes de distintos muestreos fueron diseccionadas, a fin de constatar la ausencia de parasitoidismo. A partir de las disecciones se registró que sólo 14 de las 532 chinches diseccionadas (2,63%) habían sido parasitoidizadas sin éxito (contenían larvas muertas en su interior, pero no se había registrado la emergencia de pupa). No fue posible determinar si las larvas muertas en el interior del hospedador correspondían a *Homogenia*, a *N. edessae* u a otra especie de taquínido. Si bien por cuestiones metodológicas no se procedió a la disección del total de las chinches colectadas, estos datos demuestran que la posible subestimación del parasitoidismo es muy baja. También indican que el éxito en la formación de las pupas del parasitoide, a partir de los hospedadores parasitoidizados fue alta. Excepcionalmente se registró la ocurrencia de parasitoidismo por parte de un díptero del género *Phasia* (figura 14). Se obtuvo en laboratorio un ejemplar de este género a partir de un individuo de *E. meditabunda* recolectado en pimiento. Transcurrieron 18 días entre la aparición de la pupa y la emergencia del adulto. Los registros de parasitoidismo sobre *E. meditabunda* se encuentran resumidos en la figura 15 y en la tabla 1.

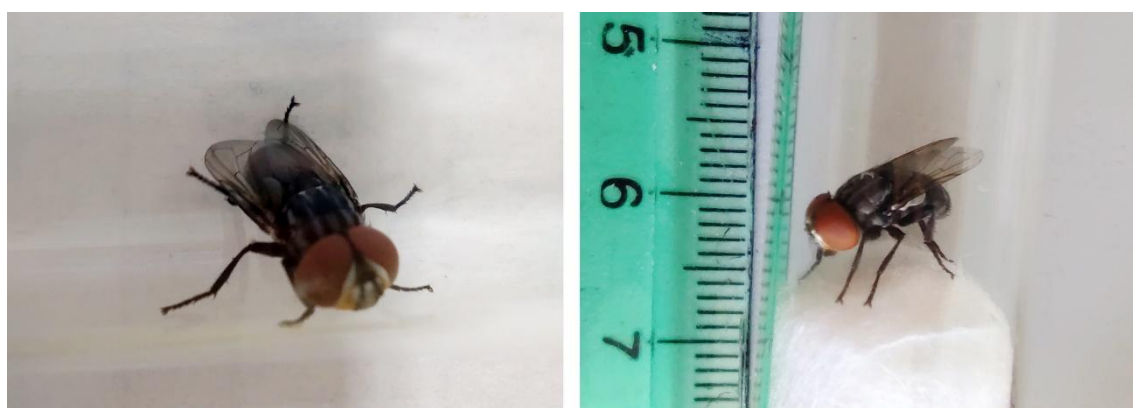


Figura 14. Ejemplar adulto del género *Phasia* obtenido a partir de *Edessa meditabunda*.

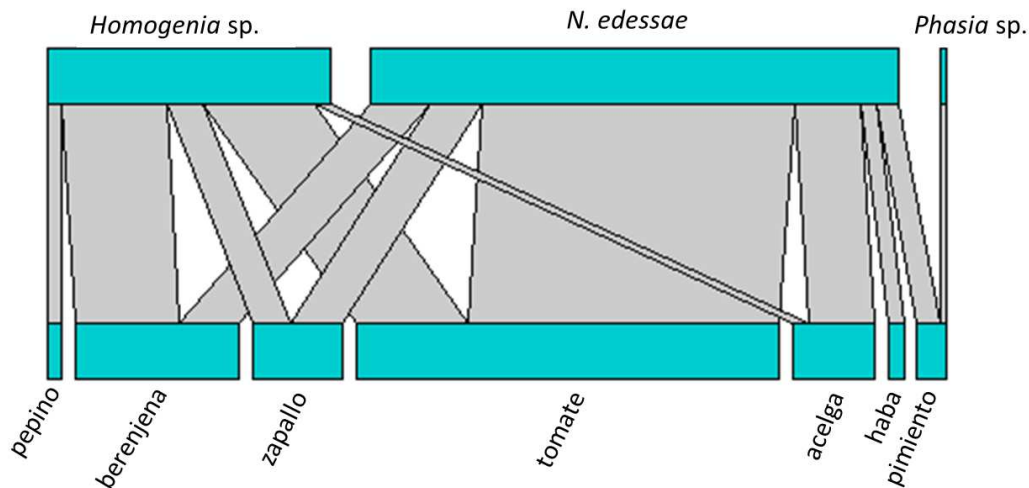


Figura 15. Trama trófica cuantitativa representando las especies de parasitoides que atacan el estado adulto de *Edessa meditabunda* en los diferentes cultivos de los que se alimenta.

Tabla 1. Abundancia de las dos especies de parasitoides más frecuentemente encontradas atacando a *Edessa meditabunda* y porcentajes de parasitoidismo causado por cada especie. Se muestran resultados sobre cultivos donde al menos un hospedador fue parasitoidizado. El porcentaje de parasitoidismo calculado no tiene en cuenta las chinches consideradas parasitoidizadas de las cuales sólo se obtuvo una pupa del parasitoide, sin llegar al estado de mosca adulta. En negrita se señalan los cultivos encontrados más frecuentemente durante los muestreos.

	Total <i>E. meditabunda</i>	Total <i>Homogenia</i>	Total <i>N. edessae</i>	% par. <i>Homogenia</i>	% par. <i>N. edessae</i>
tomate	797	15	42	1,88%	5,27%
berenjena	164	14	8	8,54%	4,88%
zapallo	156	5	7	3,20%	4,49%
acelga	83	2	9	2,41%	10,84%
pimiento	14	0	3	0%	21,43%
pepino	7	2	0	28,57%	0%
haba	4	0	2	0%	50%

Parasitoides sobre *Nezara viridula*

Un total de 64 individuos de *N. viridula* parasitoidizados fueron colectados en 10 de los 20 cultivos diferentes sobre los que se realizaron muestreos. De esos 64 individuos se obtuvieron 47 moscas adultas y 17 parasitoides que frenaron su desarrollo en estado de pupa, imposibilitándose su determinación taxonómica. Las especies de parasitoides asociadas a esta chinche fueron tanto *T. pictipennis* (41 individuos) como *T. pennipes* (6 individuos). En promedio entre la aparición de las pupas y la emergencia de las moscas adultas transcurrieron 13,6 días ($\pm 3,7$) para el caso de *T. pictipennis* y 14 días ($\pm 0,6$) para el caso de *T. pennipes*. A diferencia de los parasitoides que atacan a *E. meditabunda*, en

este caso los huevos puestos por las moscas hembra son visibles, ya que los adhieren al exterior del cuerpo de las chinches. Los registros de parasitoidismo sobre *N. viridula* se encuentran resumidos en la figura 16 y en la tabla 2.

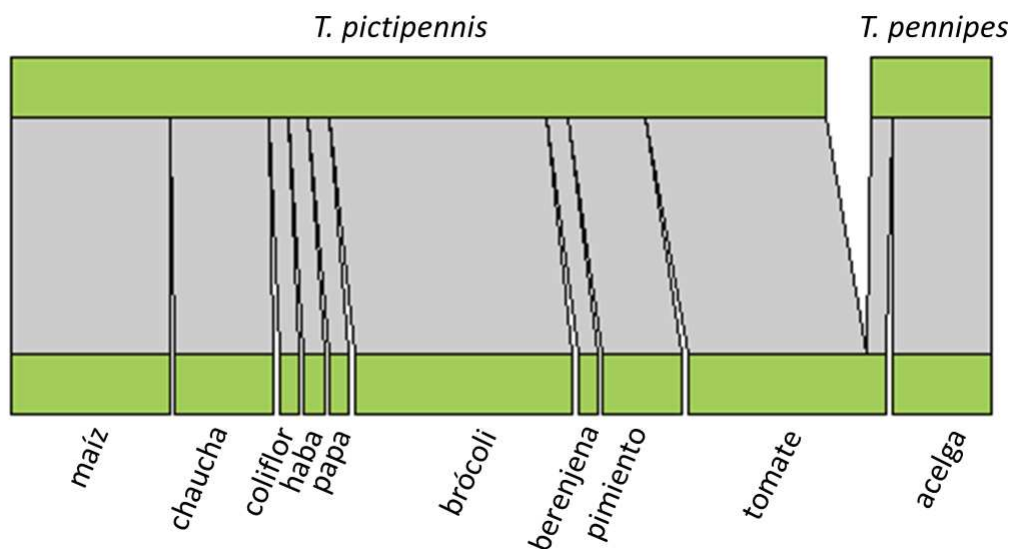


Figura 16. Trama trófica cuantitativa representando las especies de parasitoides que atacan el estado adulto de *Nezara viridula* en los diferentes cultivos de los que se alimenta.

Tabla 2. Abundancia de las dos especies de parasitoides encontradas atacando a *Nezara viridula* y porcentajes de parasitoidismo de cada especie. Se muestran resultados sobre cultivos donde al menos un hospedador fue parasitoidizado. El porcentaje de parasitoidismo calculado no tiene en cuenta las chinches consideradas parasitoidizadas de las cuales sólo se obtuvo una pupa del parasitoide, sin llegar al estado de mosca adulta. En negrita se señalan los cultivos encontrados más frecuentemente durante los muestreos.

	Total <i>N. viridula</i>	Total <i>T. pennipes</i>	Total <i>T. pictipennis</i>	% par. <i>T. pennipes</i>	% par. <i>T. pictipennis</i>
tomate	276	1	9	0,36%	3,26%
brócoli	52	0	11	0%	21,15%
pimiento	43	0	4	0%	9,30%
maíz	44	0	8	0%	18,18%
chaucha	30	0	5	0%	16,66%
acelga	14	5	0	35,71%	0%
berenjena	12	0	1	0%	8,33%
haba	3	0	1	0%	33,33%
papa	1	0	1	0%	100%
coliflor	1	0	1	0%	100%

Parasitoides sobre otros pentatómidos del complejo de chinches fitófagas

A lo largo de los distintos muestreos, se recolectó un total de 32 individuos de *D. furcatus* de los cuales sólo uno de ellos se encontraba parasitoidizado. El parasitoide que emergió de ese ejemplar de *D. furcatus* colectado en acelga durante la primavera del 2022 en el predio de “Ditada”, fue identificado como *Trichopoda gradata* (ex *Trichopoda argentinensis*) (figura 17). Transcurrieron 16 días entre la aparición de la pupa y la emergencia del adulto. Respecto a *P. guildinii*, ningún individuo de esta especie fue colectado en los predios hortícolas donde se realizaron los muestreos, indicando probablemente que las especies hortícolas con las que se trabajó no se encuentran dentro de su rango de plantas hospederas en la región.



Figura 17. Adulto de *Trichopoda gradata* obtenido a partir de un adulto parasitoidizado de *Diceraeus furcatus*.

Vegetación espontánea asociada a los cultivos

Se registró un total de 28 especies de vegetación espontánea en estado de floración asociadas a los distintos cultivos muestreados. Aquellas que se registraron con mayor frecuencia asociadas a los surcos de cultivo se muestran en la figura 18. En el caso de “Ditada” muchos de los parches de cultivo se encontraron asociados a la presencia de *Galinsoga parviflora* (Asterales: Asteraceae) así como también de múltiples gramíneas (Poales: Poaceae) que crecían entre camellones o dentro de la misma hilera de cultivo, sobre todo bajo invernáculo. En el caso de “Norma” las condiciones bajo invernáculo o a cielo abierto pareciesen no diferir demasiado, destacándose la presencia de *G. parviflora*, *Sonchus oleraceus* (Asterales: Asteraceae) y diferentes gramíneas en múltiples instancias de muestreo. En el caso de “Krayeski” especies como *Portulaca oleracea* (Caryophyllales: Portulacaceae), *Chenopodium album* (Caryophyllales: Chenopodiaceae) y *Matricaria chamomilla* (Asterales: Asteraceae) se hicieron frecuentes en varios de los muestreos a cielo abierto, mientras que bajo invernáculo los cultivos se presentaron mayormente ausentes de vegetación espontánea.

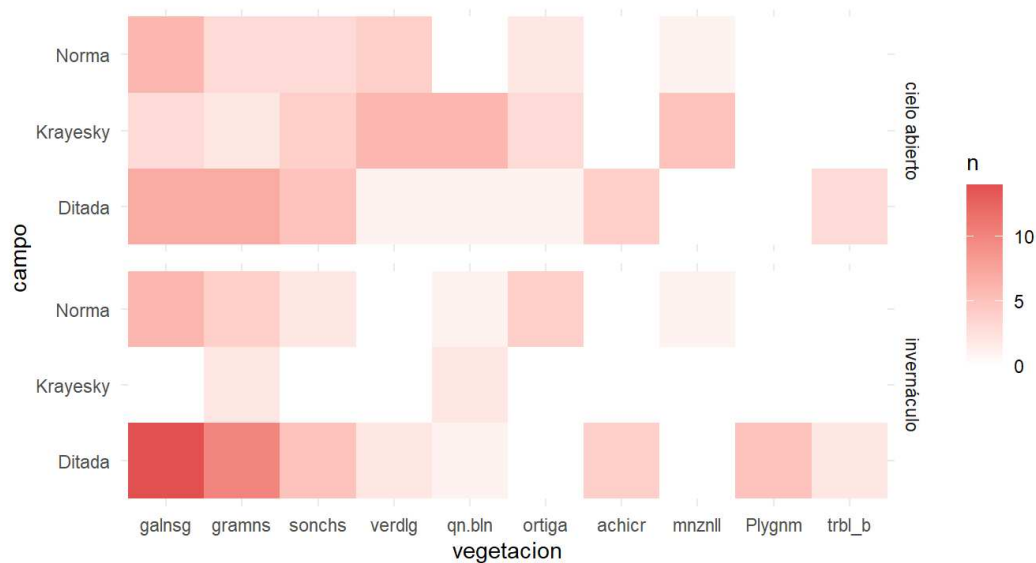


Figura 18. Vegetación espontánea registrada con mayor frecuencia, por campo y según ubicación del cultivo (cielo abierto o bajo invernáculo). Las plantas que se mencionan de izquierda a derecha son: *Galinsoga parviflora*, gramíneas, *Sonchus oleraceus*, verdolaga (*Portulaca oleacea*), quinua blanca (*Chenopodium album*), ortiga (*Urtica urens*), achicoria (*Cichorium intybus*), manzanilla (*Matricaria chamomilla*), *Polygonum* sp., trébol blanco (*Trifolium repens*).

-Discusión-

La importancia de las chinches de la familia Pentatomidae como plagas del cultivo de soja es bien conocida, dado en parte por el valor económico del cultivo en sí mismo. Sin embargo, las chinches también cobran importancia como plagas en cultivos hortícolas relevantes para la actividad económica de nuestro país, encontrándose aquí valores altos de abundancia de pentatómidos sobre este tipo de cultivos. Esto es particularmente notable para el caso de *E. meditabunda* y *N. viridula*. Las especies de plantas hospederas preferidas por cada una de estas chinches no son las mismas (a excepción del cultivo de soja que resulta un objetivo común para ambas). En el caso de *E. meditabunda*, las solanáceas como la papa y el tomate se encuentran dentro de sus cultivos preferidos mientras que *N. viridula* muestra preferencia por brasicáceas como repollo, brócoli, coliflor, radicheta, nabo, kale, entre otras (Panizzi y Lucini 2017). Además, si bien las chinches de la familia Pentatomidae pueden alimentarse de distintas partes de la planta (Olson et al. 2011), el ataque de *N. viridula* se concentra mayormente sobre los frutos, mientras que el de *E. meditabunda* se enfoca en estructuras vegetativas del cultivo (Silva et al. 2012, Panizzi y Lucini 2017). A pesar de esta aparente diferenciación de nicho, las chinches exhiben cierta flexibilidad en el rango de especies vegetales que utilizan, pudiendo optar por plantas no preferidas cuando sus principales especies hospederas se encuentran ausentes (Panizzi y Lucini 2017). De forma que no resulta ilógico que la densidad de *N. viridula* también sea muy elevada sobre el cultivo de tomate, considerando además que esta especie se encuentra dentro de las más polífagas del complejo al que pertenece (Panizzi y Lucini 2024). Lo llamativo reside en que la abundancia de estas especies de chinches sea alta en el cultivo de tomate en verano en sólo uno de los tres

predios tomados en consideración. Una de las posibles explicaciones se relaciona con la ubicación geográfica del recinto. El predio de “Ditada” ubicado en la localidad de Ignacio Correas se encuentra cerca de la localidad de General Mansilla, y en sus alrededores abundan los cultivos extensivos de soja, con una modalidad de manejo convencional. Panizzi y Lucini (2024) han realizado un estudio comparativo de las historias de vida de diferentes especies de chinches en la región Neotropical sobre cultivos extensivos, donde se muestra que los pentatómidos plaga se mueven de un cultivo a otro a lo largo de las distintas estaciones. Las diferentes especies vegetales hospederas funcionan como fuentes o sumideros de estos organismos dependiendo de las condiciones ambientales, el cultivo y las características del paisaje. Así la abundancia de las poblaciones de chinches aumenta en nuestra región entre los meses de octubre y febrero, para mantenerse elevada hasta principios de abril y decrecer a partir de mayo, luego de la cosecha de cultivos como el de soja. Las principales especies de chinches plaga colonizan el cultivo de soja a mediados de primavera y principios de verano para moverse a cultivos alternativos y a la vegetación espontánea a finales de la estación estival. A su vez, durante el invierno buscan refugio en cultivos alternativos o en el propio rastrojo de su cultivo hospedero principal (Panizzi y Lucini 2024). Podría suceder entonces, que las poblaciones de *N. viridula* y *E. meditabunda* sean más abundantes en el predio de “Ditada” en verano a causa de los individuos que colonizaron los cultivos hortícolas en el otoño anterior, permanecieron en el recinto como hibernantes, y dieron lugar a una nueva generación al inicio de la primavera siguiente. A su vez, dado que la mayor abundancia se registró en cultivos bajo invernáculo (Barakat, observación personal), es posible que cultivos como el de tomate resulten atractivos para las chinches durante la temporada estival y que los individuos hibernantes se alojen en cultivos de invierno presentes en el mismo invernáculo o en los alrededores, desde donde desarrollan una próxima generación en la primavera siguiente. Dentro del invernáculo, las condiciones ambientales son diferentes a las que se presentan en cultivos a cielo abierto a tal punto que las fuertes modificaciones de los factores ambientales que operan dentro del microcosmos del invernáculo han propiciado discusiones acerca de si esta tecnología pudiera llegar a ser útil para simular condiciones de cambio climático (Kennedy 1995). La temperatura difiere significativamente dentro y fuera del invernáculo, siendo el aire interno siempre más caliente durante el día (y usualmente también durante la noche) que el aire externo. Esto se debe principalmente al efecto de la radiación que se acumula como calor latente y depende en gran medida del volumen del invernáculo. Así, las variaciones de temperatura mediadas por el incremento de la radiación solar son mucho más intensas dentro de la estructura del invernáculo que fuera de él, donde la temperatura del aire es prácticamente la misma en un día nublado que en uno despejado (Gamboa y Fernández Acevedo 2020). Este no es el único factor que sufre modificaciones evidentes: la intensidad lumínica y en consecuencia la longitud de onda que reciben las plantas, las concentraciones de dióxido de carbono (CO₂), la humedad relativa, y la intensidad de las corrientes de aire también se ven afectadas dentro de los invernáculos (Kennedy 1995). Además, en torno a la disposición de los cultivos, se debe considerar que como los invernáculos son microambientes de espacio limitado (Adey y Kangas 2008) usualmente tanto las franjas de cultivo como las plantas dentro de un mismo surco se encuentran más cercanas entre sí, y al ser un ambiente confinado, la dispersión de los insectos se ve obstaculizada. Este microcosmos del invernáculo podría favorecer la permanencia de las poblaciones de insectos plaga que tienen múltiples generaciones a lo largo del año, como son las chinches. Teniendo en cuenta que la

temperatura influye sobre el metabolismo de los organismos ectotermos como son los insectos, un aumento de la misma podría contribuir a la aceleración del metabolismo, y al incremento de la abundancia de estos insectos plaga en una zona confinada como lo es el invernáculo.

Otro aspecto a tener en cuenta es la cercanía de los tres predios productivos con otras fincas de la zona. En el caso de “Ditada” y “Krayeski”, si bien en los alrededores del predio hortícola podemos encontrar otras estancias productivas, las mismas no comparten un área limítrofe tan próxima como en el caso de “Norma”, debido en parte a la presencia de cortinas arbóreas, por ejemplo. En cambio, en el caso de “Norma”, la situación es claramente diferente, ya que la finca se encuentra inmersa en pleno cinturón hortícola, rodeada de otras estancias productivas, invernáculos y sin la protección de una cortina forestal. Considerando que muchos de los productores del CHP rigen sus prácticas agrícolas siguiendo el modelo convencional, la distancia con fincas vecinas y la presencia de cortinas arbóreas pueden resultar ventajosas para los productores agroecológicos, que limitan el uso de agroquímicos o utilizan productos menos nocivos que los de las producciones convencionales (Oberschelp et al. 2018). Los agrotóxicos suelen tener efecto no solo sobre el terreno objetivo sino también sobre áreas adyacentes, debido al efecto de deriva asociado a su aplicación. Los efectos adversos sobre poblaciones no blanco, es decir poblaciones que originalmente no son objetivo de la medida de control, pueden variar dependiendo de la naturaleza toxicológica del producto químico, la concentración en que se aplica y el nivel de exposición de esas poblaciones no objetivo (Marrs y Frost 1997). Por ejemplo, Longley y Sotherton (1997) estudiaron el daño que diversos productos de naturaleza química (herbicidas, pesticidas, fertilizantes) poseen sobre poblaciones de mariposas, reduciendo la longevidad, fecundidad y fertilidad de estos insectos, así como sus fuentes de alimento y refugio. En este sentido, sería posible establecer una escala de acuerdo al grado de aislamiento en torno a los efectos de deriva de productos químicos de cada predio, siendo “Ditada” el más aislado, “Krayeski” un intermedio y “Norma” el menos aislado de los tres.

La presencia de pesticidas en el ambiente no solamente afecta a las poblaciones plaga que se pretende controlar, sino que tiene efectos adversos sobre organismos no blanco muchas veces mucho más sensibles al efecto del agroquímico que la propia plaga objetivo. Entre los efectos sobre los enemigos naturales, se incluyen aquellos considerados efectos letales (producir mortalidad) y efectos subletales como disminución de la fecundidad y fertilidad, modificación de los tiempos de desarrollo y de los comportamientos de búsqueda y utilización de hospedadores o presas, disminución en la tasa emergencia y alteración de la proporción de sexos, entre otros (Cloyd 2012). El efecto de deriva de estos productos podría estar afectando los distintos predios productivos de acuerdo con su grado de exposición a los mismos, o como se ha detallado previamente, de acuerdo con qué tan aislado se encuentre cada predio respecto a otros campos linderos de producción convencional. Esta podría ser una posible explicación de por qué una mayor cantidad de chinches, tanto parasitoidizadas como no parasitoidizadas, ha sido registrada en el predio de “Ditada”, sobre todo bajo invernáculo, donde se podría considerar que los organismos están más protegidos. Sin embargo, los porcentajes de parasitoidismo no fueron elevados en ninguno de los tres predios productivos, independientemente de la abundancia de hospedadores. Es posible que la implementación de ciertas prácticas como el aumento de la oferta de recursos alimenticios o de refugio, puedan propiciar el control biológico por

conservación en los distintos predios productivos. Muchas de las especies de vegetación espontánea que se encontraron asociadas a los camellones de cultivo, figuran como relevantes para la presencia y establecimiento de enemigos naturales en el CHP según lo presentado por Greco et al. (2023). De acuerdo con lo expuesto por dichos autores, la vegetación espontánea relevada resultó ser un recurso valioso en términos de aporte de polen y refugio para los enemigos naturales. Vemos entonces que si bien la presencia de estos enemigos naturales se encuentra fuertemente ligada a la de aquellos herbívoros plaga que cumplen el rol de presas u hospedadores, la vegetación espontánea reviste importancia en términos de alimento para los adultos y refugio en términos generales. En torno a los taquínidos, es muy poco lo que se conoce sobre el comportamiento de alimentación que tienen los adultos, si bien algunas especies llegan a desarrollar un rol importante como polinizadores (Mulieri et al. 2023). Resta analizar si existe efectivamente alguna correlación estadística entre la presencia de algunas de estas especies de vegetación espontánea y los taquínidos mencionados en este capítulo. Los experimentos llevados a cabo en condiciones de campo suelen albergar una complejidad propia de las condiciones no controladas del entorno, que muchas veces dificultan el análisis posterior de los datos. A futuro, sería prudente hacer una exploración más exhaustiva sobre la presencia de los taquínidos que parasitoidizan pentatómidos en el CHP, pero considero que este capítulo aporta una primera aproximación y presenta un panorama orientativo acerca de cuáles son las especies de taquínidos más comúnmente encontradas en la zona parasitoidizando adultos de chinches.

Si bien resulta esperable para varios grupos de artrópodos que la biodiversidad aumente con la disminución de la latitud, en parasitoides no hay un patrón latitudinal claro que muestre esta situación (Stireman et al. 2006). Sí es cierto, que un gran número de especies de taquínidos se encuentran en la región Neotropical, donde se estima que aún quedan muchos taxones por describir (O'Hara et al. 2020). Aquí se ha registrado un total de 6 especies de taquínidos utilizando chinches como hospedadores. El registro de estas especies y la elaboración de las tramas tróficas cuantitativas constituye un aporte importante al conocimiento de la fauna de parasitoides taquínidos de estas chinches para la región. Hay registros bibliográficos previos de cómo aumenta la complejidad de las tramas tróficas en predios agroecológicos cuando se los compara con aquellos de manejo convencional (Sarandón 2020a). Aquí, si bien no se ha efectuado la comparación entre quintas con distintas formas de manejo productivo, si se ha logrado registrar a lo largo de esta tesis parasitoidismo ocasional sobre *N. viridula* en cultivos extensivos de soja por parte de *T. pictipennis*, pero el registro de parasitoidismo sobre *E. meditabunda* se ha dado siempre en cultivos hortícolas con prácticas más sustentables, independientemente de la abundancia de esta especie de chinche (Barakat, observación personal). Queda todavía mucho por explorar en torno a las interacciones de las chinches de la familia Pentatomidae con sus parasitoides taquínidos en el CHP, pero considero que esta tesis ha contribuido a sentar las bases para futuros estudios en la temática.

- Capítulo 2-

Redescubriendo una interacción: *Neobrachelia edessae* (Diptera: Tachinidae) como antagonista de la chinche plaga *Edessa meditabunda* (Hemiptera: Pentatomidae)

-Introducción-

Del complejo de especies de chinches que atacan al cultivo de soja en la Argentina, *Edessa meditabunda* (Hemiptera: Pentatomidae) es quizá la especie que ha recibido menor atención desde la masificación de este cultivo. Algún tiempo atrás, la mayoría de los estudios sobre el complejo de pentatómidos plaga se encontraban dirigidos mayormente a *Nezara viridula*, chinche que destacaba dentro de este gremio debido a su elevada abundancia poblacional (Rizzo 1977, Bercelini y Malacanza 1994). Recientemente la especie *Piezodorus guildinii* ha cobrado importancia debido al daño que produce en semillas (principalmente de leguminosas), el cual resulta mucho más profundo que el provocado por el resto de las especies de hemípteros plaga (Barakat et al. 2022a). Sin embargo, según Panizzi et al. (2022) pareciera que la abundancia de importantes especies plaga de este grupo como son *N. viridula* o *P. guildinii* ha estado decreciendo en el transcurso de la última década, adquiriendo a su vez relevancia otras especies del complejo. De acuerdo con lo expuesto por parte de estos autores, los niveles poblacionales de *E. meditabunda* han estado incrementándose en los últimos 20 años, haciendo de esta chinche un nuevo objeto de estudio interesante en el marco del control de plagas agrícolas. Las dinámicas poblacionales de las diferentes especies del complejo de pentatómidos plaga se han visto afectadas por los cambios que han tenido lugar en los agroecosistemas a lo largo de las últimas décadas en la región Neotropical. La masificación de la producción agrícola y la expansión de las zonas cultivadas que han ido reemplazando a la vegetación y a las pasturas naturales de nuestra región, estarían afectando las interacciones entre diferentes especies que habitan estos agroecosistemas.

Dentro del género *Edessa* se encuentra *E. meditabunda*, una especie neotropical que se distribuye en la Argentina, Brasil, Bolivia, Colombia, Paraguay, Guayana Francesa y Uruguay en Sudamérica, y en Antigua y Barbuda, Cuba, República Dominicana, Trinidad y Tobago y San Vicente y las Granadinas en la región del Caribe (Panizzi 2015, Dellapé 2025). Es considerada una plaga importante del cultivo de soja (Corrêa-Ferreira y Panizzi 1999, Lourenção et al. 1999, Souza 2007, Zarkin et al. 2009, Husch et al. 2014) pero su rango de plantas hospederas es mucho más amplio que para otras especies del complejo. Ataca diversos cultivos de importancia comercial como algodón, berenjena, tabaco, girasol, papaya, tomate, papa, alfalfa y vid (Silva et al. 2021, Panizzi et al. 2022). El daño causado por *E. meditabunda* ha sido estudiado por varios autores (Galileo y Heinrichs 1979, Silva et al. 2012, Husch et al. 2014) y se considera que es menor que el que producen otras especies de pentatómidos plaga, una posible razón por la cual parece haber recibido menor atención que otras chinches del complejo. Sin embargo, a pesar de que *E. meditabunda* mayormente se alimenta de la parte vegetativa de los cultivos, también tiene el potencial de causar retención foliar y daño en semillas y frutos, pudiendo ocasionar importantes pérdidas económicas (Husch et al. 2014). Adicionalmente, como dentro de su rango de plantas hospederas se hallan gran variedad de cultivos hortícolas, su presencia cobra particular importancia en nuestra zona de estudio. Muchas de las especies

cultivadas en el cinturón hortícola platense se encuentran dentro de su rango de ataque y su presencia se vuelve frecuente durante la temporada estival (Barakat et al. 2023).

Como se ha mencionado anteriormente, la mayoría de los estudios sobre hemípteros plaga que se han realizado en la Argentina estuvieron enfocados principalmente en *N. viridula* y *P. guildinii*, en cultivos extensivos de soja (Antonino et al. 1996, Liljesthröm y Coviella 1999, Edelstein et al. 2008, Gamundi y Sosa 2008, Cingolani et al. 2014a). En comparación, la información recopilada sobre *E. meditabunda* en trabajos científicos resulta escasa. Sin embargo, la presencia de esta especie en diversos cultivos de nuestro país, y en particular de nuestra región, no solo no es un fenómeno extraño, sino que resulta frecuente, por lo que el estudio de las interacciones entre esta chinche y sus enemigos naturales cobra importancia. Al igual que las demás especies del complejo de pentatómidos plaga, *E. meditabunda* cuenta con parasitoides que atacan tanto sus huevos como su estado adulto. Dentro de los parasitoides oófagos que utilizan esta especie como hospedador podemos encontrar microhimenópteros de las familias Encyrtidae, Eurytomidae, Scelionidae y Sphecidae (Rizzo 1971, Corrêa-Ferreira y Moscardi 1995, Golin et al. 2011, Cingolani 2012, La Porta et al. 2013, Zerbino y Panizzi 2019, Santos Murgas et al. 2023). Por otro lado, en lo referente a los parasitoides del estado adulto de *E. meditabunda*, el registro que se posee es mucho más escaso. Presumiblemente, este gremio de parasitoides estaría compuesto por dos grupos taxonómicos, al igual que para otras especies del complejo de chinches de la soja. Dentro de los himenópteros, *Hexacladia smithii* (Hymenoptera: Encyrtidae) ha sido registrada parasitando *E. meditabunda* en la Argentina por Cuezco y Fidalgo (1997) por primera vez, y hasta el momento no se conocen otras especies de himenópteros que ataquen a su estado adulto. Respecto a los parasitoides dípteros de la familia Tachinidae, especies de al menos 5 géneros pertenecientes a la subfamilia Phasiinae, han sido reportadas utilizando a *E. meditabunda* como hospedador. Entre ellas se encuentran *Cilindromya brasaliana*, *Homogenia* sp, *Trichopoda pictipennis* (usualmente registrada erróneamente en la bibliografía como *Trichopoda giacomellii*), *Dallasiya bosqui* y *Neobrachelia edessae* (Liljesthröm y Ávalos 2015). Sin embargo, la información biológica y comportamental de estos parasitoides cuando se desarrollan sobre *E. meditabunda* es prácticamente nula. Existe por ejemplo un trabajo de Liljesthröm (1980) donde se menciona que *T. pictipennis*, si bien puede ser encontrada usando a *E. meditabunda* como hospedador, no completa exitosamente su ciclo biológico sobre esta chinche, por lo que podría no representar una interacción estable. En este contexto, resulta necesario indagar más profundamente en las interacciones que puedan establecerse entre *E. meditabunda* y sus potenciales especies antagonistas.

Respecto al género *Neobrachelia*, el mismo fue descrito por Townsend en 1931, y comprende 4 especies: *N. charapemyioides*, *N. edessae*, *N. grandis* y *N. mirabilis*. *Neobrachelia edessae* (figura 1) fue originalmente denominada como *Xenophyxis edessae* en 1942 por parte del mismo autor, quien la registró por primera vez como parasitoide de *E. meditabunda* en Uruguay. En la Argentina, fue registrada por primera vez por Barakat et al. (2023), también parasitando la misma especie de chinche. La presencia de *N. edessae* en nuestra región no es algo inusual (Barakat et al. 2023, Fernández et al. 2024) y en los últimos años esta especie de mosca ha sido registrada repetidamente en campos del cinturón hortícola platense durante las temporadas de verano dentro del período del 2022-2024 (Barakat et al. 2023). Al igual que ocurre con otros parasitoides de la familia Tachinidae, los conocimientos acerca de su biología son prácticamente nulos. Esto no es un inconveniente menor, dado que los parasitoides del

estado adulto de chinches fitófagas ejercerían un papel importante en la reducción de la longevidad del hospedador, y consecuentemente su fecundidad y fertilidad, lo que les otorga un importante potencial como agentes de control biológico. Esta falta de conocimientos es congruente en el caso de los taquínidos con lo que ocurre con otros parasitoides del orden Diptera que, a pesar de la importancia de su rol como controladores biológicos de plagas, han recibido históricamente mucha menos atención que aquellos del orden Hymenoptera (Dindo et al. 2019, Cingolani et al. 2025).



Figura 1. Vista dorsal de individuo adulto de *Neobrachelia edessae*.

En general, las relaciones entre moscas parasitoides de la subfamilia Phasiinae y hemípteros pentatómidos plaga, no son bien conocidas en la Argentina (Liljesthröm y Ávalos 2015) debido en gran parte a la dificultad que implica la cría y manipulación de taquínidos en laboratorio. La falta de información sobre aspectos básicos de su biología es una limitante importante en el desarrollo de programas de control biológico con estos insectos (Fernández et al. 2024). Por ello resulta fundamental recabar más información sobre este grupo de parasitoides, que, por ejemplo, mejoren la capacidad para criarlos en laboratorio. Información sobre los tiempos de desarrollo de cada estadio del ciclo biológico, factores bióticos y abióticos que influyen el desempeño, e incluso detalles sobre la morfología de *N. edessae* es parte de la información que actualmente no se encuentra disponible, al igual que ocurre para la amplia mayoría de los dípteros parasitoides (Dindo y Grenier 2023).

En este contexto, el establecimiento de una cría rudimentaria de *N. edessae* bajo condiciones de laboratorio durante el desarrollo de mi tesis, constituye un aporte importante respecto al conocimiento que se tiene sobre la biología de este parasitoide. Debido a la dificultad que representa, lo realizado aquí no tiene un enfoque destinado a la cría masiva de este enemigo natural sino al mantenimiento de una pequeña cantidad de individuos con fines experimentales. En la situación actual, cada aporte al conocimiento sobre la biología básica de este insecto resulta significativo. Sin embargo, son varios los aspectos que deben considerarse a la hora de establecer una colonia de insectos, por pequeña que la misma sea. Algunos de ellos se relacionan con factores abióticos tales como la temperatura, la humedad y el fotoperíodo, mientras que otros son de naturaleza biótica como los relacionados con la dieta, el comportamiento de cópula, el rango de hospedadores que un parasitoide posee y sus estrategias de oviposición (Dindo y Grenier 2023). La calidad del hospedador es otro factor que, dada su gran influencia en la cría de enemigos naturales, debe ponerse a prueba. Un hospedador de baja calidad podría desencadenar en la decisión de no parasitoidizar por parte de la hembra parasitoide, o incluso llevar a un evento de parasitoidismo no exitoso, es decir aquel en el que no se concreta la formación de la pupa o la emergencia del adulto (van Lenteren 2003).

En los parasitoides, muchos de sus comportamientos se consideran dependientes del estado, es decir relacionados con su grado de percepción del entorno inmediato y externo, y con la generación de una respuesta adecuada a través de plasticidad fenotípica adaptativa. Por ejemplo, la oviposición puede ser influenciada por la carga de huevos que posea la hembra parasitoide, los comportamientos de tipo “host-feeding”, por el estado nutricional, y rechazar o aceptar un hospedador puede depender de la edad de la hembra y su expectativa de vida (Roitberg y Bernhard 2008). Así mismo, la decisión de superparasitoidizar, es decir depositar un huevo en un hospedador ya parasitoidizado por otra hembra de la misma especie, puede verse influenciada por la disponibilidad de otros hospedadores, la carga de huevos, o la presencia de competidores (Roitberg 2007). La generación de un número óptimo de descendientes depende en parte de la capacidad que tienen los animales de controlar la cantidad de descendencia que dejan, teniendo en cuenta variables tales como la calidad del ambiente en que se encuentran (Godfray et al. 1991). Resulta importante determinar la naturaleza adaptativa de los distintos comportamientos que pueden tener lugar bajo diferentes condiciones ecológicas, para así maximizar el desempeño que estos enemigos naturales podrían tener en ambientes naturales, con fines beneficiosos para la agricultura.

En este contexto, con los estudios de esta tesis se buscó recabar información sobre la biología y el desempeño del parasitoide *N. edessae* cuando se desarrolla en laboratorio sobre *E. mediotabunda*. En particular, se registraron los distintos tiempos de desarrollo a lo largo del ciclo de vida de la mosca, se evaluó su desempeño en distintas situaciones y los efectos del parasitoidismo sobre los hospedadores, y se describió parte de la morfología de la especie. Los aportes de esta tesis sientan bases importantes para el desarrollo de futuros programas de control biológico que involucren a estas especies.

-Materiales y métodos-

Tanto las colonias de *E. meditabunda* como la cría rudimentaria de *N. edessae* fueron establecidas a partir de individuos colectados en diferentes predios agroecológicos del Cinturón Hortícola Platense (CHP) (Provincia de Buenos Aires, Argentina, -35.056307, -57.895620). Las chinches fueron criadas bajo condiciones controladas (24 ± 1 °C, $70 \pm 10\%$ HR y fotoperiodo 14:10 (L:O)) y alimentadas con chauchas de *Phaseolus vulgaris* (Fabales: Fabaceae). La pequeña colonia de *N. edessae* que se logró establecer se inició desde la incubación de pupas de la mosca que emergieron de chinches, siempre de la especie *E. meditabunda*, parasitoidizadas espontáneamente a campo durante las temporadas estivales de 2022 a 2024. Las pupas obtenidas fueron mantenidas en vermiculita húmeda dentro de una cámara de cría, bajo condiciones controladas (24 ± 1 °C, $75 \pm 10\%$ HR y fotoperiodo 16:8 (L:O)) hasta la emergencia de las moscas adultas. Los adultos, a su vez, fueron mantenidos en jaulas de voile (30x30x60 cm) bajo las mismas condiciones que las descritas anteriormente para las chinches, con adultos de *E. meditabunda* como hospedadores, alimento y agua desionizada para ambas especies. Los adultos de *N. edessae* contaron con azúcar, pasas de uva, levadura y polen comercial como fuente de alimento. En el marco de una colaboración con un especialista en la sistemática de Phasiinae, el Dr. Rodrigo de Villena Perez Dios (Laboratorio de Diptera, Museo de Zoología - Universidad de San Pablo, Brasil), se logró identificar la especie de parasitoide.

Inicialmente a modo de prueba preliminar, se armó una jaula con 6 moscas adultas y se observó su comportamiento. Las moscas fueron colocadas juntas en una misma jaula dado que no había información respecto de los comportamientos de apareamiento ni de los requerimientos de cópula de esta especie. Ante la presencia de cópulas, se confirmó que efectivamente había 3 parejas de *N. edessae* dentro la jaula (3 machos y 3 hembras). Subsiguientemente se les ofrecieron adultos de *E. meditabunda* (n=114) en tandas sucesivas, por períodos de entre 24 y 48 horas de exposición, y se observó el comportamiento de parasitoidismo. Estos hospedadores no fueron tenidos en cuenta para los análisis de desempeño del parasitoide parental, pero si para estimar los tiempos de desarrollo de la progenie, ya que cada chinche fue individualizada y diseccionada una vez finalizado el periodo de exposición. También se consideraron para los análisis de longevidad, fecundidad y fertilidad de las chinches. Una vez adquirida esta experiencia, se realizaron ensayos con el propósito de evaluar el efecto de distintas condiciones bióticas y abióticas sobre el desempeño del parasitoide y sobre el impacto del parasitoidismo en el hospedador.

Desempeño del parasitoide

Se armaron unidades experimentales de moscas de *N. edessae* (n=20) a las que les fueron ofrecidos entre 10 y 12 adultos de *E. meditabunda*, en jaulas de 30x30x30 cm (figura 2a). Las condiciones evaluadas fueron: 1) distintos lapsos de exposición de las chinches al parasitoide (24 o 48 h); 2) cantidad de machos del parasitoide dentro de la unidad experimental (1 o más de 1); 3) distinta procedencia de la mosca madre (a partir de una chinche parasitoidizada a campo, o a partir de la cría de moscas mantenida en el laboratorio); 4) sexo del hospedador ofrecido. En total se expusieron 256 hospedadores. A algunas de las moscas (n= 6) se les ofrecieron múltiples tandas adicionales de chinches

(176 hospedadores ofrecidos), de las cuales solo los datos obtenidos a partir de la primera tanda de hospedadores expuestos fueron tenidos en cuenta para los análisis de proporción de parasitoidismo. Los datos de las subsiguientes tandas de hospedadores expuestos contribuyeron al análisis de tiempos de desarrollo de la progenie del parasitoide, y longevidad, fecundidad y fertilidad de las chinches.

Impacto del parasitoidismo sobre el hospedador

Luego de la exposición al parasitoide, cada chinche (n=546) fue separada en contenedores plásticos con alimento y sustrato para la oviposición (figura 2b). Los hospedadores hembra (n=302) a su vez fueron emparejados con un macho de *E. mediotabunda* no expuesto al parasitoide, a fin de asegurar la cópula para posteriormente evaluar el efecto del parasitoidismo sobre la fecundidad y fertilidad de las chinches. Fueron registrados en cada caso la cantidad de huevos depositados por cada chinche y la cantidad de ninfas eclosionadas a partir de ellos. También se registró la fecha de muerte de cada chinche expuesta al parasitoide, y la formación de pupas de la progenie del parasitoide. Para la evaluación del éxito del parasitoidismo se consideraron “pupas exitosas” a aquellos parasitoides que lograron alcanzar el estado pupal, y “adultos exitosos” a aquellos que lograron emerger como moscas adultas. Adicionalmente, la totalidad de las chinches expuestas fue diseccionada a fin de detectar y contabilizar las larvas del parasitoide que pudiesen haber muerto dentro del hospedador. Esto se realizó incluso en los casos en que se registró la formación de la pupa de *N. edessae* previamente. Luego de efectuar las disecciones, con el fin de evaluar los efectos del parasitoidismo, los hospedadores fueron clasificados en distintas categorías según su condición: “parasitoidizados exitosamente” si se registró la emergencia de al menos una pupa; “parasitoidizados no exitosamente” cuando se pudo constatar la presencia de al menos una larva, su mandíbula o el túnel respiratorio dentro del hospedador, si bien no se registró formación de pupa; y “no parasitoidizados” cuando no se evidenció larva alguna, ni ninguna otra evidencia de parasitoidismo. El efecto de las variables estudiadas sobre el parasitoidismo se evaluó mediante análisis de chi cuadrado (χ^2). Además, se realizó un análisis de chi cuadrado (χ^2) para ver si la proporción de sexos de la F1 difería de 1:1. A su vez, se evaluó el efecto del parasitoidismo sobre la longevidad, fecundidad y fertilidad de las chinches. Los análisis de longevidad de las chinches fueron realizados mediante análisis “log-rank” y curvas Kaplan-Meier. Tanto la fecundidad como la fertilidad de chinches fueron analizadas mediante modelos lineales generalizados (glm) (Faraway 2016). La fecundidad se analizó para un modelo con respuesta binomial, y la fertilidad mediante un modelo de tasa (“rate model”). Se efectuó la validación de ambos modelos mediante un análisis de residuos y distancias de Cook. En el caso de la fertilidad, se comprobó que su distribución era compatible con Poisson. En ambos casos, se efectuó la comparación entre modelos que incorporaban la condición de los hospedadores con modelos nulos más simples, que no la incluían. Las comparaciones se efectuaron mediante el criterio de información de Akaike (AIC) (Faraway 2016), el cual arrojó un mejor ajuste en ambos casos cuando se incorpora la condición al modelo.



Figura 2. Unidad experimental utilizada en los ensayos con *Neobrachelia edessae* parasitoidizando adultos de *Edessa meditabunda*. a) Unidad de exposición de las chinches al parasitoide. b) Vasos donde se individualizó a cada hospedador una vez finalizada la exposición.

Tiempo de desarrollo de la F1 del parasitoide

A su vez, en relación a la primera generación de descendientes de *N. edessae* (F1), se registraron los tiempos de desarrollo de distintas partes del ciclo vital de la mosca: tiempo de desarrollo huevo-pupa (desde la oviposición hasta la formación de la pupa), y tiempo de desarrollo pupa-adulto (desde la formación de la pupa hasta la emergencia del adulto). El comienzo de la etapa de huevo fue establecido como el momento en que finalizó la exposición de los hospedadores al parasitoide. También se registró la longevidad de las moscas adultas de la progenie (F1). Se analizaron los tiempos de desarrollo y la longevidad de la F1 en función del sexo del hospedador parasitoidizado, el número de larvas dentro del hospedador, y el sexo de la progenie mosca. Adicionalmente, para el

tiempo de desarrollo pupa-adulto, se incluyeron datos obtenidos de moscas emergidas en laboratorio, pero cuyos hospedadores fueron parasitoidizados en el campo (n=73), y datos de moscas emergidas a partir de chinches parasitoidizadas en el laboratorio, provenientes de la colonia allí establecida (n=18). Lo mismo fue hecho para el análisis de longevidad de adultos, considerando todos aquellos adultos que vivieron al menos 1 día (n=70 para las de campo y n=18 para las de colonia). Debido a cuestiones metodológicas, los hospedadores de estas moscas no fueron individualizados, por lo cual resultó imposible asociar el sexo del hospedador o el número de larvas dentro del cuerpo de los mismos. Por este motivo, estos datos sólo fueron considerados en una parte de los análisis. La incorporación de estos datos resulta interesante como medida de calidad del hospedador, para poner a prueba si existen diferencias en el desempeño de *N. edessae* cuando se desarrolla sobre *E. meditabunda* provenientes del campo o del laboratorio. Los análisis estadísticos de estos datos fueron realizados utilizando análisis de “log-rank” y curvas Kaplan-Meier. Todos los análisis estadísticos anteriormente mencionados se realizaron utilizando el software R (v4.3.2; R Core Team 2023).

Adicionalmente, se tomaron fotografías con lupa binocular (Leica S8APO) equipada con cámara fotográfica (Leica MC120 HD) con el fin de obtener detalles sobre la morfología de los distintos estadios larvales y la genitalia externa de *N. edessae*, dado que esta información no se encuentra disponible actualmente en la bibliografía.

-Resultados-

Poco más de la mitad de las hembras de *N. edessae* de la generación parental, parasitoidizaron al menos una de las chinches ofrecidas. A su vez, sólo el 30% de las chinches que fueron expuestas al parasitoide resultaron casos de parasitoidismo exitoso, registrándose la presencia de pupa. La mayoría de los hospedadores produjo una sola pupa, con la excepción de un macho y una hembra de *E. meditabunda* que produjeron 2 pupas cada uno. A su vez, aproximadamente el 23% de las pupas logró alcanzar el estado de moscas adultas, registrándose finalmente 13 hembras y 22 machos de la F1 de *N. edessae* (figura 3). Mediante una prueba de chi cuadrado (χ^2), se comprobó que la proporción de sexos obtenida para la F1 (0,37 para las hembras y 0,63 para los machos) no fue distinta del 0,5 esperado para cada sexo ($\chi^2 = 2,31$; gl = 1; p-valor = 0,13). Se calcularon los intervalos de confianza para la proporción de hembras obtenidas respecto al total de adultos, siendo de 0,23 para el límite inferior y 0,54 para el límite superior, quedando el valor 0,5 (probabilidad de 50% de obtener una mosca hembra) dentro de dicho intervalo.

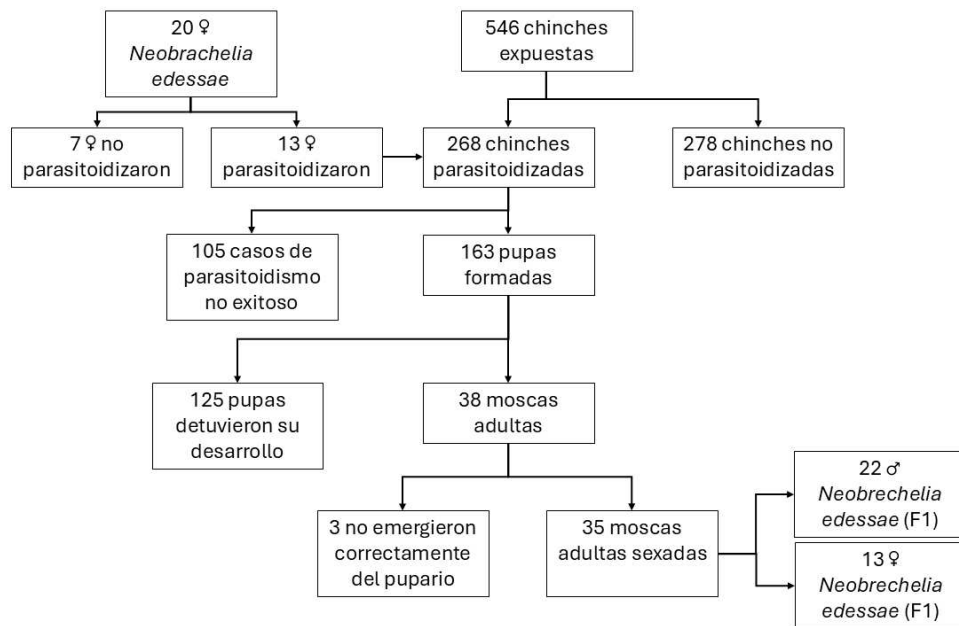


Figura 3. Diagrama resumen representando la interacción entre *Edessa meditabunda* y *Neobrachelia edessae* en el laboratorio. Se muestran los resultados de dicha interacción con sus respectivos números totales. Se definen los casos de parasitoidismo no exitoso como aquellos en los que se registró al menos una larva, su mandíbula o túnel respiratorio dentro del hospedador, pero no hubo registro de la emergencia de la pupa. A su vez, las pupas que detuvieron su desarrollo representan aquellos individuos que, si bien alcanzaron el estado pupal, no lograron mudar hacia el estado adulto.

Desempeño del parasitoide

Se encontraron diferencias en la proporción de chinches parasitoidizadas según el tiempo de exposición de los hospedadores al parasitoide ($\chi^2 = 27,3$; gl = 1; p-valor < 0,001). Al compararse el grupo de 24 horas versus el de 48 horas se puede apreciar que, a mayor tiempo de exposición, mayor es la proporción de parasitoidismo. Más del 60% de los hospedadores que estuvieron expuestos por 48 horas a *N. edessae* resultaron parasitoidizados. Por el contrario, luego de solo 24 horas de exposición al parasitoide, menos del 20% de los hospedadores fueron parasitoidizados (tabla 1). Con respecto a la cantidad de machos de *N. edessae* con los cuales permaneció cada hembra dentro de la unidad experimental, se encontraron diferencias en la proporción de parasitoidismo, siendo considerablemente mayor si a la hembra del parasitoide se le había permitido copular con más de un macho ($\chi^2 = 29,8$; gl = 1; p-valor < 0,001). Aquellas hembras que se encontraron con más de un macho parasitoidizaron en proporción más del doble de los hospedadores que las hembras que estuvieron con un solo macho (0,67 y 0,31 respectivamente) (tabla 1). Finalmente, en cuanto a la procedencia de la mosca madre, se hallaron diferencias significativas ($\chi^2 = 15,6$; gl = 1; p-valor < 0,001). Las moscas que provenían de chinches parasitoidizadas a campo atacaron en proporción más del doble de los hospedadores que aquellas moscas que provenían de chinches parasitoidizadas en la colonia mantenida en el laboratorio (tabla 1). No se hallaron diferencias significativas en la proporción de parasitoidismo en función del sexo del hospedador parasitoidizado ($\chi^2 = 0$; gl = 1; p-valor > 0,99), siendo equiparable el porcentaje de machos y hembras de *E. meditabunda* que el parasitoide decidió atacar (tabla 1).

Tabla 1. Proporción de parasitoidismo de *N. edessae* sobre *E. meditabunda* de acuerdo con las condiciones evaluadas. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los niveles de cada tratamiento.

		Proporción de parasitoidismo (promedio \pm DE)
Tiempo de exposición al parasitoide	24 horas	0,18 \pm 0,35 a
	48 horas	0,64 \pm 0,38 b
Cantidad de moscas σ	1	0,31 \pm 0,41 a
	+ de 1	0,67 \pm 0,38 b
Procedencia mosca madre	de hospedador parasitoidizado en campo	0,60 \pm 0,41 a
	de hospedador parasitoidizado en colonia de laboratorio	0,28 \pm 0,41 b
Sexo del hospedador	σ	0,48 \pm 0,44 a
	ϕ	0,46 \pm 0,44 a

Los datos de chinches ofrecidas en múltiples tandas no fueron considerados en el análisis anterior, debido a la complejidad que representaba incluirlos. El número de chinches ofrecidas en cada tanda resultó ser demasiado diferente, por lo cual no fue posible realizar un análisis de medidas repetidas, ya que no se cumplían los supuestos del método. Esta situación se produjo debido a la variabilidad en la longevidad de las distintas hembras de moscas, que llevó a que a algunas de ellas no se les haya podido ofrecer una cantidad de chinches suficiente para hacer un análisis estadístico robusto.

Si bien las chinches ofrecidas en tandas múltiples no fueron tenidas en cuenta para los análisis de proporción de parasitoidismo, puede observarse que en cada tanda de exposición resultó parasitoidizado alrededor del 50% de los hospedadores ofrecidos (figura 4), por lo que podemos ver que la oferta de hospedadores no resultó escasa.

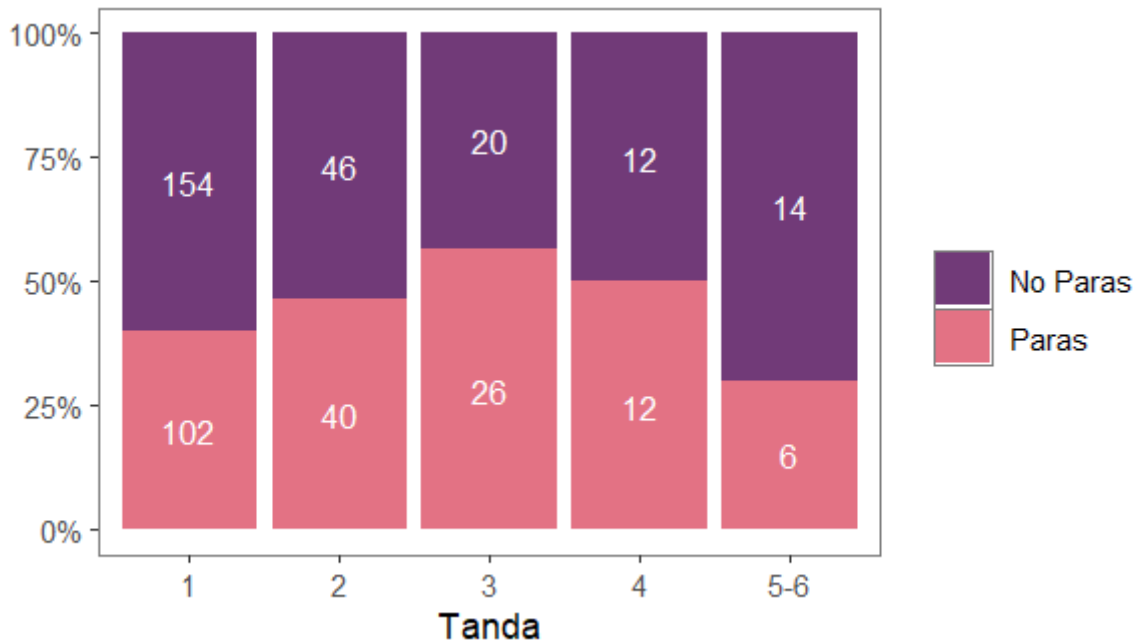


Figura 4. Porcentaje promedio de chinches parasitoidizadas en las sucesivas tandas de hospedadores ofrecidos.

Éxito de pupas y adultos

El número de larvas dentro del hospedador sí afectó el éxito de las pupas ($\chi^2 = 173,4$; $gl = 2$; $p\text{-valor} < 0,001$), arrojando el análisis a posteriori diferencias entre los grupos de 1 larva y 2-4 larvas, con el grupo de más de 4 larvas (figura 5). En promedio, más de la mitad de las chinches parasitoidizadas con hasta 4 larvas dentro resultaron en parasitoidismo exitoso, registrándose la presencia de la pupa del parasitoide. En contraposición, se obtuvieron pupas del parasitoide solo de alrededor del 10 % de los hospedadores que tenían dentro un número de larvas mayor. Sin embargo, el éxito en torno a los adultos del parasitoide (es decir, la cantidad de pupas a partir de las cuales se obtuvo una mosca adulta) no se vio afectado por el número de larvas presentes dentro del cuerpo del hospedador ($\chi^2 = 0,1$; $gl = 2$; $p\text{-valor} = 0,97$).

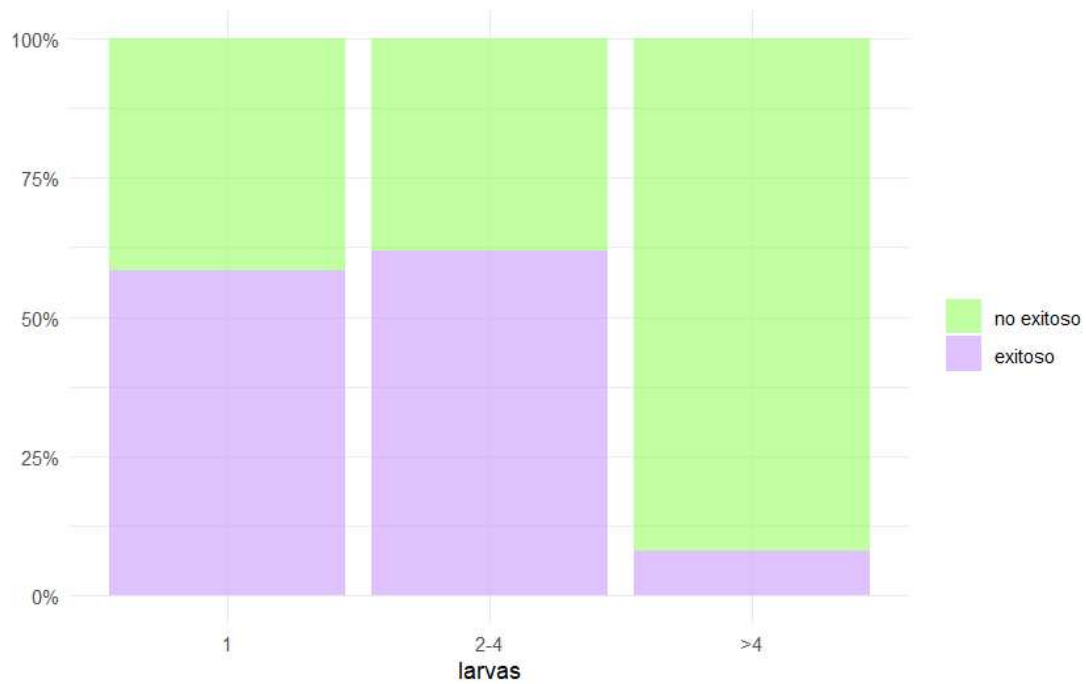


Figura 5. Porcentaje de éxito de las pupas, en hospedadores con 1, 2-4, o más de 4 larvas dentro.

La cantidad de machos de *N. edessae* afectó el éxito de las pupas ($\chi^2 = 43,93$; $gl = 1$; p -valor $< 0,001$) pero no el de las moscas adultas ($\chi^2 = 0,79$; $gl = 1$; p -valor = $0,37$). A mayor cantidad de machos de *N. edessae* presentes en la unidad experimental, mayor cantidad de pupas exitosas. El éxito de las pupas de la progenie de hembras que estuvieron con más de un macho fue en promedio del 40%, y sin embargo el de la progenie de hembras que estuvieron con un solo macho fue menor al 15%. Por otra parte, respecto al sexo de los hospedadores, el mismo no influenció la cantidad de pupas exitosas obtenidas ($\chi^2 = 8,44 \times 10^{-3}$; $gl = 1$; $p = 0,98$) ni tampoco la cantidad de moscas adultas exitosas ($\chi^2 = 0,2$, $gl = 1$, $p = 0,66$).

El origen de la mosca madre tuvo efecto sobre el éxito en la formación de pupas ($\chi^2 = 20,2$; $gl = 1$; p -valor $< 0,001$) siendo más exitosas las pupas provenientes de hospedadores parasitoidizados por moscas emergidas a partir de chinches que habían sido parasitoidizadas a campo (figura 6). Por el contrario, este factor no afectó al éxito en torno a la obtención de moscas adultas ($\chi^2 = 0,9$; $gl = 1$; p -valor = $0,35$). El 20% de las pupas de la progenie de madres provenientes de chinches parasitoidizadas en el campo, dieron origen a moscas adultas. En el caso de la progenie de madres provenientes de las crías del laboratorio, emergieron moscas adultas a partir del 40% de las pupas obtenidas.

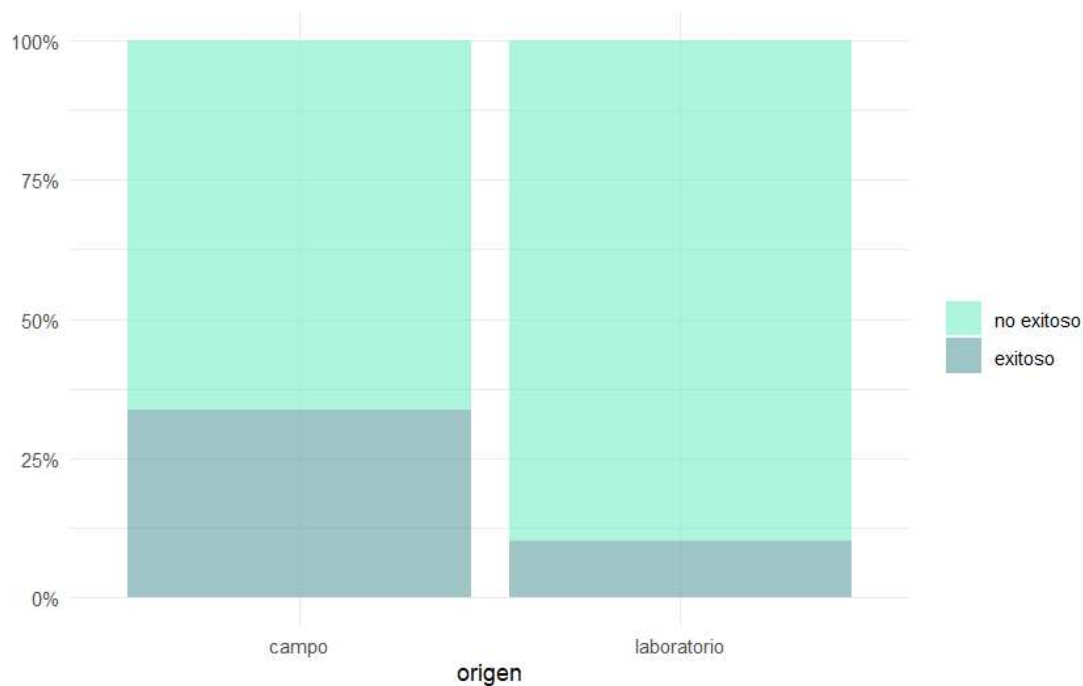


Figura 6. Porcentaje de éxito de pupas obtenidas de hospedadores parasitoidizados por moscas emergidas a partir de chinches parasitoidizadas a campo, o chinches parasitoidizadas en el laboratorio.

Impacto del parasitoidismo sobre el hospedador

Longevidad de chinches

En cuanto a los análisis de longevidad de chinches según su condición (no parasitoidizadas, parasitoidizadas sin éxito o parasitoidizadas exitosamente) se encontró que la longevidad difirió significativamente entre los grupos ($\chi^2 = 96,3$; $gl = 2$; $p\text{-valor} < 0,001$). Aquellos hospedadores que habían sido parasitoidizados (exitosamente o no) vivieron significativamente menos que aquellos que no habían sido atacados. A su vez, si el parasitoidismo resultó exitoso, los individuos vivieron aún menos que aquellos parasitoidizados no exitosamente (figura 7). En promedio, las chinches no parasitoidizadas vivieron 102 días ($\pm 89,2$), las parasitoidizadas no exitosamente 56,4 días ($\pm 50,9$), y las parasitoidizadas exitosamente 44,5 días ($\pm 10,6$).

longevidad vs. parasitoidismo

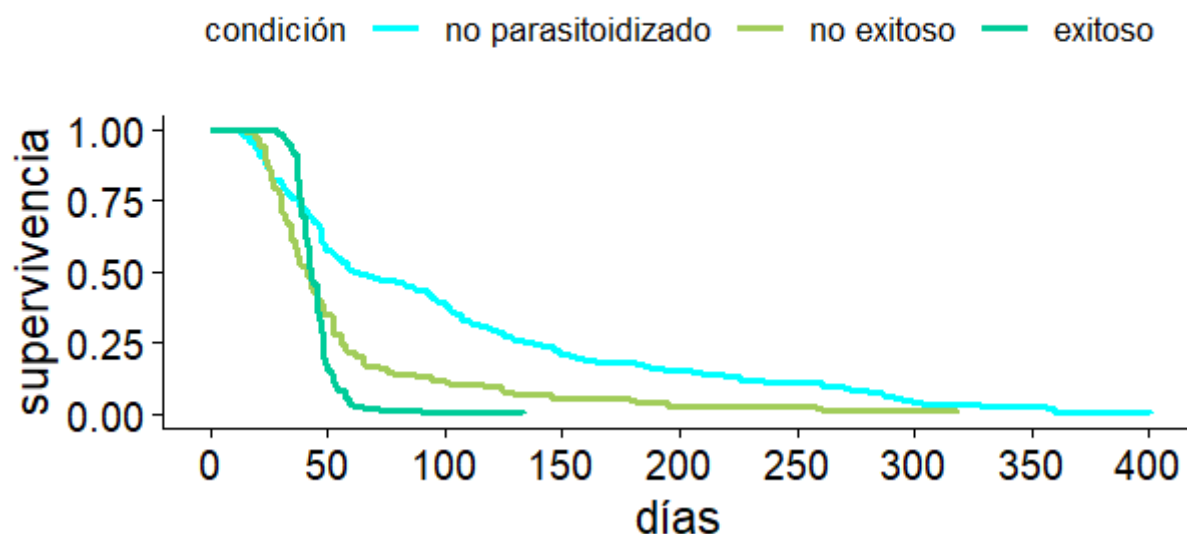


Figura 7. Curvas Kaplan-Meier indicando la probabilidad de supervivencia para chinches de la especie *E. meditabunda* según su condición (no parasitoidizadas, parasitoidizadas no exitosamente o parasitoidizadas exitosamente).

Fecundidad de chinches

Se empleó un modelo binomial para analizar si la fecundidad de las chinches se vio afectada según si estaba parasitoidizadas no exitosamente, parasitoidizadas exitosamente o no estaban parasitoidizadas. Los resultados del modelo se encuentran resumidos en la tabla 2. A partir del modelo empleado, las probabilidades predichas de que una chinche no deje descendencia según su condición fueron 0,57 para el caso de las no parasitoidizadas, 0,67 para el caso de las parasitoidizadas no exitosamente y 0,7 para las parasitoidizadas exitosamente. Las probabilidades de no dejar descendencia de las chinches parasitoidizadas (exitosamente o no), resultaron ser significativamente diferentes de la probabilidad que tienen las chinches no parasitoidizadas de no dejar descendencia. Sin embargo, al compararse mediante análisis a posteriori la probabilidad de no poner huevos en función del éxito del parasitoidismo, es decir entre aquellas chinches parasitoidizadas no exitosamente y aquellas parasitoidizadas exitosamente, no se encontraron diferencias significativas ($p=0,06$). El efecto del parasitoidismo resulta entonces ser negativo para la capacidad de las chinches de dejar descendencia, independientemente de si ese parasitoide que se encuentra dentro del hospedador logra alcanzar el estado de pupa o no (figura 8).

Tabla 2. Resultados de modelo binomial (fecundidad de chinches por condición)

	Estimador	p-valor
Interceptor (EE)	0,29 ($\pm 0,035$)	p-valor < 0,01
No exitoso (base = no parasitoidizada) (EE)	0,41 ($\pm 0,066$)	p-valor < 0,01
Exitoso (base = no parasitoidizada) (EE)	0,57 ($\pm 0,057$)	p-valor < 0,01
Null Deviance (gl)	75,10 (301)	
Residual deviance (gl)	54,98 (299)	
AIC	350,58	

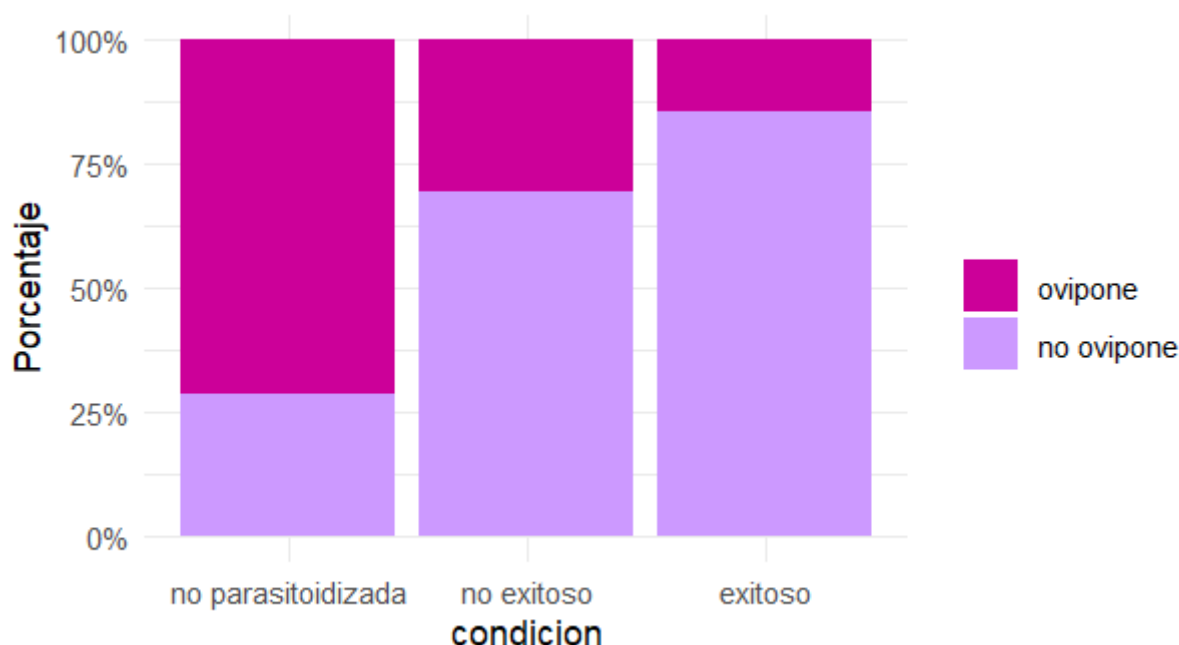


Figura 8. Porcentaje de chinches que dejaron descendencia versus las que no lo hicieron, según condición.

A su vez, la condición de las chinches también afectó el número de posturas que las mismas fueron capaces de dejar a lo largo de su vida (figura 9). Las chinches parasitoidizadas exitosamente lograron dejar un máximo de 3 posturas a lo largo de su vida, mientras que las no parasitoidizadas llegaron a alcanzar en algunos casos, valores mayores a 50 posturas. Una tendencia similar puede verse con las chinches parasitoidizadas no exitosamente. Como se puede observar, la media de huevos por postura disminuye naturalmente con el aumento de la edad de la hembra, lo cual llega a apreciarse sobre todo en el grupo control (chinches no parasitoidizadas) (figura 9). El promedio de huevos por postura según la condición fue de $13,6 (\pm 0,70)$ huevos en el caso

de aquellas parasitoidizadas exitosamente, $11,4 (\pm 3,12)$ para las parasitoidizadas no exitosamente y $13,5 (\pm 0,75)$ para las no parasitoidizadas (figura 10). Además, en la figura 10 se puede apreciar que la media de huevos por postura, a pesar de ir disminuyendo conforme avanza el tiempo, es mayor en el caso de las chinches no parasitoidizadas que en aquellas parasitoidizadas no exitosamente.

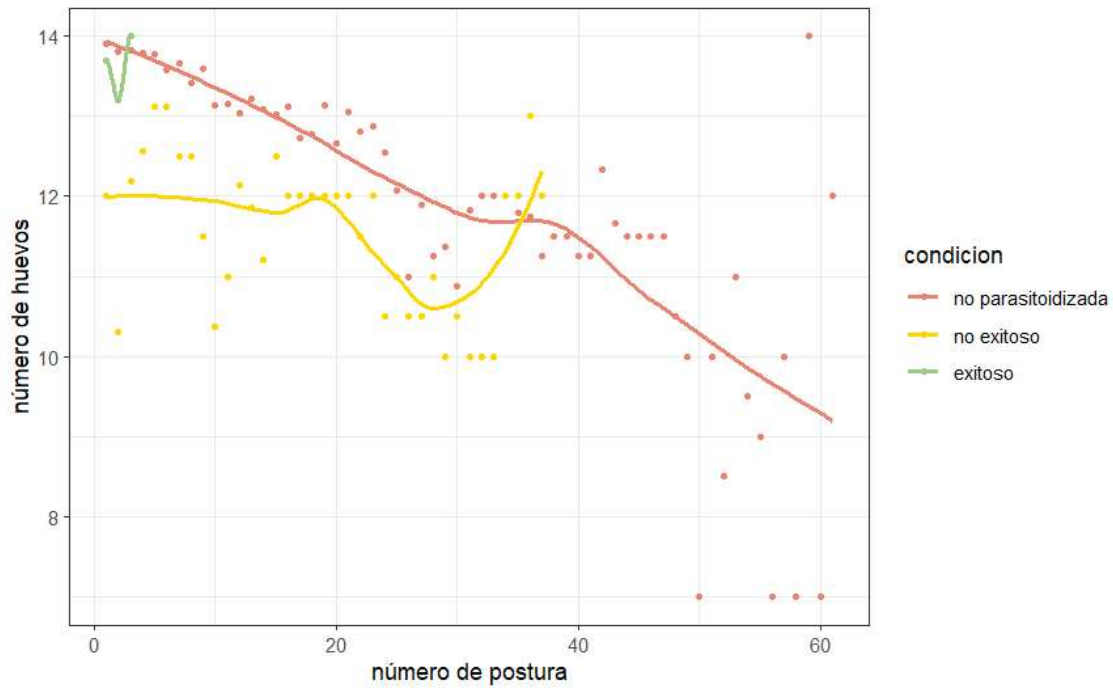


Figura 9. Número de huevos por postura de *E. meditabunda* según su condición, a lo largo de las sucesivas oviposiciones.

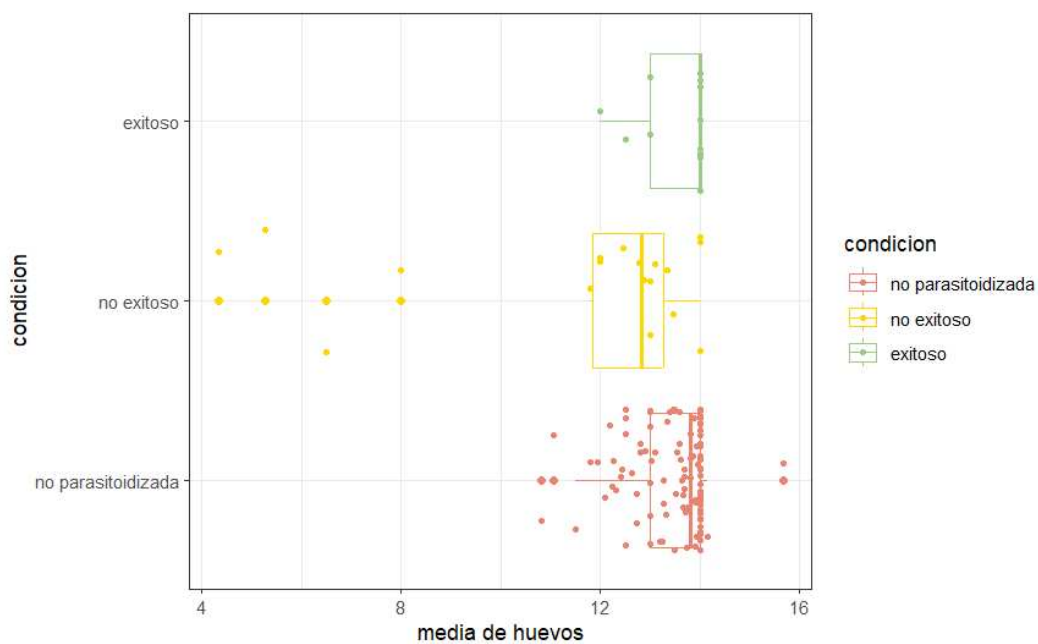


Figura 10. Media de huevos según condición de parasitoidismo del hospedador.

Fertilidad de chinches

El modelo de tasa arrojó que existen diferencias significativas solamente entre la fertilidad del grupo control (no parasitoidizado) y la de aquellas chinches parasitoidizadas exitosamente (p-valor < 0,01) (Tabla 3). Sin embargo, el p-valor para la comparación entre chinches parasitoidizadas no exitosamente y exitosamente resultó muy cercano al valor crítico de 0,05 (p-valor = 0,059).

Tabla 3. Resultados de modelo de tasa (fertilidad de chinches por condición)

	Estimador	p-valor
Interceptor (EE)	11,71 ($\pm 33,10$)	p-valor = 0,72
No exitoso (base = exitoso) (EE)	82,69 ($\pm 43,43$)	p-valor = 0,06
No parasitoidizada (base = exitoso) (EE)	134,91 ($\pm 35,01$)	p-valor < 0,01
Null Deviance (gl)	2184587 (139)	
Residual deviance (gl)	1950717 (137)	
AIC	1741,2	

El 68,5% de los huevos depositados por las chinches parasitoidizadas exitosamente resultaron en ninfas, mientras que en el caso de aquellas chinches parasitoidizadas no exitosamente, ese porcentaje ascendió al 86,7% y en el caso del grupo control fue del 89%. Por lo tanto, vemos que el efecto del parasitoidismo resulta ser negativo para la fertilidad de los hospedadores, reduciendo marcadamente la emergencia de las ninfas del fitófago.

Tabla 4. Número total de huevos y de ninfas de *E. meditabunda* según condición de parasitoidismo.

condición del hospedador	N° hospedadores que oviponen	total posturas depositadas (prom huevos/postura \pm DE)	total huevos depositados	total huevos eclosionados
Parasitoidismo exitoso	13	19 (13,58 \pm 0,70)	216	148
Parasitoidismo no exitoso	18	174 (11,44 \pm 3,12)	2.027	1.757
No parasitoidizado	109	1.389 (13,23 \pm 0,86)	17.412	15.551

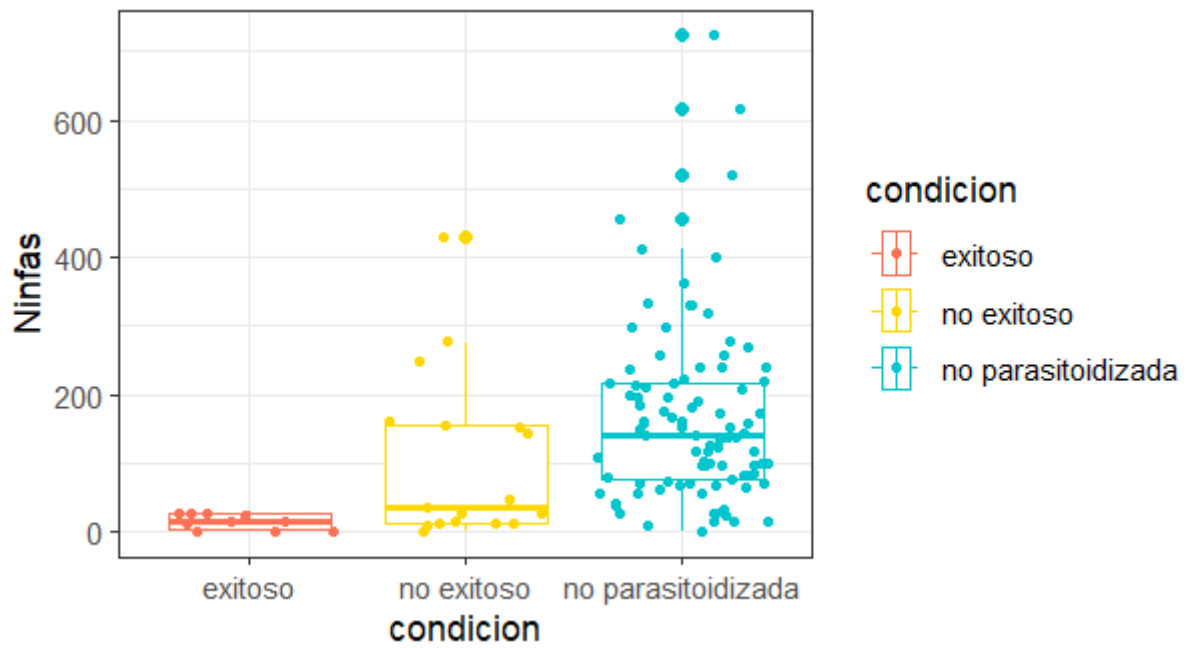


Figura 11. Número total de huevos eclosionados por hembra de *E. mediatubunda*. Cada punto representa una observación de la cantidad de descendientes dejados por individuo a lo largo de su vida, según la condición asignada.

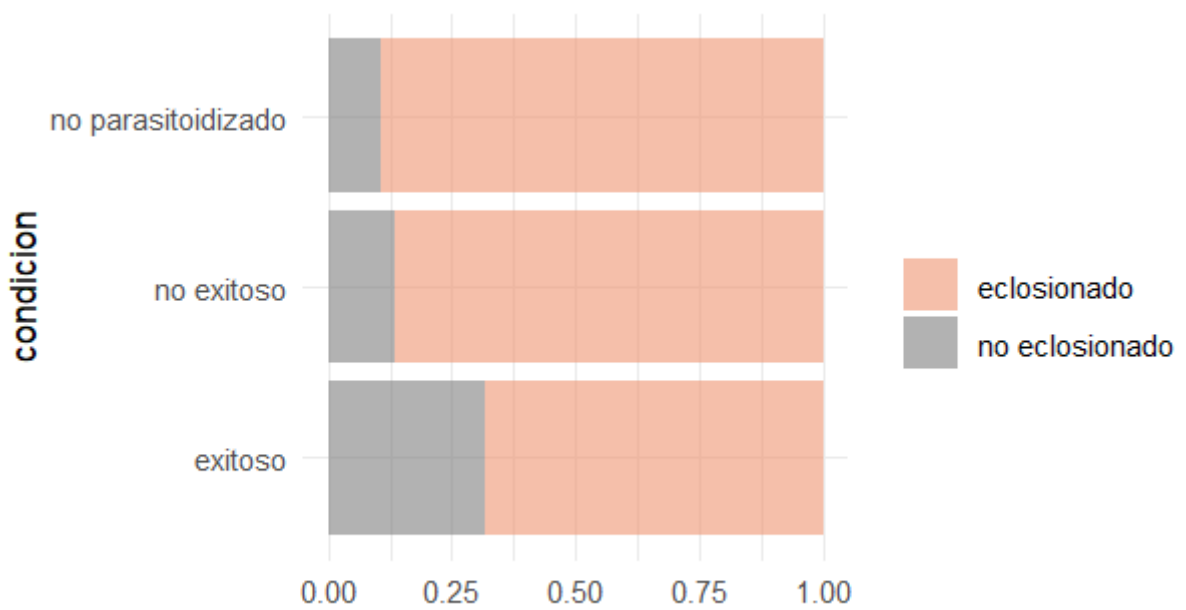


Figura 12. Proporción de huevos eclosionados por condición.

Tiempo de desarrollo de la F1 del parasitoide

Huevo a pupa

Al analizar los resultados en torno al tiempo de desarrollo de la progenie del parasitoide (F1), se encontró que solamente el número de larvas dentro del hospedador afectó el tiempo de desarrollo desde huevo a pupa ($\chi^2 = 23,5$; $gl = 2$; $p\text{-valor} < 0,001$). En la figura 13 se puede apreciar que la curva para el grupo correspondiente a hospedadores con una sola larva dentro difiere de los otros dos (2-4 y más de 4 larvas). Esto significa que cuando el parasitoide se desarrolla en solitario, sin tener que interactuar con otros congéneres, tarda en promedio tres días menos en alcanzar el estado pupal (tabla 5).

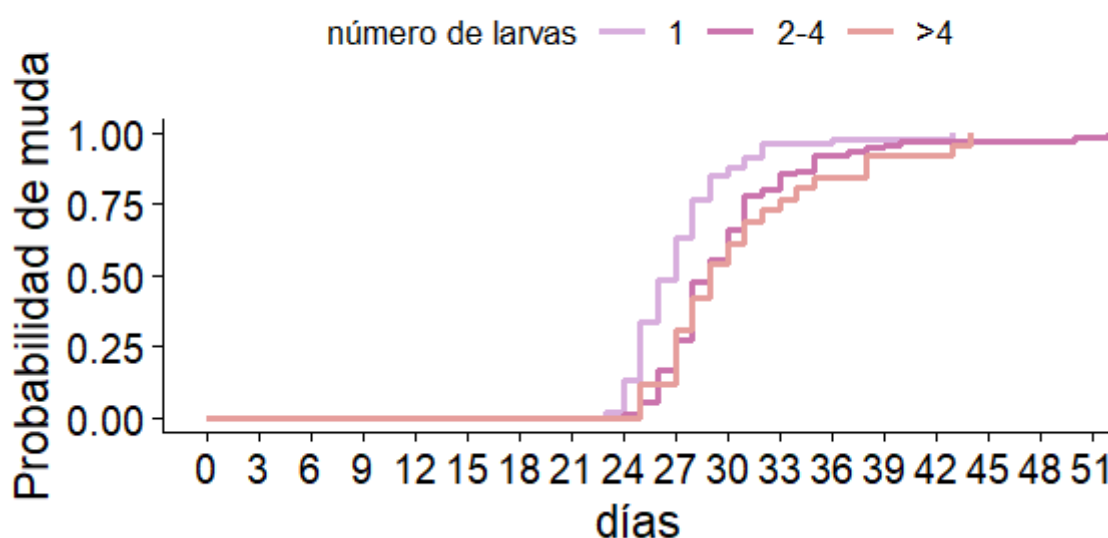


Figura 13. Tiempo de desarrollo de huevo a pupa del parasitoide *N. edessae*, cuando se desarrolla sobre adultos de *E. mediatubunda*, con diferente número de larvas dentro

No se encontraron diferencias en los tiempos de desarrollo respecto al sexo del hospedador ($\chi^2 = 0,2$; $gl = 1$; $p\text{-valor} = 0,65$) ni al sexo de la propia progenie del parasitoide ($\chi^2 = 0,1$; $gl = 1$; $p\text{-valor} = 0,73$) (tabla 5).

Pupa a adulto

No se encontraron diferencias al evaluar el tiempo de desarrollo de pupa a adulto cuando se comparó el número de larvas dentro de los hospedadores ($\chi^2 = 0,3$; $gl = 2$; $p\text{-valor} = 0,85$), el sexo del hospedador ($\chi^2 = 0,2$; $gl = 1$; $p\text{-valor} = 0,62$), o el sexo de las moscas de la progenie ($\chi^2 = 0,2$; $gl = 1$; $p\text{-valor} = 0,62$). Al comparar los tiempos de desarrollo de pupa a adulto de los parasitoides que se desarrollaron sobre hospedadores que habían sido parasitoidizados a campo o en la cría del laboratorio, tampoco se encontraron diferencias significativas ($\chi^2 = 0,2$; $gl = 1$; $p\text{-valor} = 0,69$) (tabla 5).

Longevidad de adultos

Treinta y dos de las 38 moscas que llegaron al estado adulto lograron vivir más de un día. Seis de ellas murieron en el transcurso de su primer día de vida adulta, en algunos casos debido a problemas a la hora de emerger del pupario y en otros por causas desconocidas. No se encontraron diferencias al comparar la longevidad de los adultos de la F1 con respecto al número de larvas que había dentro del hospedador en el cual se desarrollaron ($\chi^2 = 2,2$; gl = 2; p-valor= 0,34), ni al sexo de dicho hospedador ($\chi^2 = 1,8$; gl = 1; p-valor= 0,18) o de las propias moscas de la progenie ($\chi^2 = 0,7$; gl = 1; p-valor= 0,4), ni al comparar entre la longevidad de moscas que se desarrollaron sobre chinches que habían sido parasitoidizadas a campo vs parasitoidizadas en la cría del laboratorio ($\chi^2 = 0,07$; gl = 1; p-valor= 0,79) (tabla 5).

Tabla 5. Tiempos de desarrollo de huevo a pupa, de pupa a adulto y longevidad de los adultos de *N. edessa* cuando se desarrollan sobre *E. meditabunda*. Los valores se encuentran expresados en días y se muestra el promedio y desvío estándar para cada caso.

Tiempo	N° Larvas			Sexo hospedador		Sexo F1 parasitoide		Origen parasitoide	
	1	2-4	>4	hembra	macho	hembra	macho	hospedador parasitoidizado a campo	hospedador parasitoidizado en lab
h-p	27,2±0,42 (n=60)	30,1±0,55 (n=77)	30,8±1,01 (n=26)	29,3±0,49 (n=90)	28,9±0,53 (n=73)	28,8±0,8 (n=13)	29,1±0,94 (n=22)	-	-
p-a	18,9±0,4 (n=14)	19,2±0,29 (n=18)	19,3±0,49 (n=6)	19,1±0,28 (n=19)	19,2±0,33 (n=19)	19,2±0,32 (n=13)	19±0,28 (n=22)	18,2±0,34 (n=73)	19,1±0,2 (n=56)
longevidad	11,9±1,81 (n=14)	9,4±1,2 (n=14)	13±2,58 (n=4)	9,2±1,24 (n=16)	12,6±1,5 (n=16)	10,1±1,28 (n=12)	11,4±1,42 (n=20)	10,2±0,68 (n=70)	10,1±0,77 (n=50)

Resultados morfológicos y comportamentales

Al observar el comportamiento de las moscas adultas, se pudo constatar que los eventos de cópula duraron aproximadamente entre 20 y 30 minutos, y que la hembra de *N. edessae* permite múltiples eventos de cópula con uno o más machos. Por otra parte, una vez que se produce la selección de hospedador, la hembra suele atacar varias veces a la misma chinche, de forma agresiva y veloz.

Respecto del comportamiento de parasitoidismo, se observó que al igual que otros Phasiinae, *N. edessae* inserta los huevos dentro del cuerpo del hospedador. Los taquínidos, a diferencia de los parasitoides del orden Hymenoptera, no poseen un ovipositor propiamente dicho, pero sí pueden contar con estructuras asociadas a su genitalia que corten el tegumento del hospedador, como es el caso de la especie aquí estudiada (figura 14a), permitiéndoles depositar sus huevos dentro del cuerpo del hospedador. En este estudio, los huevos del parasitoide no resultaron visibles ni a simple vista ni bajo lupa binocular de hasta 50x aumentos a la hora de llevar a cabo las disecciones.

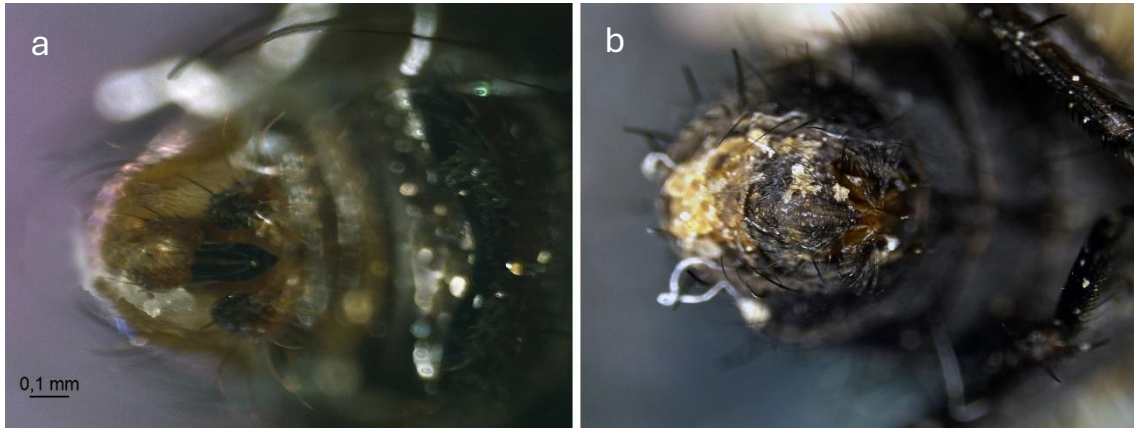


Figura 14. Vista ventral de genitalia externa de *N. edessae*. Genitalia externa de la hembra (a) y del macho (b).

Con respecto a la progenie del parasitoide (F1) encontrada dentro del hospedador, el primer estadio larval de la mosca usualmente fue hallado en el abdomen de la chinche, al igual que el segundo estadio larval temprano (figura 15). Sin embargo, también fueron visualizados ambos estadios en el tórax de la chinche en algunas ocasiones, usualmente cerca de los músculos alares. En cambio, todas las larvas del tercer estadio o de un segundo estadio tardío ($n=67$) fueron encontradas en la misma posición: ubicadas en el abdomen del hospedador, con sus mandíbulas apuntando hacia la genitalia de la chinche y con sus espiráculos en el límite entre el tórax y el abdomen de la chinche (figuras 16, 17a, 17b). La parte caudal del cuerpo de la larva se encontró en estos casos siempre recubierta por un túnel respiratorio de tipo “cono”, conectado a la tráquea del hospedador, en el tórax del mismo (figura 17c, 17d, 17e, 17f).



Figura 15. Larva del primer estadio de *N. edessae*, dentro del abdomen de *E. mediatubunda*.



Figura 16. Larva del tercer estadio, ocupando la mayor parte del abdomen de su hospedador.

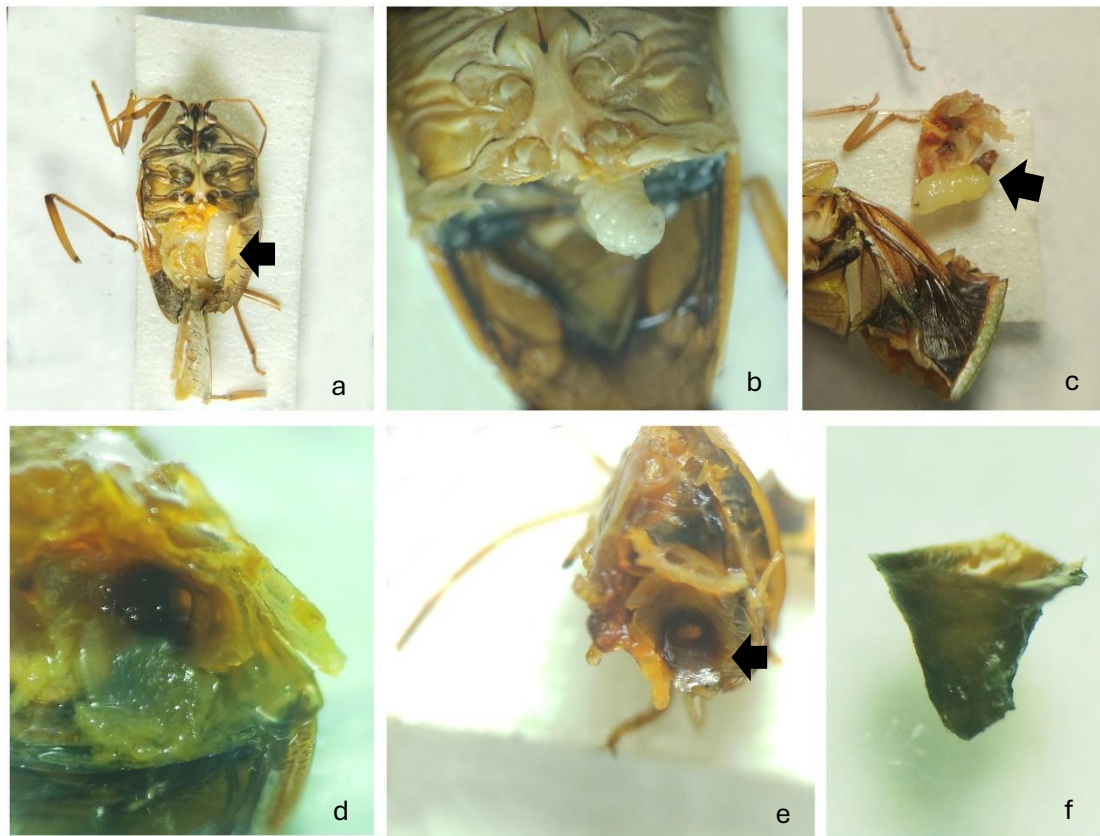


Figura 17. Larvas avanzadas de *N. edessae* y túneles respiratorios asociados a sus espiráculos. a) posición de larva del segundo estadio avanzado en el abdomen de su hospedador, con los espiráculos apuntando hacia el tórax; b) larva avanzada en un hospedador al que se le ha removido el abdomen, fijada por su túnel respiratorio a la tráquea del hospedador; c) larva avanzada, removida del hospedador, con sus espiráculos unidos al túnel respiratorio; d) aproximación al túnel respiratorio, dentro del cuerpo del hospedador; e) vista frontal del túnel; f) túnel respiratorio.

Algunas de las larvas de los primeros estadios presentaron características distintas a las de las larvas encontradas usualmente. Resultó destacable la presencia de “sacos” de tejido que rodeaban enteramente el cuerpo de estas larvas, focos de pigmentación sobre la superficie corporal y manchas necróticas. Estos podrían ser signos de encapsulamiento (figura 18a).

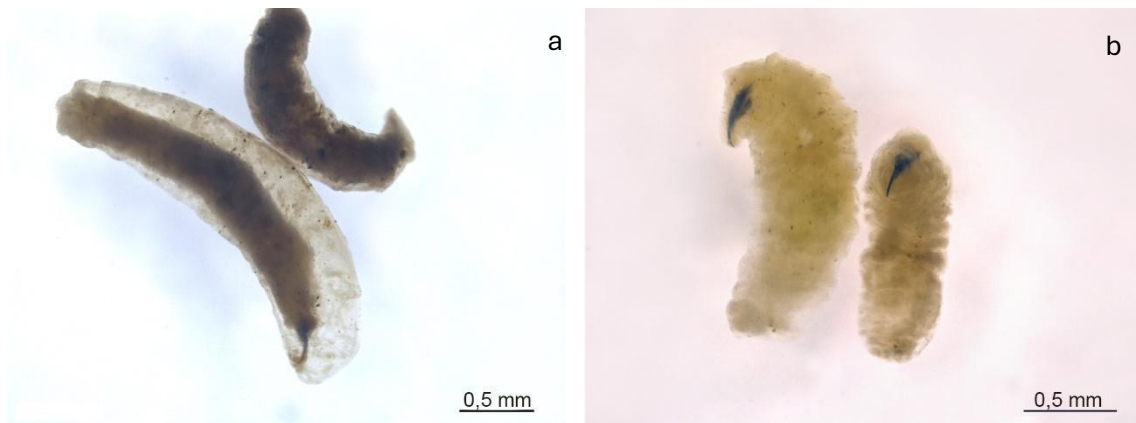


Figura 18. Comparación entre larvas posiblemente encapsuladas de *N. edessae* (a) con larvas sanas correspondientes al mismo estadio (b).

Por otro lado, en el cuerpo del hospedador se registraron algunos signos que podrían atribuirse al efecto del parasitoidismo. El más destacado fue la presencia de pequeñas zonas translucidas en el tegumento de la parte ventral del abdomen de las chinches (figura 19). Esto podría deberse al movimiento mandibular de las larvas de estadios avanzados, que van quitando tejidos de las zonas donde se alimentan.



Figura 19. Vista ventral del abdomen de *E. meditabunda* con zonas translucidas. El círculo señala la zona de tejido removido, y la flecha señala una mandíbula de una larva de *N. edessae*.

- Discusión -

Los resultados aquí alcanzados han mostrado que mayores proporciones de parasitoidismo son obtenidos cuando *N. edessae* dispone de más tiempo con los adultos de *E. mediotabunda*. Evidentemente, una exposición de tan sólo 24 horas resulta insuficiente bajo las condiciones testeadas, para maximizar el parasitoidismo. En un periodo de exposición de 24 horas la proporción de parasitoidismo obtenida resultó menor al 20%, mientras que cuando se permite a estos parasitoides estar en contacto con los hospedadores por un mayor tiempo (48 horas), alcanzó valores mayores al 50%. En general, la decisión de parasitoidizar se encuentra fuertemente influenciada por el estado del parasitoide al momento de elegir un hospedador. La eficiencia en el uso del tiempo por parte de la hembra parasitoide afectará en gran medida su desempeño, y podría influir en las dinámicas poblacionales de la especie (Sirot y Bernstein 1996). Como el tiempo del que dispone es finito, el mismo debe repartirse entre las distintas tareas que la hembra puede llevar a cabo, como son su alimentación, reproducción y la búsqueda y uso de hospedadores, entre otras. En la unidad experimental utilizada en este estudio, la mosca hembra podía destinar tiempo a distintos comportamientos entre los que debía elegir: alimentarse, copular (dado que tenía al menos un macho disponible), efectuar un reconocimiento activo del espacio mediante vuelo o caminata, parasitoidizar, o mantenerse en reposo. Durante este estudio se han registrado algunos datos del tiempo que conlleva la cópula en esta especie. En promedio, cada cópula duró 30 minutos, una cantidad de tiempo considerable teniendo en cuenta que fue común el registro de múltiples eventos de cópula y que sólo disponían de 24 o 48 horas con los hospedadores. A su vez, la mayoría de las veces en que se efectuaron observaciones de la unidad experimental, la hembra se encontraba en reposo, si bien todas las actividades mencionadas anteriormente fueron constatadas a lo largo del ensayo. En el campo, la búsqueda activa de hospedadores entre parches es probablemente una de las tareas a la que más tiempo destina un parasitoide, debido a que, a pesar de su pequeño tamaño, estos insectos son capaces de recorrer grandes distancias guiados por una vasta cantidad de estímulos (Stireman y Shaw 2022). Estos estímulos pueden dividirse en aquellos que operan en la búsqueda a grandes distancias, como lo son los estímulos olfativos, de naturaleza química, y en estímulos que orientan la búsqueda en distancias cortas, principalmente estímulos visuales y vibratorios (Jervis 2005). En un espacio reducido como lo es la unidad experimental, los estímulos de corta distancia, como los visuales y los táctiles, parecen cobrar gran relevancia a la hora de elegir un hospedador, y es probable que la hembra simplemente ataque aquello que se mueve, como ocurre con otras especies de parasitoides dípteros (Stireman y Shaw 2022). Sin embargo, las hembras en edad temprana, con una alta carga de huevos por depositar, podrían mejorar su desempeño al adquirir experiencia luego de haber sido expuestas previamente al hospedador. Es posible entonces, que la hembra de *N. edessae* requiera un tiempo para adquirir experiencia de parasitoidismo y aumentar su eficiencia, y que el lapso de 24 horas no le permita esto, pero cuando se la deja 48 horas, la proporción de parasitoidismo aumenta. Como tampoco se sabe si esta especie cuenta con un periodo de preoviposición, o si es proovigénica (hembras que llegan a la adultez con toda su carga de huevos madura) o sinovigénica (hembras que no nacen con toda la carga de huevos madura), quedan

diversos aspectos por explorar a futuro. La información acerca de la biología de esta especie es tan escasa que en este caso son muchas las variables que podrían estar limitando la eficiencia del parasitoidismo. Por ejemplo, la dieta, el espacio disponible para volar o las condiciones abióticas, pueden afectar la longevidad, los procesos de cópula y la fecundidad de las moscas adultas (Dindo y Grenier 2023). Podría ser que el espacio disponible para los vuelos se encuentre perjudicando los procesos de cópula, por ejemplo, como ocurre en otras especies de dípteros parasitoides (Du Merle 1966, Suazo et al. 2006, Dindo et al. 2007).

Los parasitoides poseen cierta capacidad de aprendizaje que les permite responder a señales químicas que brindan información útil para distintos aspectos de su vida (Vet et al. 2003). La búsqueda de hospedadores, por ejemplo, se encuentra fuertemente influenciada por este tipo de señales (Jervis 2005). Existen además procesos fisiológicos que pueden ser afectados por estas señales químicas, las cuales mayormente provienen directamente de los hospedadores, o son desencadenados por ellos (como los volátiles que emiten las plantas en respuesta al ataque de los fitófagos). En algunas especies de parasitoides sinovigénicos, los procesos de maduración de huevos e incluso el desencadenamiento de la oviposición se ven estimulados por la presencia de hospedadores (Segoli y Rosenheim 2013). Esto evidencia la plasticidad que poseen estos organismos para responder a los diferentes estímulos del entorno (Jervis 2005). Ha sido registrado en este estudio, que la actividad de *N. edessae* pareciera aumentar cuando sus hospedadores se encuentran presentes en la unidad experimental. Por ejemplo, los procesos de cópula parecen iniciarse más rápidamente ante la presencia de *E. mediatunda*, que cuando el hospedador se encuentra ausente (Barakat, observación personal). Este resulta ser un dato no menor para el establecimiento de colonias de este enemigo natural, ya que probablemente lo más adecuado resulte poner varias parejas de *N. edessae* con una buena oferta de hospedadores a disposición, para asegurar los procesos de cópula y parasitoidismo. Los dípteros parasitoides no poseen la característica de ser haplodiplontes como ocurre con los parasitoides himenópteros, por lo que no pueden controlar el sexo de su progenie (Feener Jr. y Brown 1997) así como tampoco tendrían la capacidad de oviponer si no han copulado previamente. Resultaría posible entonces, que algunas hembras no parasitoidizen ni un solo individuo, como de hecho ha sido registrado, simplemente por no haber logrado copular. Esto podría relacionarse con las diferencias encontradas en la proporción de parasitoidismo al variar la cantidad de parasitoides machos disponibles en la unidad experimental, donde vemos que a mayor número de machos de *N. edessae*, mejor es el desempeño de la hembra. Al haber más de un macho, la competencia por el recurso limitado (en este caso la hembra) probablemente lleva a que las chances de cópula aumenten. Arnqvist y Nilsson (2000) exponen que, en muchas especies de insectos, unos pocos eventos de cópula son suficientes para producir descendencia. Sin embargo, la mayoría de las hembras dentro del grupo de los insectos permiten las cópulas múltiples y esto desencadena en beneficios como el aumento en la producción y fertilidad de los huevos (Cingolani et al. 2019). Esto probablemente también tenga relación con el mayor número de pupas exitosas registradas cuando más de un macho de *N. edessae* se encontraba presente en la unidad experimental. Cabría la posibilidad de que el aporte de esperma de múltiples machos distintos a una misma

hembra genere beneficios en su descendencia, como se ha visto en otros grupos de insectos (Cingolani et al. 2019).

Otro punto que resulta relevante en torno a las proporciones de parasitoidismo tiene que ver con el origen de la mosca madre. Moscas cuyo estadio larval había transcurrido dentro de una chinche parasitoidizada espontáneamente en el campo mostraron un mejor desempeño a la hora de parasitoidizar que aquellas moscas que fueron producto del parasitoidismo en laboratorio. Esto probablemente denota la influencia del entorno del hospedador en el que se ha desarrollado esa hembra madre. Por ejemplo, la dieta del hospedador podría afectar la calidad del mismo y por lo tanto mediar en las interacciones hospedador-parasitoide (Reitz y Trumble 1997). Los adultos de *E. mediatubunda* criados en laboratorio poseen una menor variedad de alimentos disponibles que los individuos colectados en el campo, y son más susceptibles a sufrir fenómenos de endocría que pueden afectar su tamaño, fecundidad y fertilidad. Los fenómenos de endocría tienen lugar cuando ocurre la cruce de individuos con un origen común, es decir, cosangíneos (Kristensen et al. 2005) lo cual incrementa los niveles de homocigosis en la población y con ello la expresión de alelos recesivos deletéreos. La ocurrencia de estos eventos se vuelve probable en las crías de insectos, sobre todo teniendo en cuenta que las chinches criadas en laboratorio suelen compartir el espacio con otras provenientes de la misma cohorte. Sería posible que complicaciones relacionadas con la endocría se hayan presentado en la cría de *E. mediatubunda* utilizada en los ensayos de esta tesis. Sin embargo, la colonia de *E. mediatubunda* recibió constantemente individuos nuevos traídos del campo, que renovaban la genética mediante cruzamientos entre ellos. Los ensayos fueron realizados durante las temporadas estivales, que es cuando se produce la colecta activa de individuos en el campo, con el fin de evitar estos efectos negativos. Como se discutirá más adelante, al analizarse los resultados en torno al tiempo de desarrollo y longevidad de la progenie de *N. edessae* obtenidos a partir de hospedadores parasitoidizados a campo o en el laboratorio, no se encontraron diferencias, por lo que podríamos decir que la calidad de ambos tipos de hospedadores como medio en el cual se desarrollaron las moscas madres, era probablemente similar. Sin embargo, las diferencias en torno al desempeño de moscas provenientes de chinches parasitoidizadas en el campo en contraste con moscas provenientes de chinches parasitoidizadas en el laboratorio existen, independientemente de la propia calidad de los hospedadores, y son concordantes con los resultados de éxito de los parasitoides. Al comparar el éxito de las pupas, vemos que éste varió según si ese individuo provenía de una chinche parasitoidizada por una mosca “de campo” o por una “de colonia”. Existen reportes sobre la influencia que puede tener un origen familiar diferente en el desempeño de una especie parasitoide (Prevost y Lewis 1990). Pareciera que la línea genética de la mosca madre tiene influencia no sólo en su propio desempeño, sino también en el éxito de su descendencia. Sin embargo, el parasitoidismo por parte de una mosca proveniente de una chinche parasitoidizada en el campo o de una parasitoidizada en el laboratorio resultó no afectar el éxito de los adultos de la progenie (es decir, la emergencia de moscas adultas a partir de la progenie que había logrado pupar), por lo que vemos la influencia en el estado pupal de la F1, pero no en el de los adultos de dicha generación filial. La misma tendencia se observa en torno a la cantidad de larvas dentro del hospedador: al aumentar el número de larvas dentro de un hospedador, si bien el éxito de los adultos no se vio afectado, el éxito de las pupas sí disminuyó, sobre todo en los casos en que habían más de 4 larvas dentro de un mismo

hospedador. Hay registros previos en la bibliografía que reportan resultados similares, afectando incluso al éxito de los adultos en algunos casos (King et al. 1976). Lo que vemos entonces, es que el estado pupal pareciera ser un punto mucho más crítico que el del adulto. Si las larvas no se han alimentado bien, probablemente ni siquiera logren llegar a salir del hospedador. La historia de vida y los efectos del superparasitoidismo son dos aspectos esenciales que deben ser estudiados para entender el desempeño de un parasitoide y su potencial como controlador biológico.

De los tiempos de desarrollo de los distintos estadios del ciclo vital de *N. edessae* evaluados, sólo el de huevo a pupa resultó afectado, y únicamente por el número de larvas presentes en simultáneo dentro del cuerpo del hospedador. Esto es particularmente interesante dado que, en taquínidos el comportamiento de parasitoidizar múltiples veces a un mismo hospedador es frecuente por parte de las hembras, acto que se denomina auto-superparasitoidismo (Caron et al. 2010). Diversas hipótesis han sido propuestas para explicar este comportamiento. Por ejemplo, esto podría deberse a la poca capacidad de los taquínidos de discernir entre hospedadores parasitoidizados y no parasitoidizados, sobre todo si se los compara con parasitoides del orden Hymenoptera (Caron et al. 2010). En el caso de parasitoides solitarios como *N. edessae*, el auto-superparasitoidismo desencadena en competencia entre larvas hermanas, debido a que mayormente sólo una de ellas logrará completar su ciclo vital en el hospedador que comparten. Por dicho motivo, superparasitoidizar podría considerarse un gasto innecesario de recursos por parte del parasitoide hembra, sobre todo teniendo en cuenta que la cantidad de huevos que posee es limitada. Sin embargo, este comportamiento también tiene ventajas. Ante ciertas condiciones, el superparasitoidismo puede incrementar la probabilidad de éxito de la descendencia (Sirot et al. 1997). Por ejemplo, si un mismo hospedador es atacado por otras hembras (superparasitoidismo conespecífico), aquella que superparasitoidizó, al dejar más de un huevo como parte de su propia progenie, tendría más probabilidades de que alguno de sus descendientes tenga éxito. Otra posible ventaja se relaciona con la evasión del sistema inmune del hospedador por parte de al menos uno de los descendientes. La activación de la respuesta inmune del hospedador desencadenada por la presencia de huevos o larvas del parasitoide podría concentrarse en un individuo, permitiendo que el resto continúe su desarrollo (van Alphen y Viser 1990). De acuerdo con Dindo y Grenier (2023) los parasitoides del orden Diptera no son capaces de suprimir dicha respuesta inmunitaria ni de modificar la fisiología de sus hospedadores, a diferencia de los parasitoides himenópteros, que sí pueden hacerlo a través de sustancias que inyectan mediante sus ovipositores. Sin embargo, los taquínidos cuentan con otras estrategias para escapar de la respuesta inmune de sus hospedadores. Por ejemplo, poseen la capacidad de formar túneles respiratorios aprovechando las reacciones de encapsulamiento que produce el sistema inmune del hospedador. Estos túneles pueden ser clasificados en dos tipos, de acuerdo con el estadio larval del parasitoide que se encarga de formarlos, y con los tejidos del hospedador a los que se encuentran asociados. Los túneles primarios son construidos por larvas del primer estadio en el integumento del hospedador, mientras que los túneles de tipo secundario son formados por larvas de un primer estadio avanzado o por larvas del segundo estadio, y pueden encontrarse asociados al sistema traqueal del hospedador o al integumento del mismo (Dindo y Grenier 2023). Alternativamente, Komagata et al. (2024) mencionan que estas estructuras respiratorias pueden clasificarse en túneles “tipo envoltura” y en túneles “tipo cono”. Los primeros

tienen la característica de cubrir todo el cuerpo de la larva del taquínido y su formación se da a partir de la respuesta inmune del hospedador, desencadenada por parte de larvas de los primeros estadios. En cambio, los túneles “tipo cono” solo cubren la parte caudal del cuerpo de la larva y su formación se da a partir de la acumulación de excrecencias del plato anal de la larva y exuvias, no involucrando la respuesta inmune del hospedador. Esto se evidencia cuando se compara la estructura celular de los túneles “tipo envoltura” contra la de los “tipo cono”, que resulta acelular (Komagata et al. 2024). Durante las disecciones de *E. mediatubunda*, fueron encontrados en múltiples ocasiones túneles respiratorios de forma cónica, similares a los descritos por Komagata et al. (2024). Estas estructuras desarrolladas por *N. edessae*, siempre estaban asociadas a la parte caudal del cuerpo de larvas del segundo o tercer estadio, y conectadas al sistema traqueal del hospedador. De acuerdo con lo expuesto por Dindo y Grenier (2023), los túneles observados en este estudio se corresponderían con túneles respiratorios secundarios, de tipo traqueal. Estos túneles se encuentran típicamente ubicados siempre en la misma posición del cuerpo del hospedador (Mellini 1990). Todas las larvas de estadios avanzados que encontré durante las disecciones siempre estaban unidas por su zona caudal a un túnel cónico, inserto debajo de los músculos alares. Dichas larvas estaban posicionadas de tal manera que su cuerpo se hallaba en el abdomen del hospedador, con la parte apical apuntando hacia la abertura anal de la chinche, pero con sus espiráculos en el tórax de la misma, cubiertos por el túnel respiratorio que presumiblemente se encontraba unido al sistema traqueal del hospedador.

Adicionalmente, se registraron varias larvas, siempre del primer o a lo sumo segundo estadio temprano, envueltas en masas de células, que en algunos casos tenían forma organizada, similar a lo descrito por Komagata et al. (2024) para los túneles de “tipo envoltura” que podrían corresponderse con eventos de formación de túneles respiratorios primarios. Según Mellini (1990) los taquínidos usualmente producen un sólo tipo de túnel respiratorio, pero en algunas especies es posible encontrar tanto túneles primarios como secundarios. Sin embargo, es probable que lo que se encuentra representado en la figura 18a se corresponda con un evento de encapsulación, producto de la reacción del sistema inmune de la chinche que impidió que las larvas envueltas en esas masas celulares continuaran su desarrollo. No se observaron larvas de segundo estadio avanzado o de tercer estadio envueltas en estas masas celulares, sino que su aspecto era brillante y sano, a diferencia de algunas larvas tempranas. De acuerdo con Brodeur y Vet (1995) cuando un parasitoide resulta atrapado en un evento de encapsulación, su aspecto se torna opaco, lo cual soporta la hipótesis de que aquellas larvas del primer y segundo estadio temprano que presentaban anomalías como necrosis o manchas a lo largo de su cuerpo podrían haber sido atacadas por el sistema inmune de la chinche. Sin embargo, en la bibliografía los registros de eventos de encapsulación suelen confirmarse a través de técnicas como microscopía electrónica y/o cortes histológicos (Valigurová et al. 2014, Luna et al. 2016), por lo que al haber realizado las observaciones sólo a través de lupa binocular, no es posible tener certeza de que esta supuesta respuesta inmune sea efectivamente un evento de encapsulación. Más estudios son necesarios a futuro para clarificar este aspecto, en torno a la interacción entre estas dos especies.

Incluso entendiendo al auto-superparasitoidismo como una estrategia adaptativa, este comportamiento tiene ciertas implicancias negativas para la descendencia del parasitoide. Al ocurrir eventos de superparasitoidismo, la competencia entre las larvas dentro del

hospedador tiene distintas consecuencias (Brodeur y Boivin 2004) como la variación en los tiempos de desarrollo, que pueden alargarse o acortarse dependiendo del caso. Dado que el 63% de los hospedadores parasitoidizados en este trabajo presentaron más de una larva dentro de su cuerpo, se podría decir que el superparasitoidismo es frecuente en *N. edessae*, y por lo tanto lo es también la competencia intrínseca, definida como la competencia entre los estados inmaduros de los parasitoides por un recurso, que tiene lugar cuando varias larvas se desarrollan dentro de un mismo hospedador (Harvey et al. 2013). Las diferencias entre los tiempos de desarrollo de huevo a pupa registrados en individuos que se desarrollaron en hospedadores con distinto número de larvas dentro del cuerpo, podrían estar ligadas a los efectos de esta competencia. La cantidad de recursos disponibles para cada larva será menor cuanto mayor sea la densidad de competidores. Por ende, en el caso de aquellos parasitoides exitosos desarrollados sobre hospedadores intensamente superparasitoidizados, es esperable una demora en la aparición de la pupa respecto a parasitoides desarrollados sobre un hospedador con una única larva dentro. Es más probable que un parasitoide que se está desarrollando solo dentro de un hospedador consiga más rápidamente los recursos necesarios para mudar a la siguiente etapa que un parasitoide que se está desarrollando junto con otros individuos. Como se expuso en la sección de resultados, la formación de la pupa se registra desde el día 23^{ro} al 32^{do} en el caso de las larvas que se desarrollaron en solitario. En cambio, para el caso de aquellas que compartieron hospedador con otras larvas, la muda hacia el estado pupal se registró desde el día 24^{to} al 40^{mo}, en promedio. Hay registros en la bibliografía de estudios previos que informan diferencias en los tiempos de desarrollo en taquínidos cuando varía el número de larvas dentro de un hospedador. Lo interesante es que en general la tendencia que se muestra en esos trabajos es opuesta a la obtenida aquí: el tiempo de desarrollo del parasitoide suele disminuir cuando el número de larvas dentro del cuerpo del hospedador aumenta (King et al. 1976, Ziser et al. 1977, Caron et al. 2010). Sin embargo, los resultados aquí obtenidos se condicen con los de Reitz (1995) que muestran que adultos de *Archytas marmoratus* (Diptera: Tachinidae) se desarrollan más rápidamente sobre larvas de *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) parasitoidizadas con una sola larva en su tercer día de vida, versus aquellas superparasitoidizadas en el mismo momento del desarrollo. Un punto a destacar es que aquellos estudios que reportan la tendencia contraria a la aquí obtenida fueron realizados con parasitoides que utilizan larvas de lepidópteros como hospedadores, como ocurre en la amplia mayoría de especies de moscas taquínidas (Dindo y Grenier 2023). En ese caso, la reducción del tiempo de desarrollo del parasitoide es un resultado esperable cuando éste se desarrolla sobre un estadio larval tardío de su hospedador porque el hospedador está próximo a empupar (King et al. 1976), dejando ver que el ciclo de vida del hospedador tiene influencia en los tiempos de desarrollo del parasitoide que lo está usando como recurso. Debido a su mayor tamaño corporal, las larvas de un estadio avanzado del hospedador representan un mejor recurso para la hembra del parasitoide que debe elegir dónde depositar sus huevos (Caron et al. 2010). Por este motivo, el superparasitoidismo podría resultar más frecuente en larvas tardías del hospedador que en aquellas de un estadio temprano. Entonces, los efectos del superparasitoidismo sobre la duración de los estadios larvales del parasitoide, podrían no ser una consecuencia directa de este comportamiento, sino en cambio, resultar de la influencia del ciclo de vida del hospedador. Al parasitoidizar o superparasitoidizar larvas de un estadio tardío, el tiempo disponible antes de que el hospedador mude a pupa será menor que si se usa una larva temprana. Como ya se ha mencionado, en el caso de

N. edessae el hospedador ya se encuentra en estado adulto, por lo que la influencia de la muda del hospedador no está presente en este caso. Debido a la escasa información que hay disponible sobre tiempos de desarrollo en Phasiinae relacionados con eventos de superparasitoidismo, estos datos aportan una primera aproximación importante sobre el tema.

También se evidenciaron eventos de necrosis o manchas oscuras sobre el cuerpo de algunas larvas de *N. edessae* durante las disecciones (n=71). Es posible que algunos de estos focos necróticos correspondan a heridas que podrían ser resultado del combate físico entre larvas dentro del hospedador (Reitz 1995), consecuencia de la competencia intrínseca. Los taquínidos poseen diversas herramientas para eliminar otras larvas competidoras, que incluyen desde combate físico hasta supresión fisiológica (como por ejemplo causar anoxia) (Reitz 1995). Es necesario ahondar en los estudios sobre este tópico para descifrar los mecanismos que operan cuando *E. meditabunda* resulta superparasitoidizada por *N. edessae*.

Ni el sexo del hospedador parasitoidizado, ni el sexo de la progenie del propio parasitoide pareciera tener influencia en el tiempo de desarrollo de huevo a pupa. La preferencia de una hembra parasitoide por un determinado sexo del hospedador podría verse influenciada en el caso de la subfamilia Phasiinae por el hecho de que éstas utilizan las feromonas de agregación de las chinches macho para encontrar a sus hospedadores en el campo (Higaki y Adachi 2011). Esto podría desencadenar en una preferencia por hospedadores macho, que resultarían más fáciles de encontrar que las hembras. Higaki y Adachi (2011) probaron los mecanismos de búsqueda y selección de hospedadores de *Gymnosoma rotundatum* (Diptera:Tachinidae) exponiendo a las hembras de este parasitoide a dos grupos de chinches de la especie *Plautia stali* (Hemiptera: Pentatomidae). Uno de los grupos consistió en hembras adultas de *P. stali* rociadas con una feromona sintética similar a la producida por los machos de la misma especie, y el otro grupo, considerado el control, estuvo formado por chinches hembra no tratadas con la feromona. Como resultado se obtuvo que *G. rotundatum* solo parasitaba hembras del primer grupo, ignorando al grupo control. Sin embargo, en el campo, *G. rotundatum* ha sido encontrada parasitando ambos sexos de *P. stali*, y al colocarse trampas de feromonas para atraer a las hembras de este taquínido, se observó que los machos de *G. rotundatum* también resultaron atraídos por las trampas (Higaki y Adachi 2011). Esto evidencia que *G. rotundatum* no sólo utiliza las feromonas de sus hospedadores macho para localizarlos en el campo, sino que los propios machos de este parasitoide podrían estar usando este compuesto para encontrar a las hembras y aumentar las chances de cópula. Las interacciones químicas operantes entre los distintos niveles tróficos resultan un tópico complejo que debe estudiarse más en profundidad para la interacción entre *N. edessae* y *E. meditabunda*, ya que nada se conoce sobre el tema. En este trabajo, como se ha mencionado anteriormente, las proporciones de parasitoidismo no difirieron entre ambos sexos de *E. meditabunda*, por lo que no se puede hablar de preferencia por un determinado sexo. Sin embargo, hembras y machos de chinches podrían representar distintos recursos para un parasitoide, ya que varían tanto en tamaño corporal como en su anatomía interna (Araújo et al. 2020). Ya ha sido registrado para otras especies del género *Edessa*, así como para muchas otras chinches, un dimorfismo sexual en torno al tamaño corporal, donde los machos resultan ser más pequeños que las hembras (Moura y Gonzaga 2019). Según Zarbin et al. (2012) esto podría explicarse como una estrategia adaptativa para acelerar el

desarrollo de las chinches macho, que deben producir feromonas tempranamente para poder atraer a las hembras. Si machos y hembras de chinches representasen efectivamente recursos diferentes para el parasitoide, el tiempo de desarrollo del mismo podría verse afectado. *Neobrachelia edessae* no sólo no mostró preferencia por ninguno de los sexos de hospedador en particular, sino que sus tiempos de desarrollo tampoco se encontraron afectados por este factor. Además, es destacable que el sexo del hospedador parece ser la única variable de las evaluadas que no influencia el éxito de las pupas ni el de los adultos, por lo que probablemente machos y hembras de *E. meditabunda* representan un recurso similar para esta especie de parasitoide.

Algunas especies de taquíidos presentan diferencias en el tiempo que tardan en completar su ciclo vital dependiendo de su propio sexo (Kalyebi y Nakamura 2006). Por ejemplo, las hembras de *Compsilura concinnara* (Diptera: Tachinidae) suelen ser más grandes que los machos y requieren mayor cantidad de recursos para completar su desarrollo larval (Caron et al. 2010). En el caso de *N. edessae* aparentemente no hay diferencias en los tiempos de desarrollo de machos y hembras, ni se han percibido variaciones en el tamaño corporal destacables. Sí se ha registrado un número más alto de moscas machos respecto al número de hembras entre los adultos de la F1, si bien esta tendencia no fue estadísticamente significativa. Sin embargo, como se ha expuesto en la sección de resultados, el análisis de chi cuadrado no aportó evidencia para afirmar que la proporción de sexos obtenida es efectivamente distinta de 1:1, a pesar de que se obtuvo casi el doble de machos que de hembras. Si bien el valor que representa una probabilidad del 50% de obtener cualquiera de los dos sexos (0,5) se encuentra contenido dentro de los límites del intervalo de confianza del estadístico, el límite superior del intervalo es muy cercano al 0,5. Podría suceder que, si la cantidad de réplicas hubiera sido mayor, los límites del intervalo de confianza cambiaran, dejando al valor 0,5 por fuera, e indicando que las proporciones de machos y de hembras de la progenie fueran distintas de 1:1. Como este aspecto de la biología de *N. edessae* no se conoce, esto constituye una primera aproximación, aunque sin saber cómo es la proporción natural de sexos en el campo. Podría ser que factores externos propios de la cría en laboratorio hayan influido diferencialmente en la emergencia de las moscas adultas de los distintos sexos a partir de los puparios. Por ejemplo, podría ocurrir que las pupas que contienen individuos macho presentasen menor sensibilidad a la desecación si se las compara con las que contienen hembras, siendo las primeras menos afectadas por artefactos metodológicos.

Respecto al tiempo de desarrollo entre pupa y adulto, tampoco se hallaron diferencias entre las distintas variables estudiadas (número de larvas dentro de un mismo hospedador, sexo del hospedador, sexo de la progenie mosca, y origen de la madre parasitoide) testeadas aquí. En insectos holometábolos, la etapa larval es la responsable de obtener todos los recursos que luego serán usados durante el estado pupal. Como la pupa no es capaz de obtener nutrientes por sí misma, los recursos que hayan sido o no adquiridos por la larva previamente influirán en la siguiente etapa del ciclo vital. Los estadios larvales representan entonces, una parte crucial del ciclo de vida. En insectos parasitoides, las larvas se comportan como depredadores, consumiendo a sus hospedadores y acumulando recursos. La influencia de los factores externos durante el desarrollo larval podría ser mucho más marcada que en otras fases del ciclo vital y repercutir en estadios posteriores del desarrollo. Esta es una posible explicación de por qué el número de larvas dentro de un mismo hospedador pareciera afectar mayormente al desarrollo de huevo a pupa, pero

no al desarrollo de pupa a adulto, o incluso a la longevidad de los adultos. Según van Lenteren (2003) los parasitoides adultos emergen con una cantidad limitada de energía, adquirida en fases previas del desarrollo. Esta reserva usualmente no alcanza para cubrir más que 48 horas de vida como adultos. Si la cantidad de alimento ingerida por la larva es escasa como consecuencia de la competencia intrínseca, o debido a una mala calidad del hospedador, las reservas de energía serán menores y los tiempos de desarrollo podrían verse afectados. Si bien aquí no se encontraron diferencias en los tiempos de desarrollo de pupa a adulto ni en la longevidad de adultos, cabe destacar que tanto el número de pupas como el de adultos obtenidos a partir de hospedadores superparasitoidizados con más de 4 larvas dentro resultó ser mucho menor que a partir de hospedadores con 2 a 4 larvas u hospedadores no superparasitoidizados. Posiblemente, la reducción en la cantidad de alimento ingerido durante el periodo larval evidencia esta baja proporción de éxito en parasitoides desarrollados sobre hospedadores altamente superparasitoidizados.

De acuerdo con la hipótesis de Lack (1947) los animales tienen la capacidad de controlar el tamaño de su camada según las condiciones ambientales para dejar un número óptimo de descendientes que maximice su desempeño reproductivo (Adamo et al. 1995). Los parasitoides himenópteros han desarrollado la habilidad de medir el tamaño de sus potenciales hospedadores y adicionalmente cuentan con la capacidad de marcar los hospedadores ya parasitoidizados, a fin de evitar depositar más huevos de los necesarios sobre un mismo individuo (van Lenteren 2003). En taquínidos, en cambio estas habilidades parecen no estar completamente desarrolladas, como se ha reportado por ejemplo para *Ormia ochracea* (Diptera: Tachinidae) que no es capaz de modificar la cantidad de huevos que deposita en función del tamaño del hospedador ofrecido (Adamo et al. 1995). Como en nuestro caso, este parasitoide ataca insectos (en este caso ortópteros) en su estado adulto. La situación podría ser diferente para aquellos taquínidos que usan estadios inmaduros de lepidópteros como hospedadores (Caron et al. 2010). Sin embargo, lo cierto es que hay muy poca evidencia de que los taquínidos hayan adquirido la capacidad de marcar a sus hospedadores o diferenciarlos a través de otros métodos (Adamo et al. 1995, Stireman y Shaw 2022). En los parasitoides del orden Diptera, la selección de hospedadores está fuertemente influida por el modo de oviposición de la hembra parasitoidizante, que puede ser directo o indirecto (Dindo y Grenier 2023). La oviposición directa es aquella en que los huevos son depositados sobre o dentro del cuerpo del hospedador, como es el caso de *N. edessae*, a diferencia de la indirecta, donde los huevos son puestos en el ambiente. A pesar de que los taquínidos no poseen un ovipositor perforante propiamente dicho como el de los parasitoides himenópteros, algunas especies de este grupo han desarrollado estructuras de tipo punzantes mediante la modificación de los últimos esternitos del abdomen de la hembra que les permiten cortar el tegumento de sus hospedadores para depositar los huevos dentro del cuerpo (Dindo y Grenier 2023). La oviposición directa, si bien proporciona mayores probabilidades de éxito para la descendencia (Marchiori 2021) también presenta algunas limitaciones. Por ejemplo, de acuerdo con O'Hara (2008) los taquínidos que poseen este tipo de estrategias de oviposición tienen una menor cantidad de huevos disponibles que aquellos que utilizan una estrategia de oviposición indirecta. Si los huevos disponibles son limitados, resulta lógico pensar que existe una ventaja considerable en el auto-superparasitoidismo o que la mosca hembra no es eficiente en la búsqueda de nuevos hospedadores. La incapacidad de marcar a sus hospedadores es probablemente uno de los motivos que explica por qué el

superparasitoidismo es frecuente en taquínidos, junto con todos los demás factores que se han discutido previamente. Además, debe considerarse que los estímulos visuales son muy importantes en los dípteros parasitoides, y pueden influir fuertemente en las elecciones de hospedador, por más de que los elegidos no sean los más adecuados (Stireman et al. 2006). Los dípteros parasitoides han recibido históricamente mucha menos atención que los parasitoides himenópteros por lo que son muchos los aspectos que todavía no se conocen respecto a este grupo de insectos (Dindo y Grenier 2023, Cingolani et al. 2025). Esta es una de las razones por la cual no es posible ser concluyente en torno a los factores que estarían influenciando las elecciones de hospedador en el caso de *N. edessae*. De acuerdo con el trabajo de Dindo y Grenier (2023), los taquínidos que utilizan estrategias de oviposición directas suele apoyarse fuertemente en los estímulos de tipo químico para la búsqueda y elección de hospedadores, muchos de ellos originados por las plantas atacadas por los fitófagos. Resultaría muy interesante entonces, poder adicionar el primer nivel trófico a futuros trabajos en este sistema de estudio, y realizar ensayos no solo en laboratorio, sino considerando condiciones de semi campo y de campo.

La calidad de los hospedadores puede afectar el tamaño, la longevidad y la fecundidad de la descendencia de los parasitoides (van Lenteren 2003). Si el hospedador es de baja calidad, como se ha discutido previamente, la reserva energética adquirida por los estados inmaduros del parasitoide será probablemente menor que si se hubiese desarrollado sobre un hospedador adecuado. Esto podría potencialmente no sólo afectar los tiempos de desarrollo, sino también la longevidad de los adultos. Al no encontrar diferencias ni en el tiempo de desarrollo de pupa a adulto, ni en la longevidad de *N. edessae* cuando ésta se desarrolla sobre *E. meditabunda* criada en laboratorio o sobre hospedadores parasitoidizados a campo, se puede considerar que la calidad de los hospedadores ofrecidos desde la cría mantenida en el laboratorio es adecuada, y no presenta ninguna desventaja respecto a las chinches colectadas durante los muestreos. Particularmente en el caso de la longevidad de adultos, ninguna de las otras variables aquí evaluadas (número de larvas dentro de un mismo hospedador, sexo del hospedador ofrecido, sexo del parasitoide emergido (F1)) arrojó diferencias, aunque el número de adultos obtenidos fue considerablemente menor que el número de pupas registradas, por lo que probablemente debe ajustarse la metodología de cría. La fase de pupa representa un punto crítico en el ciclo de vida de los insectos holometábolos, en el cual se encuentran vulnerables en muchos sentidos, por ejemplo, en torno a factores abióticos como la humedad, que puede afectar enormemente el éxito de los adultos. Si a futuro se pretende criar masivamente a *N. edessae*, más esfuerzos deben realizarse para ajustar adecuadamente su metodología de cría en laboratorio. Aquí se logró establecer una cría rudimentaria de esta especie, pero, al igual que ocurre con muchos otros taquínidos, es necesario optimizar los métodos de cría, sobre todo si en algún momento se pretende desarrollar programas de control biológico aumentativo que involucren a este enemigo natural. En las crías masivas, muchos de los aspectos que maximizan el desempeño de un parasitoide individualmente son ignorados en pos de una mayor productividad (Roitberg 2007). Aquí, incluso tratando de optimizar el desempeño individual de cada mosca, muchos individuos no llegaron al estado adulto (deteniéndose su desarrollo en la fase de pupa) o no lograron emerger exitosamente del pupario (individuos que sólo lograron asomar la cabeza o que salieron del pupario pero dañados, por ejemplo, con un ala afectada). El alto nivel de dificultad

asociado a las crías de taquínidos es un obstáculo que debe superarse para conocer más acerca de su biología, comportamientos y asociaciones y, por ende, lograr explotar mejor su potencial como controladores biológicos (Dindo y Grenier 2023). Esto resulta de vital importancia a nivel global, pero particularmente en el neotrópico, región que posee gran diversidad de especies y, por ende, un gran potencial para el desarrollo de programas de control biológico de plagas (van Lenteren et al. 2020).

Los parasitoides de adultos desempeñan su rol como controladores biológicos reduciendo no solo la longevidad, sino también la fecundidad de sus hospedadores (Liljesthröm 1993, Liljesthröm y Rabinovich 2004). Los hospedadores que utilizan como recurso han llegado a desarrollar todo su ciclo vital, por lo que la reducción de su longevidad resulta particularmente relevante dado que la cantidad de daño que potencialmente ocasionan sobre el cultivo al alimentarse decrece al reducirse su longevidad, y el número de descendientes que pueden dejar también disminuye, al disponer de menos tiempo para reproducirse. Adicionalmente, podría ocurrir una reducción de la fecundidad no ligada necesariamente a la longevidad, sino por el ataque de las larvas del parasitoide sobre el sistema reproductor de sus hospedadores (Nunes y Corrêa-Ferreira 2002a, 2002b). En el caso de *N. edessae* se puede ver que efectivamente produce una reducción tanto de la longevidad como de la fecundidad y fertilidad de los adultos de *E. meditabunda*, por lo que su potencial como enemigo natural de esta especie es bueno. Estos mismos efectos fueron registrados previamente sobre otras especies de heterópteros parasitoidizados por moscas de la subfamilia Phasiinae (Islamoğlu y Kornoşor 2009, Higaki y Adachi 2011). Además, resulta destacable que el parasitoidismo por *N. edessae* redujo la longevidad y la fecundidad del hospedador, independientemente de si este parasitoidismo fue exitoso o no. La reducción de la fecundidad viene ligada al efecto castrante que tienen las larvas de Phasiinae sobre distintos heterópteros hospedadores (Islamoğlu y Kornoşor 2009). En este sentido, la cantidad de hembras de *E. meditabunda* parasitoidizadas que lograron depositar al menos una postura a lo largo de su vida se redujo considerablemente respecto a aquellas no parasitoidizadas, y esto afectó el número total de huevos puestos y eclosionados. Adicionalmente, puede observarse en el caso de las chinches parasitoidizadas exitosamente que aquellas que lograron oviponer al menos una vez, lo hicieron mientras todavía eran consideradas “jóvenes”. Al reducirse notablemente la longevidad no se registraron “chinches viejas” que logren dejar descendencia si habían sido parasitoidizadas exitosamente. Como consecuencia, el promedio de huevos por postura de este grupo de hospedadores es mayor que para las otras dos condiciones, un efecto probablemente ligado a la edad de las chinches más que a su condición. Por otro lado, la proporción de huevos eclosionados cuando el parasitoidismo resultó exitoso fue menor que cuando las hembras no estaban parasitoidizadas, o resultaron parasitoidizadas pero el parasitoide no logró emerger exitosamente. En otras especies de pentatómidos ha sido registrada la atrofia de los ovarios a medida que se produce la maduración de las larvas de taquínidos dentro del cuerpo del hospedador, con una consecuente dificultad para producir y madurar óvulos por parte de las chinches hembra (Higaki 2003). Por este motivo, no es inusual la reducción en el número de posturas depositadas ni la disminución de la fertilidad de los huevos. Estos efectos negativos sobre la fecundidad y la fertilidad se hacen evidentes entonces independientemente de la reducción en la longevidad de las chinches: no solo se registran menor cantidad de huevos depositados en pentatómidos parasitoidizados debido a la menor cantidad de tiempo disponible para oviponer, sino

también gracias a la atrofia del sistema reproductor (Higaki 2003). El efecto negativo que tiene el parasitoidismo sobre la longevidad del hospedador probablemente se relacione con el consumo de algunos órganos vitales por parte de las larvas de estadios tardíos, que consumen contenido más indiscriminadamente que los primeros estadios larvales, los cuales se alimentan más que nada de la hemolinfa del hospedador y de los depósitos grasos (O'Hara et al. 2008). El desarrollo de las larvas de *N. edessae* sobre *E. meditabunda* tiene a la vez un efecto perjudicial sobre el hospedador y beneficioso a los fines del control biológico, por lo que se debe seguir indagando sobre esta interacción en el futuro.

A pesar de ser el grupo de parasitoides más importante después de aquellos pertenecientes al orden Hymenoptera, la información acerca del uso de taquínidos como controladores biológicos en América Latina es muy escasa, y se encuentra fragmentada (Cingolani et al. 2025). Uno de los casos más emblemáticos en la región resulta ser el del uso de parasitoides como *Lydella minense* y *Billaea claripalpis* (Diptera: Tachinidae) para controlar orugas barrenadoras de la caña de azúcar del género *Diatraea* (Lepidoptera: Crambidae), con niveles de éxito variables (Aya et al. 2019). A nivel mundial, otras especies de taquínidos son usadas para controlar chinches fitófagas, pero los estudios sobre la biología básica de estos enemigos naturales muchas veces resultan insuficientes, razón por la cual los programas de control biológico no logran el éxito esperado en muchos casos (Dindo y Grenier 2023, Fernández et al. 2024). En los Phasiinae, la taxonomía del grupo resulta en muchos casos confusa, siendo frecuentes las identificaciones incorrectas a nivel de especie, sobre todo para muchos taxones que presentan polimorfismos (Dios et al. 2021). Este es un obstáculo no menor, ya que una correcta identificación de la especie es necesaria para la comprensión de las interacciones.

Si bien el control biológico aumentativo con estos parasitoides no pareciera ser la opción más adecuada por ahora, el desarrollo de programas de control biológico por conservación presenta una perspectiva interesante para nuestra región (Fernández et al. 2024). La conservación de las distintas especies de enemigos naturales debería resultar prioritaria en este sentido, y sin embargo el conocimiento que se tiene acerca de muchas especies de parasitoides resulta realmente escaso (Stireman y Shaw 2022). No son pocos los casos de parasitoides que han sido descritos en el pasado pero, que al día de hoy, no cuentan con más información que una descripción morfológica acotada y un nombre, como es el caso de *N. edessae*. Esto resulta preocupante en el contexto actual, donde muchos hábitats están siendo destruidos o fragmentados, hecho que podría dificultar los encuentros e interacciones entre parasitoides y hospedadores (Stireman y Shaw 2022). Adicionalmente, en los agroecosistemas, la perturbación del ambiente dada por el uso excesivo de medidas de control químico representa un problema adicional y que requiere urgente solución, sobre todo porque el manejo integrado de plagas ha demostrado tener beneficios ampliamente reconocidos (O'Hara 2008).

El trabajo realizado aquí aporta valiosa información respecto de la interacción entre *N. edessae* y *E. meditabunda*, descrita hace varias décadas pero poco explorada, que contribuye a avanzar en el diseño de estrategias de control biológico de esta plaga.

- Capítulo 3 -

Los parasitoides del estado adulto de chinches fitófagas: un nicho vacante en *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae)

- Introducción -

Del complejo de pentatómidos plaga que atacan al cultivo de soja en la Argentina, las especies de mayor importancia debido a su abundancia relativa y al daño que producen son *Nezara viridula* y *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae). Desde principios de la década de los 70 hasta mediados de los 90, la especie predominante en los cultivos de soja fue *N. viridula* (Bimboni 1977, Vicentini y Jimenez 1977, Sosa y Parra 1994), sin embargo, en los últimos años sus poblaciones han decrecido marcadamente en varias regiones del mundo (Panizzi y Lucini 2016). En este contexto es que *P. guildinii*, una especie cuya abundancia relativa se incrementó considerablemente en el mismo periodo de tiempo, ha cobrado importancia como plaga. Esta última especie no era considerada un problema serio en los cultivos de soja de nuestro país, pero desde hace algunos años esta chinche ha pasado a ser considerada la más importante en algunas provincias de la zona núcleo sojera como Buenos Aires y Santa Fe (Massoni et al. 2008, Cingolani et al. 2014a). También es considerada una plaga seria de cultivos de soja en varios estados del sur de los Estados Unidos de América, así como en Brasil y Uruguay. Adicionalmente, ha sido identificada como una especie potencialmente invasora para Europa, a través de un análisis de riesgo de plagas (Bundy et al. 2018). *Piezodorus guildinii* es considerada una especie difícil de controlar por su baja susceptibilidad a los insecticidas comúnmente utilizados (Temple et al. 2013). Además representa un problema serio por ser considerada la más dañina dentro del complejo de chinches plaga en la Argentina, ya que provoca el daño más significativo en las semillas debido al mayor efecto proteolítico de su saliva, afectando en gran medida la calidad y viabilidad de las mismas. Es también responsable de mayores fenómenos de retención foliar si se la compara con otras de las especies más perjudiciales de este complejo de plagas, como son *N. viridula* y *Euschistus heros* (Depieri y Panizzi 2011), ocasionando un gran impacto en la cosecha. *Piezodorus guildinii* es una especie oligófaga, que se alimenta de varias especies de plantas leguminosas (Fabales: Fabaceae) (Panizzi y Slansky Jr 1985a, Panizzi 1992). En la Argentina, esta especie no sólo produce pérdidas en los cultivos de soja, sino que es considerada sumamente perjudicial en cultivos como el de alfalfa, *Medicago sativa* (Fabales: Fabaceae), destinados a la producción de semilla (Iannone y Leiva 1994, Aragón et al. 1997).

Teniendo en cuenta que los pentatómidos presentes en los cultivos de soja poseen un complejo diverso de enemigos naturales, entre los que se incluyen depredadores y dos gremios de parasitoides, resulta llamativo que *P. guildinii* es atacada sólo por uno de esos gremios, el de los parasitoides de huevo, que se encuentran bien representados para esta chinche. A nivel mundial se han citado alrededor de 10 especies de parasitoides oófagos (North Dakota State University 2011) siendo *Telenomus podisi* y *Trissolcus urichi* (Hymenoptera: Platygastroidea) las especies dominantes en la provincia biogeográfica

Pampeana (Dominio Chaqueño) (Cabrera y Willink 1973) (Cingolani et al. 2014a). Este gremio de parasitoides reduce la supervivencia de los huevos, demostrando un muy buen desempeño en laboratorio (Cingolani et al. 2014b), así como altos niveles de parasitoidismo a campo (hasta 81% y 99%) (Ribeiro y Castiglioni 2008, Cingolani 2012). A pesar de esto, su efecto no alcanza para ejercer un control efectivo sobre las poblaciones de *P. guildinii*.

En torno al otro gremio de parasitoides, es decir los que atacan al estado adulto de las chinches, si bien varias especies de moscas (Diptera: Tachinidae) y algunos microhiménopteros (Hymenoptera: Encyrtidae) atacan pentatómidos en su estado adulto, en el caso de *P. guildinii* son muy escasas las menciones de parasitoidismo espontáneo por parte de estos enemigos naturales, lo cual sugiere un nicho vacante (Liljesthröm y Ávalos 2015). Las únicas referencias al respecto son la ocurrencia inusual de parasitoidismo de un adulto por parte de *Eutrichopodopsis nitens* (= *Trichopoda pennipes*) (Diptera: Tachinidae) en Brasil (Panizzi y Smith 1976) y uno por *Euthera tentatrix* (Diptera: Tachinidae) en los Estados Unidos de América (Buschman y Whitcomb 1980). Panizzi y Slansky Jr. (1985b) han registrado también parasitoidismo por parte de *T. pennipes* sobre ninfas de *P. guildinii*. La escasa representatividad de este gremio de parasitoides como enemigos naturales podría ser una de las causas del rápido crecimiento de las poblaciones de *P. guildinii* en el último tiempo (Panizzi y Lucini 2016), ya que el efecto de los parasitoides del estado adulto se evidencia en la reducción de la fecundidad potencial de las chinches (Liljesthröm 1993, Liljesthröm y Rabinovich 2004). En particular, respecto de *N. viridula*, el impacto combinado de los dos gremios de parasitoides es una de las razones que explicaría la declinación de la abundancia de las poblaciones de esta chinche (Liljesthröm y Rabinovich 2004, Panizzi y Lucini 2016). En concordancia, otros estudios reportan que el efecto es similar para los parasitoides himenópteros de este gremio: el parasitoidismo causado por *Hexacladia smithii* (Hymenoptera: Encyrtidae) a *E. heros* reduce drásticamente (en 5,2 veces) la fecundidad de su hospedador (Nunes y Corrêa-Ferreira 2002a, 2002b).

La aceptación de un hospedador por parte de un parasitoide, así como el éxito reproductivo de este último, se encuentran mediados por diversas características fisiológicas y de comportamiento (Henry et al. 2009), con lo cual bajo circunstancias particulares un parasitoide podría incluir a una especie no preferida entre sus potenciales hospedadores. El rango de hospedadores de una especie de parasitoide está determinado por la capacidad de búsqueda y de selección que poseen las hembras (Godfray 1994, Vinson 1998). A su vez, la calidad del hospedador también influye sobre el desarrollo y la emergencia exitosa de la progenie del parasitoide. Los parasitoides muestran plasticidad fenotípica en sus elecciones de hospedador (Vos y Vet 2004), y su desempeño estará fuertemente influenciado por los factores que actúan sobre la misma. La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo de producir fenotipos distintos adecuando su fisiología, morfología o desarrollo en respuesta a los cambios en el medio (Pigliucci 2001, Colinet et al. 2007). El tamaño de los parasitoides es una de las características morfológicas en las que más se evidencia dicha plasticidad, dado que varía en función de la especie de hospedador sobre la cual se desarrolla, el nivel de superparasitoidismo, y la edad del hospedador, entre otras. La duración de los estados inmaduros, así como la fecundidad de los adultos, también pueden estar influenciadas por la especie de hospedador utilizado. Roitberg et al. (2001) definieron diez características de la historia

de vida, importantes a tener en cuenta en el estudio del desempeño de los parasitoides, entre las cuales se mencionan: el tamaño, la longevidad, la fecundidad, la habilidad de apareamiento y la capacidad de dispersión.

En relación a los estados particulares de la historia de vida del parasitoide, la edad del parasitoide hembra puede afectar la tasa de oviposición, la emergencia y la proporción de sexos de la descendencia (Powell y Shepard 1982). En efecto, la ausencia de hospedadores preferidos a medida que la hembra del parasitoide envejece (parasitoides limitados por escasez de tiempo, o “time-limited” y con acumulación de huevos por depositar) podría influir en la decisión de parasitoidizar a un hospedador no preferido. Se conoce que, con la disminución de la expectativa de vida de un parasitoide, su selectividad disminuye, bajando el umbral de calidad por debajo del cual los hospedadores son rechazados, de acuerdo con el balance entre distintos atributos propuesto por la teoría del ciclo vital (Rosenheim 1999).

En este contexto, hay algunas especies de parasitoides que potencialmente podrían atacar al estado adulto de *P. guildinii* y ocupar el nicho vacante. Una de ellas es *Trichopoda gradata* (anteriormente llamada *Trichopoda argentinensis*) (Diptera: Tachinidae). Liljesthröm (comunicación personal) realizó ensayos preliminares de laboratorio de no elección utilizando esta combinación de plaga-parasitoide, encontrando que hembras de *T. gradata* parasitoidizaron adultos de *P. guildinii* llegando a obtenerse una primera generación viable. Además, hay algunos registros de adultos de *P. guildinii* en el campo que llevaban huevos de taquínidos adheridos al pronoto (Cingolani, comunicación personal). Sin embargo, es muy poca la información disponible sobre *T. gradata*, en parte debido a que su presencia en campo es poco frecuente, lo cual dificulta la posibilidad de trabajar con esta especie. Su único hospedador conocido es *Diceraeus furcatus* (Hemiptera: Pentatomidae), que tampoco presenta densidades poblacionales demasiado elevadas en la región, por lo tanto, su aparición en el campo es limitada. En este contexto, podríamos afirmar que lo contrario ocurre con *Trichopoda pictipennis* (Diptera: Tachinidae), parasitoide que en la región de estudio se encuentra mayormente asociado a *N. viridula*. *Trichopoda pictipennis* ha sido objeto de estudio de diversas investigaciones en la Argentina, frecuentemente ligada erróneamente al nombre de *Trichopoda giacomellii*, (Liljesthröm 1992, Liljesthröm y Rabinovich 2004, Liljesthröm y Rabinovich 2023). La identificación de este taquínido resulta compleja, debido al alto grado de polimorfismo de la especie (Dios y Nihei 2020). Posee distribución neotropical, y al igual que otros taquínidos, su ciclo de vida incluye un estadio de huevo, que en este caso es depositado sobre el cuerpo de los hospedadores, tres estadios larvales que se desarrollan dentro de la chinche, un estado de pupa que se alcanza luego de que el tercer estadio larval emerge del cuerpo de su hospedador, y adultos de vida libre, que presentan una proporción de sexos 1:1 sobre *N. viridula* (Liljesthröm y Rabinovich 2023). Su presencia es bastante frecuente en la provincia de Buenos Aires, y si bien parasitoidiza hospedadores de mayor tamaño que *P. guildinii* en el campo, resulta interesante comprobar si es factible el establecimiento de una interacción hospedador-parasitoide, entre estas dos especies que presentan densidades elevadas. En general, la fauna de parasitoides de adultos de chinches ha sido poco estudiada, y la información que se tiene respecto de la relación hospedador-parasitoide, la biología, la ecología y el comportamiento de estos enemigos naturales es escasa y fragmentada (de Aquino 2016, Cingolani et al. 2025). La familia Tachinidae ha atravesado recientemente un proceso de

radiación adaptativa (Stireman et al. 2021) siendo los rangos de hospedadores de las distintas especies de taquínidos altamente variables a través del tiempo y del espacio, encontrándose probablemente en muchos casos en proceso de expansión (Sitreman 2001).

En torno a los parasitoides del orden Hymenoptera, las especies del género *Hexacladia* son endoparasitoides de varias familias de hemípteros en su estado adulto, como son Pentatomidae, Coreidae, Pyrrhocoridae y Scutelleridae (Torréns et al. 2017). En particular, *Hexacladia smithii* es un parasitoide koinobionte y gregario que desarrolla su etapa larval y pupal dentro del cuerpo de su hospedador, completando su ciclo en aproximadamente 35 días tras el parasitoidismo. Una vez finalizado el desarrollo larvo-pupal, los adultos emergen a través de agujeros que ellos mismos realizan en el lado ventral o dorsal del abdomen de su hospedador. Este enemigo natural se ha registrado en Brasil parasitoidizando adultos de varias especies de pentatómidos, como *N. viridula* y *E. heros* (Carneiro et al. 2010, de Aquino 2016). En la Argentina, *H. smithii* fue registrada por primera vez en 1997, emergiendo de *Edessa mediatubunda* y *Antiteuchus variolosus* (Hemiptera: Pentatomidae) (Cuezzo y Fidalgo 1997), y 20 años después, Torrén et al. (2017) registraron esta especie de parasitoide emergiendo de *D. furcatus*, especie que es considerada su hospedador principal. Adicionalmente, Bollati et al. (2018) han registrado a *H. smithii* parasitoidizando *P. guildinii* de manera ocasional. Dichos autores realizaron pruebas preliminares de elección en laboratorio donde registraron 2 adultos de este parasitoide emergiendo de *P. guildinii*.

El presente capítulo posee el objetivo general de aumentar la información disponible sobre la interacción de *P. guildinii* con dos especies de parasitoides, *T. pictipennis* y *H. smithii*, potenciales enemigos naturales de esta especie de chinche plaga. Acerca de los objetivos específicos, en torno a *T. pictipennis*, se buscó evaluar el efecto de la acumulación de huevos por depositar y la limitación por escasez de tiempo de hembras de este parasitoide, cuando se le ofrecen adultos de *P. guildinii* o de *N. viridula* como hospedador. También se evaluó el desempeño del parasitoide, es decir, la capacidad de desarrollarse y perpetuarse sobre cada especie hospedadora en laboratorio. Respecto a *H. smithii*, se buscó recabar información sobre los tiempos de desarrollo y el ciclo vital de este parasitoide, así como también evaluar el desempeño de hembras del parasitoide criadas sobre su hospedador predilecto (*D. furcatus*) o sobre *P. guildinii* cuando parasitoidiza a este último.

Los resultados de esta investigación aportan conocimientos valiosos respecto de la ecología de ambas especies de parasitoides, los cuales podrían resultar relevantes en el diseño de programas de control biológico de *P. guildinii*. Estos estudios resultan de interés para el manejo de este fitófago en los cultivos en los cuales se desarrolla, en su mayoría leguminosas, particularmente en cultivos de soja de la región pampeana, donde esta chinche produce un mayor impacto. En particular, los resultados en relación al desempeño de *H. smithii* ya fueron publicados (Barakat et al. 2022a).

- Materiales y Métodos -

Trichopoda pictipennis

Todas las colonias de insectos fueron establecidas a partir de individuos colectados a campo, en los alrededores de la ciudad de La Plata. Los individuos de *P. guildinii* fueron recolectados de lotes de soja ubicados en la Estación Experimental "Julio Hirschhorn" de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina (-34.98263, -57.99641) y en el establecimiento Don Joaquín perteneciente a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales y a la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata, ubicado en la localidad de General Mansilla, partido de Magdalena (-35.1808, -57.84067). Los individuos de *N. viridula* fueron colectados en los mismos sitios de muestreo y adicionalmente se colectaron individuos sobre cultivos hortícolas de campos agroecológicos del cinturón hortícola platense (-35.056307, -57.895620). Las chinches fueron criadas bajo condiciones controladas (24 ± 1 °C, $60 \pm 10\%$ HR y fotoperiodo 14:10 (L:O)) y alimentadas con chauchas de *Phaseolus vulgaris* (Fabales: Fabaceae).

Las crías de *T. pictipennis* se iniciaron a partir de individuos de *N. viridula* parasitoidizados en el campo, provenientes de los sitios mencionados anteriormente. Las pupas obtenidas en el laboratorio fueron mantenidas en vermiculita húmeda dentro de una cámara de cría, bajo condiciones controladas (24 ± 1 °C, $75 \pm 10\%$ HR y fotoperiodo 16:8 (L:O)) hasta la emergencia de las moscas adultas. Los adultos, a su vez, fueron mantenidos en jaulas (60x30x30 cm) bajo las mismas condiciones que las descritas anteriormente para las chinches, con adultos de *N. viridula* como hospedadores, alimento y agua desionizada para ambas especies. A los adultos de *T. pictipennis* se les proporcionó azúcar, pasas de uva, levadura y polen comercial como alimento.

Se realizaron pruebas de no elección para evaluar el efecto de la acumulación de huevos por depositar y la limitación por escasez de tiempo en hembras de *T. pictipennis*, sobre el parasitoidismo de adultos de *P. guildinii*. Se colocó una pareja de moscas con aproximadamente 5 adultos de chinche, en jaulas plásticas con manga de tela (30x30x30 cm) para facilitar la manipulación de los insectos (figura 1), por un lapso de 72 horas. Los tratamientos consistieron en: 1) una pareja de *T. pictipennis* formada por un macho y una hembra "joven" (de 1 a 3 días de edad como adulto) con *P. guildinii* como hospedador; 2) una pareja de *T. pictipennis* formada por un macho y una hembra "vieja" (de 5 a 6 días de vida como adulto) con *P. guildinii* como hospedador; 3) una pareja de *T. pictipennis* formada por un macho y una hembra "joven", con *N. viridula* como hospedador; 4) una pareja de *T. pictipennis* formada por un macho y una hembra "vieja", con *N. viridula* como hospedador. Se registró la cantidad de huevos depositados por los parasitoides sobre el cuerpo de los hospedadores a lo largo de las primeras 5 horas desde el comienzo del ensayo, y luego al finalizar el mismo.



Figura 1. Unidades experimentales de *Trichopoda pictipennis*.

El desempeño del parasitoide fue evaluado en torno a la cantidad de moscas que parasitoidizaron, y la cantidad de huevos depositados en cada tratamiento. Las comparaciones estadísticas fueron efectuadas entre los siguientes grupos:

- i. Hembras de *T. pictipennis* jóvenes (n=28) vs. viejas (n= 26), usando *P. guildinii* como hospedador
- ii. Hembras de *T. pictipennis* jóvenes (n=17) vs. viejas (n=28) usando *N. viridula* como hospedador
- iii. Hembras de *T. pictipennis* jóvenes usando *P. guildinii* (n=28) ó *N. viridula* (n=17) como hospedador
- iv. Hembras de *T. pictipennis* viejas usando *P. guildinii* (n=26) ó *N. viridula* (n=28) como hospedador
- v. Hembras de *T. pictipennis* jóvenes usando *N. viridula* como hospedador (n=17) vs. hembras viejas usando *P. guildinii* como hospedador (n=26). Este último caso busca contrastar la condición más favorable para el parasitoide (hembra joven con su hospedador preferido), con la condición que haría al parasitoide más susceptible de atacar a un hospedador no preferido como lo es *P. guildinii*.

Se analizaron los datos correspondientes a la proporción de moscas que parasitoidizaron por tratamiento mediante análisis de Chi cuadrado (χ^2). Para la comparación entre la proporción de hembras jóvenes que parasitoidizaron *P. guildinii* con respecto a aquellas que parasitoidizaron *N. viridula* en un rango de 5 horas, se reemplazó el análisis de Chi

cuadrado por un test de Fisher, el cual resultó más adecuado debido a la baja cantidad de observaciones para una de las frecuencias esperadas.

En torno a la cantidad de huevos depositados, para las comparaciones de los grupos de hembras jóvenes y viejas sobre el mismo hospedador, el análisis consistió en una prueba de Wilcoxon, previa validación de los supuestos. Para comparar la cantidad de huevos depositados sobre distinta especie de hospedador, en los grupos de hembras jóvenes o de hembras viejas, se utilizó un test de permutaciones. Todos los análisis estadísticos anteriormente mencionados se realizaron utilizando el software R (v4.3.2; R Core Team 2023).

Se registraron algunas medidas morfométricas de la descendencia de los parasitoides. Para ello, se fotografiaron los individuos bajo lupa binocular, con los ejemplares apoyados sobre papel milimetrado. Las medidas fueron tomadas mediante el uso del programa Inkscape (2020). Se registró el ancho máximo cefálico (mm), el largo máximo cefálico (mm), el ancho máximo del tórax (mm), el largo máximo del tórax (mm), el ancho máximo del ala (mm), el largo máximo del ala (mm), el largo corporal total medido en dos segmentos (mm), el largo del primer, segundo y tercer podito de la primera pata (mm), y de los artejos terminales de la misma pata (mm), así como su largo total (mm) (figura 2). El largo corporal total se midió en dos segmentos debido a la curvatura del abdomen. Las comparaciones entre medidas de moscas desarrolladas sobre una u otra especie de hospedador fueron llevadas a cabo mediante test de Wilcoxon o test de permutaciones, utilizando el software R.

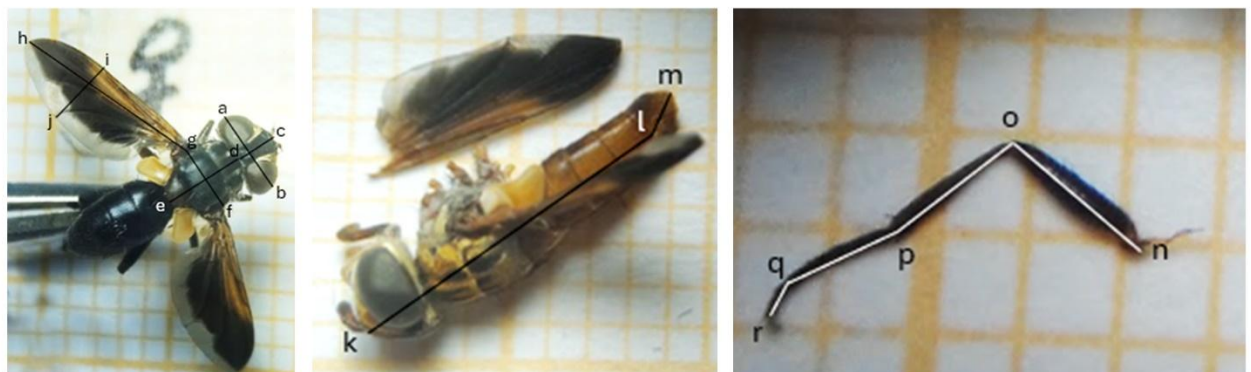


Figura 2. Medidas morfométricas evaluadas para *Trichopoda pictipennis*. a-b: ancho máximo cefálico, c-d: largo máximo cefálico, d-e: largo máximo del tórax, g-f: ancho máximo del tórax, g-h: largo máximo del ala, i-j: ancho máximo del ala, k-l: primer segmento largo corporal, l-m: segundo segmento largo corporal, n-o: largo del fémur, o-p: largo segundo podito, p-q: largo del tercer podito, q-r: largo de artejos terminales.

Hexacladia smithii

Tanto las colonias de *P. guildinii* y *D. furcatus* como las de *H. smithii* fueron establecidas a partir de individuos colectados en un lote de soja en la Estación Experimental "Julio Hirschhorn". La cría de *H. smithii* en laboratorio se estableció a partir de avispas emergidas de adultos de *D. furcatus* recolectados durante la temporada de cultivo de soja de 2018-2019. La identificación de la especie fue realizada por un especialista en

taxonomía de encírtidos, el Dr. Aquino D. A. (División Entomología, FCNyM-UNLP), siguiendo las directrices de Noyes (2010) y Torréns et al. (2017), mediante la comparación de las muestras con material de referencia depositado en la División de Entomología del Museo de La Plata. Los especímenes de referencia fueron conservados en el laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP-Asoc CICPBA).

Las avispas adultas se mantuvieron en jaulas de cría a una temperatura de 24 ± 1 °C, con una humedad relativa del $70 \pm 10\%$ y un fotoperíodo de 14:10 (L:O), utilizando adultos de *D. furcatus* como hospedadores y gotas de miel como fuente de alimento. A su vez, parte de estas avispas se destinaron al establecimiento de una cría de laboratorio incipiente del parasitoide, mantenida sobre *P. guildinii*. Tanto los adultos de *P. guildinii* como los de *D. furcatus* fueron alimentados con chauchas de *P. vulgaris*, y mantenidos en condiciones controladas similares a las mencionadas para los parasitoides. Las jaulas de cría de chinches se inspeccionaron visualmente a diario hasta constatar la emergencia de avispas adultas. Las avispas recién emergidas fueron empleadas en los experimentos como generación parental.

Las unidades experimentales consistieron en un adulto de *P. guildinii* junto con una pareja de adultos de *H. smithii*, en un contenedor de plástico (10 cm de diámetro × 20 cm de alto) cubierto con un trozo de tela de voile (figura 3). Los hospedadores fueron expuestos a los parasitoides durante 48 horas. Se utilizaron chauchas y gotas de miel como alimento para las chinches y las avispas, respectivamente. Las unidades experimentales se mantuvieron bajo las mismas condiciones de laboratorio mencionadas anteriormente, hasta la muerte de los hospedadores.



Figura 3. Unidades experimentales de *Hexacladia smithii*.

Los tratamientos utilizando avispas de *H. smithii* provenientes de diferentes orígenes consistieron en: 1) avispas emergidas de *D. furcatus* (Hs ex Df) (n= 26), y 2) avispas emergidas de *P. guildinii* (Hs ex Pg) (n= 21). Todos los hospedadores muertos fueron disectados y examinados bajo lupa binocular estereoscópica para evaluar la presencia de parasitoides muertos en su interior. En todos los casos, se registró el número de chinches parasitoidizadas, considerando como tales a aquellos individuos de los cuales emergió al menos una avispa adulta, y aquellos con pupas y/o avispas adultas muertas en su interior. Además, se registró la fecha de muerte tanto de las chinches como de las avispas. Las

proporciones de hospedadores parasitoidizados y de progenie emergida fueron comparadas entre los tratamientos, mediante el test de Fisher, utilizando el software R.

- Resultados -

Trichopoda pictipennis

Se logró obtener una primera generación filial de *T. pictipennis* a partir de las 270 *P. guildinii* expuestas. Un total de 42 hospedadores de esta especie resultaron parasitoidizados, obteniéndose 25 pupas, que dieron origen a 13 moscas adultas, de las cuales dos fueron machos y 11 fueron hembras. Debido a la disparidad de sexos obtenida, no fue posible realizar cruzamientos entre moscas de la F1 ex *P. guildinii*.

Parasitoidismo por hembras de *T. pictipennis*

i. Parasitoidismo por hembras jóvenes y viejas de *T. pictipennis* sobre *P. guildinii*

El promedio de edad para el grupo de hembras jóvenes de *T. pictipennis* a las que se les ofrecieron *P. guildinii* fue de 2,35 días al momento del comienzo del ensayo. Para el grupo de hembras viejas, el promedio fue de 5,84 días de edad al comienzo del ensayo.

Sólo 3 de las 28 moscas jóvenes y 8 de las 26 moscas viejas parasitoidizaron al menos un hospedador en el lapso de 5 horas desde el comienzo del ensayo. Esta cantidad se duplicó para el caso de hembras jóvenes, luego de una exposición de 72 horas, y se elevó a 11 hembras que parasitoidizaron para el caso de las hembras viejas. En torno a la proporción de réplicas en las que hembras de *T. pictipennis* parasitoidizaron al menos un individuo de *P. guildinii*, no se hallaron diferencias para el periodo de 5 horas de exposición ($\chi^2 = 2,22$; gl = 1; p-valor = 0,13) ni para el de 72 horas ($\chi^2 = 1,84$; gl = 1; p-valor = 0,17).

Se realizó el cálculo del “Odd ratio” respecto a la proporción de moscas que parasitoidizaron en cada tratamiento, siguiendo lo presentado por Agresti (2013) para la comparación entre dos proporciones (Odd ratio = 0,37). Este valor expresa que las chances (definidas como el cociente de probabilidades de parasitoidizar por tratamiento, en este caso) de que una hembra joven de *T. pictipennis* parasitoidice *P. guildinii* son aproximadamente un tercio de las chances que tiene una hembra vieja de parasitoidizar. Dicho de otro modo, las chances de parasitoidizar son casi tres veces mayores si el parasitoide en cuestión pertenece al grupo de hembras viejas que si pertenece al grupo de hembras jóvenes. En la figura 4 se muestran las proporciones de parasitoidismo por tratamiento luego de 72 h de exposición de los hospedadores, donde puede verse que el valor para el caso del grupo de las hembras viejas es el doble que para el caso de las jóvenes.

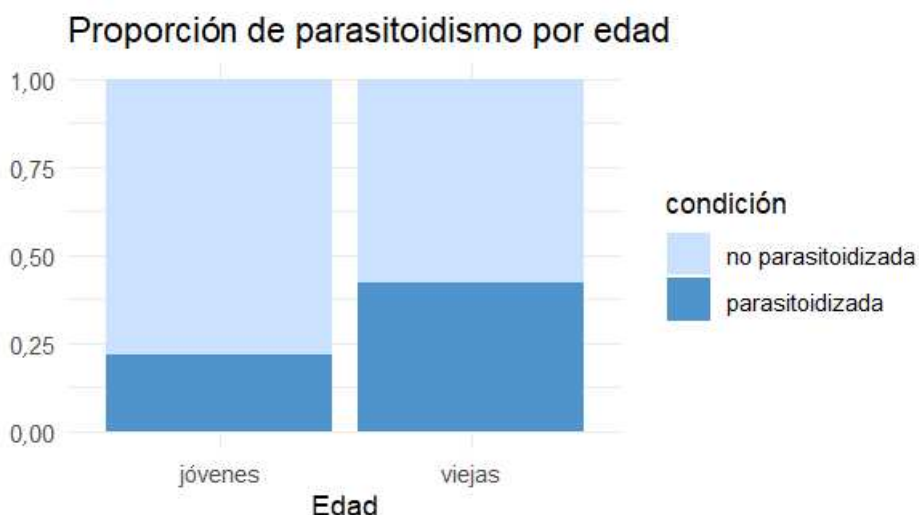


Figura 4. Proporción de réplicas en las que se registró parasitoidismo por parte de hembras de *Trichopoda pictipennis* de distintas edades, cuando se le ofrece *Piezodorus guildinii* como hospedador, en un lapso de 72 horas.

En el lapso de 72 horas cada hembra joven parasitoidizó en promedio el 11% (± 26 DE) de los hospedadores ofrecidos, mientras que las hembras viejas parasitoidizaron en promedio el 18% (± 27 DE). En la tabla 1 se muestran la cantidad de réplicas en las que hubo registro de parasitoidismo para los distintos periodos de tiempo por tratamiento. En torno a la cantidad de huevos depositados, la prueba de Wilcoxon arrojó que no existen diferencias entre los grupos, ni en la cantidad de huevos depositados a lo largo de 5 horas ($W = 291$; p-valor = 0,07) ni de 72 horas ($W = 290$; p-valor = 0,12). La cantidad de huevos depositados por tratamiento en los distintos lapsos de tiempo se encuentran resumidos en la tabla 2. En promedio, las chinches parasitoidizadas por hembras jóvenes recibieron alrededor de 2 huevos cada una ($1,78 \pm 1,22$) al igual que las parasitoidizadas por hembras viejas ($2,21 \pm 1,72$).

ii. Parasitoidismo por hembras jóvenes y viejas de *T. pictipennis* sobre *N. viridula*

La edad promedio de *T. pictipennis* a las que se les ofreció *N. viridula* como hospedador fue de 1,76 días de vida para el grupo de hembras jóvenes y de 5,17 días para el grupo de hembras viejas.

En torno a la proporción de réplicas en las que se registraron eventos de parasitoidismo, no se hallaron diferencias ni para el periodo de exposición de 5 horas ($\chi^2 = 1,09$; gl = 1; p-valor = 0,97) ni para el de 72 horas ($\chi^2 = 0,02$; gl = 1; p-valor = 0,88). En 72 horas, el grupo de hembras jóvenes parasitoidizó en promedio el 58% (± 47 DE) de los hospedadores ofrecidos, mientras que el de hembras viejas parasitoidizó el 42% (± 49 DE) (figura 5).

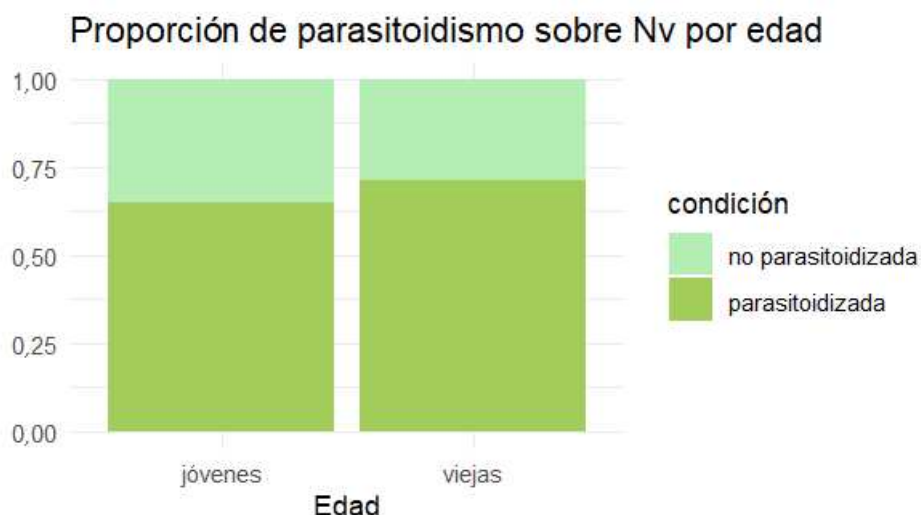


Figura 5. Proporción de réplicas en las que se registró parasitoidismo por parte de hembras de *Trichopoda pictipennis* de distintas edades, cuando se le ofreció *Nezara viridula* como hospedador, en un lapso de 72 horas.

En torno a la cantidad total de huevos depositados, la prueba de Wilcoxon arrojó que no existen diferencias entre grupos, ni en la cantidad de huevos depositados a lo largo de 5 horas ($W = 111$; $p\text{-valor} > 0,99$) ni de 72 horas ($W = 187$; $p\text{-valor} > 0,99$) (tabla 2). En promedio, las chinches parasitoidizadas por hembras jóvenes recibieron alrededor de 13 huevos cada una ($13,22 \pm 9,97$) y las parasitoidizadas por hembras viejas alrededor de 15 huevos cada una ($14,67 \pm 11,12$).

Tabla 1. Cantidad de réplicas en las que hubo parasitoidismo por *Trichopoda pictipennis* (Tp) cuando el hospedador fue *Piezodorus guildinii* (Pg) o *Nezara viridula* (Nv), de acuerdo a la edad del parasitoide, y al tiempo de exposición. Las letras indican diferencias dentro de una misma columna.

tratamiento	réplicas con eventos de parasitoidismo		n	porcentaje a las 5 h	porcentaje total (72 h)
	(5 h)	(72 h)			
Tp jóvenes sobre Pg	3 a	6 a	28	10,7 %	21,4 %
Tp viejas sobre Pg	8	11	26	30,8 %	42,3 %
Tp jóvenes sobre Nv	7 b	11 b	17	41,1%	64,7%
Tp viejas sobre Nv	13	20	28	46%	71,4%

Tabla 2. Cantidad de huevos depositados por *Trichopoda pictipennis* (Tp) cuando el hospedador fue *Piezodorus guildinii* (Pg) o *Nezara viridula* (Nv), de acuerdo a la edad del parasitoide y al tiempo de exposición. Letras minúsculas, mayúsculas y números romanos indican las diferencias entre los tratamientos.

tratamiento	huevos en 5 h	n	promedio por ♀	huevos en 72 h	n	promedio por ♀
Tp joven sobre Pg	6 a	3	2 (±1,73)	32 a	6	5,33 (±5,92)
Tp vieja sobre Pg	22 A, I	8	2,75 (±3,45)	53 A, I	11	4,82 (±4,49)
Tp joven sobre Nv	84 b, II	7	12 (±9,00)	648 b, II	11	58,9 (±32,15)
Tp vieja sobre Nv	107 B	4	26,8 (±10,24)	835 B	14	59,6 (±39,36)

iii. Parasitoidismo por hembras jóvenes de *T. pictipennis* sobre *P. guildinii* y *N. viridula*

El test de Fisher efectuado para comparar la proporción de hembras jóvenes que parasitoidizaron *P. guildinii* con respecto a aquellas que parasitoidizaron *N. viridula* en un rango de 5 horas arrojó que existen diferencias significativas entre grupos (p-valor = 0,027). Para el análisis correspondiente a 72 horas de exposición, el test de Chi cuadrado también arrojó diferencias significativas ($\chi^2 = 6,69$; gl = 1; p-valor < 0,01). En ambos casos, la tendencia mostró que el parasitoidismo por parte de hembras jóvenes de *T. pictipennis* fue más del doble cuando se les ofreció *N. viridula* como hospedador respecto a cuando tenían *P. guildinii* disponible. El cálculo del Odd ratio arrojó un valor de 0,15, indicando que para 72 horas de exposición de los hospedadores, la probabilidad de parasitoidismo sobre *P. guildinii* es aproximadamente un séptimo de la probabilidad de parasitoidismo sobre *N. viridula*. Es decir que las chances de parasitoidizar que tiene una hembra joven son casi 7 veces más si el hospedador ofrecido es *N. viridula* con respecto a si es *P. guildinii*. La comparación entre la proporción de réplicas con eventos de parasitoidismo para un rango de 72 horas se muestra en la figura 6.

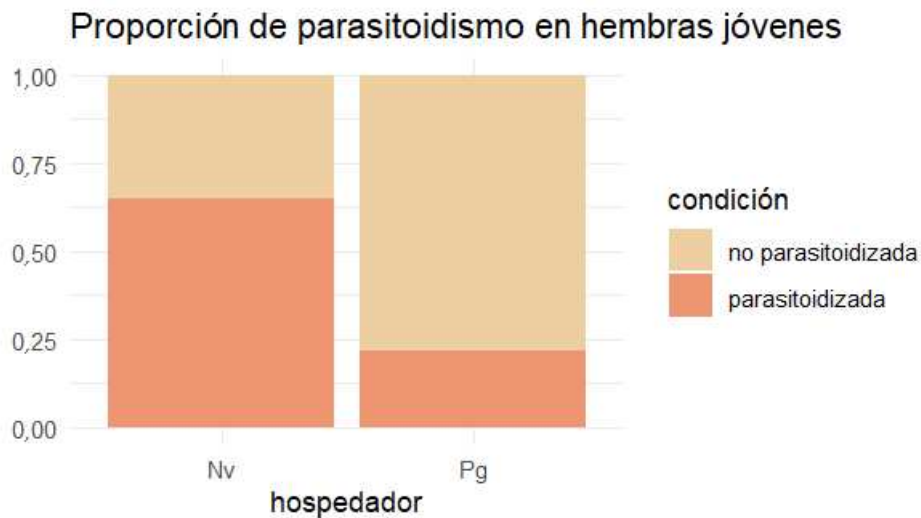


Figura 6. Proporción de réplicas en las que se registró parasitoidismo por parte de hembras jóvenes de *T. pictipennis* en función del hospedador ofrecido.

La cantidad de huevos depositados dependiendo de la especie de hospedador ofrecida resultó ser diferente a lo largo de 5 horas ($Z = 2,79$; p-valor $< 0,01$) y de 72 horas ($Z = -4,06$; p-valor $< 0,01$), siendo mayor cuando al parasitoide se le ofrecieron individuos de *N. viridula* como hospedador.

iv. Parasitoidismo por hembras viejas de *T. pictipennis* sobre *P. guildinii* y *N. viridula*

El análisis de Chi cuadrado arrojó que no existen diferencias significativas cuando se compara la proporción de hembras viejas que parasitoidizaron *P. guildinii* con respecto a aquellas que parasitoidizaron *N. viridula* en un rango de 5 horas ($\chi^2 = 1,44$; gl = 1; p-valor = 0,23) ni en un rango de 72 horas ($\chi^2 = 3,56$; gl = 1; p-valor = 0,06). Al ser un valor limítrofe el obtenido para este último caso, se procedió con el cálculo del “Odd ratio”, igual que para la primera comparación presentada en esta sección. El valor obtenido (Odd ratio = 0,29) indica que para 72 horas de exposición de los hospedadores, la probabilidad de parasitoidismo sobre *P. guildinii* es un tercio la probabilidad de parasitoidismo sobre *N. viridula*, o dicho de otro modo se triplican las chances de parasitoidismo si el hospedador ofrecido es *N. viridula* con respecto a si es *P. guildinii*. La comparación entre la proporción de réplicas parasitoidizadas para un rango de 72 horas se muestra en la figura 7.

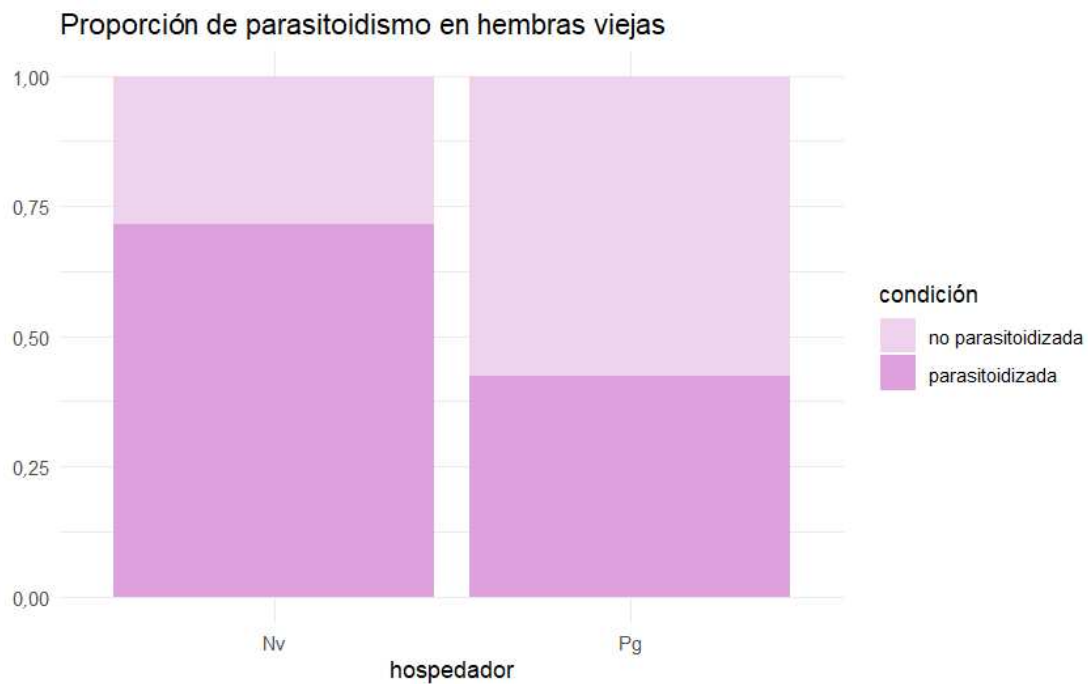


Figura 7. Proporción de réplicas con eventos de parasitoidismo por parte de hembras viejas de *T. pictipennis* dependiendo del hospedador ofrecido.

La cantidad de huevos depositados dependiendo de la especie de hospedador ofrecida resultó ser diferente a lo largo de 5 horas ($Z = 2,49$; p-valor $< 0,01$) y de 72 horas ($Z = -3,66$; p-valor $< 0,01$). El número de huevos depositados fue marcadamente mayor sobre *N. viridula* que sobre *P. guildinii*, sobre todo en el lapso de 72 horas.

v. Parasitoidismo por hembras jóvenes de *T. pictipennis* sobre *N. viridula* y por hembras viejas sobre *P. guildinii*.

El análisis de Chi cuadrado arrojó que no existen diferencias significativas cuando se compara la proporción de hembras viejas que parasitoidizaron *P. guildinii* con respecto a aquellas hembras jóvenes que parasitoidizaron *N. viridula* en un rango de 5 horas ($\chi^2 = 0,41$; gl = 1; p-valor = 0,52) ni en un rango de 72 horas ($\chi^2 = 1,26$; gl = 1; p-valor = 0,26). Si bien las chances de parasitoidizar a *P. guildinii* que tiene una hembra vieja son aproximadamente un cuarto de las chances de parasitoidizar que tiene una hembra joven sobre *N. viridula* (Odd ratio = 0,40) esta tendencia no representa una diferencia significativa. La comparación entre la proporción de réplicas parasitoidizadas para un rango de 72 horas se muestra en la figura 8.

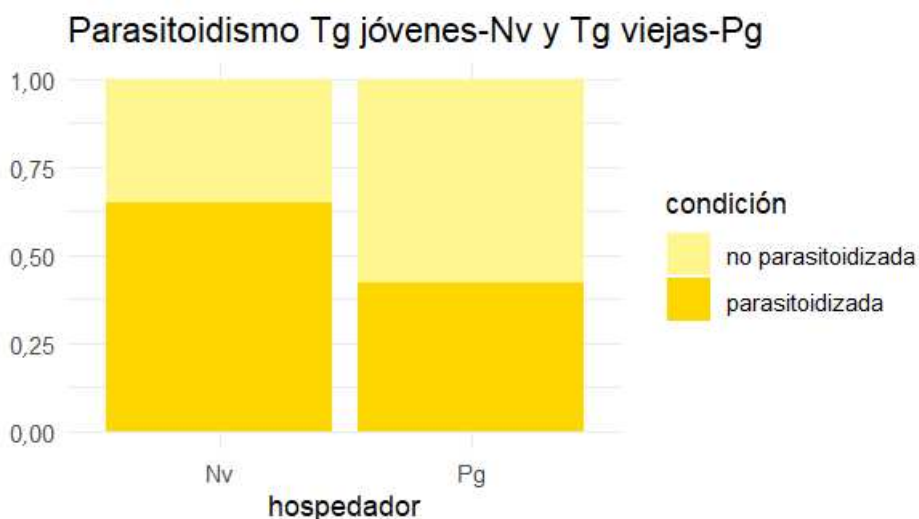


Figura 8. Proporción de réplicas con eventos de parasitoidismo por parte de hembras viejas de *Trichopoda pictipennis* sobre *Piezodorus guildinii* y hembras jóvenes del parasitoide sobre *Nezara viridula*.

La cantidad de huevos depositados dependiendo de la especie de hospedador ofrecida resultó ser diferente a lo largo de 5 horas ($Z = 2,29$; p -valor $< 0,01$) y de 72 horas ($Z = -3,87$; p -valor $< 0,01$) siendo mucho mayor en el caso de que el hospedador fue *N. viridula* que cuando fue *P. guildinii* (tabla 2).

Comparación de medidas morfométricas entre adultos de *T. pictipennis* desarrollados sobre distinta especie de hospedador

Respecto a las medidas morfométricas de la F1 de *T. pictipennis*, se comprobó que los adultos obtenidos a partir de *P. guildinii* parasitoidizadas fueron mucho más pequeños que aquellos que emergieron a partir de *N. viridula*. Las pruebas estadísticas arrojaron diferencias para las comparaciones entre el ancho máximo cefálico ($W = 950,5$; p -valor $< 0,01$), el largo máximo cefálico ($W = 813$; p -valor $< 0,01$), el ancho máximo del tórax ($W = 887$; p -valor $< 0,01$), el largo máximo del tórax ($W = 885,5$; p -valor $< 0,01$), el ancho máximo del ala ($Z = 5,58$; p -valor $< 0,01$), el largo máximo del ala ($W = 683$; p -valor $< 0,01$), el largo corporal 1 ($W = 595,5$; p -valor $< 0,01$) y el largo máximo corporal ($W = 611,5$; p -valor $< 0,01$), el largo del primer ($W = 119$; p -valor $< 0,01$), segundo ($W = 117$; p -valor $< 0,01$) y tercer podito ($W = 104,5$; p -valor $< 0,01$) de la primera pata, así como su largo total ($W = 120$; p -valor $< 0,01$). A su vez, algunas de las medidas como el largo corporal 2 ($W = 423,5$; p -valor = $0,08$) y el largo de los artejos terminales de la primera pata ($W = 89$; p -valor = $0,08$) no arrojaron diferencias al efectuarse las comparaciones entre grupos. Los valores promedio y el desvío para las medidas de distintas partes del cuerpo de las moscas emergidas a partir de *P. guildinii* o *N. viridula* se muestran en la tabla 3.

Tabla 3. Medidas promedio (en milímetros) de adultos de *Trichopoda pictipennis* emergidos a partir de distintos hospedadores. Se muestran valores de desvío estándar (\pm DE) y cantidad de individuos (n). Los asteriscos indican diferencias significativas entre las especies de hospedadores.

medidas (mm)	<i>Trichopoda pictipennis</i> ex <i>Piezodorus guildinii</i>		<i>Trichopoda pictipennis</i> ex <i>Nezara viridula</i>	
	promedio (\pm DE)	n	promedio (\pm DE)	n
ancho cefálico	2,22 (\pm 0,25) *	13	2,99 (\pm 0,32) *	76
largo cefálico	1,17 (\pm 0,14) *	12	1,54 (\pm 0,29) *	75
ancho tórax	1,57 (\pm 0,27) *	13	2,22 (\pm 0,27) *	72
largo tórax	2,08 (\pm 0,35) *	13	2,84 (\pm 0,35) *	72
ancho ala	1,54 (\pm 0,12) *	11	2,11 (\pm 0,25) *	66
largo ala	5,09 (\pm 0,69) *	12	6,67 (\pm 0,76) *	61
largo corporal 1	5,07 (\pm 0,66) *	11	6,77 (\pm 0,89) *	58
largo corporal 2	1,21 (\pm 0,33) *	11	1,47 (\pm 0,56)	58
largo máx. corporal	6,28 (\pm 0,59) *	11	7,83 (\pm 2) *	61
1er podito	1,43 (\pm 0,16) *	6	2,11 (\pm 0,24) *	20
2do podito	1,32 (\pm 0,14) *	6	1,82 (\pm 0,24) *	20
3er podito	0,71 (\pm 0,22) *	6	1,02 (\pm 0,19) *	20
artejos terminales	0,78 (\pm 0,23)	6	1,07 (\pm 0,34)	20
largo total pata 1	4,24 (\pm 0,52) *	6	6,02 (\pm 0,65) *	20

Hexacladia smithii

Ocho de los 26 (30%) adultos de *P. guildinii* expuestos a *H. smithii* en el tratamiento Hs ex Df, y dos de los 21 (9%) *P. guildinii* expuestos en el tratamiento Hs ex Pg resultaron parasitoidizados, no encontrándose diferencias significativas en la proporción del total de los hospedadores ofrecidos, que fueron parasitoidizados en cada tratamiento ($p= 0,18$). Casi todos los hospedadores parasitoidizados en el tratamiento Hs ex Df (7 de 8) produjeron avispas adultas. En el otro tratamiento (Hs ex Pg), 1 de los 2 hospedadores parasitoidizados produjo avispas adultas que lograron emerger exitosamente (figura 8).



Figura 8. Adultos de *Hexacladia smithii* obtenidos en laboratorio. a) ejemplar macho; b) ejemplar hembra. Fotos tomadas y cedidas por el Dr. Aquino D.A.

Para la progenie del tratamiento Hs ex Df, el porcentaje de emergencia de avispas adultas, estimado como el número de avispas emergidas del total de avispas desarrolladas (total de avispas emergidas + total de larvas, pupas y/o avispas adultas muertas dentro del cuerpo del hospedador), fue del 90% (45 avispas emergidas de 50 avispas completamente desarrolladas dentro de los hospedadores). Este porcentaje fue algo menor (61,9%, 13 de

21) para la progenie del tratamiento Hs ex Pg, si bien estas diferencias no fueron significativas ($p=0,42$). Las avispas completaron su desarrollo preimaginal (desde huevo hasta la emergencia del adulto) en un promedio de $41 (\pm 2)$ y 38 días para la progenie de los tratamientos Hs ex Df y Hs ex Pg, respectivamente. Todos los hospedadores murieron al momento de la emergencia de las avispas, y todas las avispas emergidas murieron aproximadamente 5 días después de salir del cuerpo de su hospedador.

El número más alto de parasitoides por chinche registrado fue de 19 avispas, correspondiente a un hospedador del tratamiento Hs ex Df. El promedio de avispas por hospedador fue de $5,75 (\pm 6,18)$ para el tratamiento Hs ex Df y de $10,5 (\pm 12,02)$ para el tratamiento Hs ex Pg, siendo este último promedio no demasiado representativo, ya que sólo se contó con dos observaciones (hospedadores parasitoidizados) para su cálculo. En todos los casos en que se registró parasitoidismo, se observó una coloración amarillenta en todo el cuerpo del hospedador, con manchas oscuras en la parte ventral del abdomen, cerca de los bordes laterales, denotando la presencia de los parasitoides en su interior. Se observaron uno o dos agujeros en el cuerpo de los hospedadores (figura 9). Dichos orificios fueron realizados por las avispas adultas al momento de su emergencia, utilizando sus mandíbulas.



Figura 9. Orificios realizados por *Hexacladia smithii* para emerger del cuerpo de su hospedador (señalados con flechas rojas).

Se pudo registrar mediante la disección de los hospedadores, la presencia de avispas completamente desarrolladas y muertas dentro del cuerpo de algunas de las chinches (figura 10).



Figura 10. Adulto de *Piezodorus guildinii* parasitoidizado por *Hexacladia smithii*. El cuerpo del hospedador denota una coloración amarillenta, y se pueden visualizar adultos del parasitoide completamente formados en su interior (flecha roja).

- Discusión -

A pesar de que se conocen escasos registros de parasitoidismo espontáneo sobre ninfas y adultos de *P. guildinii* (Panizzi y Smith 1976, Buschman y Whitcomb 1980, Panizzi y Slanky 1985b) tanto *T. pictipennis* como *H. smithii* lograron parasitoidizar esta especie de hospedador y desarrollar al menos una primera generación viable sobre él. Sin embargo, en el caso de *T. pictipennis*, el porcentaje de adultos de *P. guildinii* parasitoidizados per cápita nunca superó el 20% de los hospedadores ofrecidos, a diferencia de lo que ocurrió con *N. viridula*, donde las moscas llegaron a parasitoidizar alrededor del 60% de los mismos. Considerando que de un total de 278 adultos de *P. guildinii* ofrecidos solo 42 fueron parasitoidizados, no resulta sorprendente que la cantidad de pupas y adultos obtenidos a partir de esta especie hospedadora también haya sido baja (25 y 13, respectivamente). Panizzi y Slansky (1985b) también reportan una baja eficiencia en la obtención de pupas y adultos a partir de *P. guildinii*, en su caso con el parasitoide *T. pennipes*. Bajo condiciones de laboratorio, es frecuente para otras especies del género *Trichopoda*, no obtener pupas de muchos de los hospedadores parasitoidizados, y a su vez, que las pupas obtenidas no logren emerger como moscas adultas, incluso cuando se le ofrece al parasitoide su hospedador “preferido” (Pilkay et al. 2014, Stacey 2022). Debido a cuestiones metodológicas, las *N. viridula* que resultaron parasitoidizadas en los ensayos realizados (n=76) no se mantuvieron aisladas, sino que se juntaron con aquellas *N. viridula* parasitoidizadas provenientes de la colonia de *T. pictipennis*, por lo que se perdió el dato de cuántas pupas salieron de las *N. viridula* parasitoidizadas en el ensayo. En total se obtuvieron 123 pupas de las cuales 59 llegaron

al estado de moscas adultas, por lo que se puede ver que más de la mitad de las pupas no lograron alcanzar el estado adulto. Probablemente existan cuestiones metodológicas por mejorar, ya sea respecto a las condiciones propicias para la cópula de estos dípteros en laboratorio, así como aquellas referentes a la incubación del estado pupal. Es llamativo que tanto cuando se ofreció *P. guildinii* como *N. viridula*, algunas hembras eligieron no parasitoidizar siquiera un hospedador. Posiblemente la cópula no se haya producido o no haya sido eficiente en estos casos, a pesar de que las hembras contaron con un macho disponible durante toda la duración de los experimentos. Dado que este grupo de parasitoides destaca por su buena capacidad de vuelo, el espacio disponible que tengan los adultos en las jaulas será importante para su supervivencia y para el éxito de los eventos de cópula (Dindo y Grenier 2023). En este sentido, es probable que el tamaño de la unidad experimental utilizado en los ensayos haya sido demasiado pequeño para esta especie de parasitoide, y haya influido negativamente en los comportamientos de cópula. En la cría rudimentaria de *T. pictipennis* que se logró establecer, el tamaño de jaula fue mayor que el de las unidades experimentales, y los eventos de cópula se observaron con mayor frecuencia y más facilidad (Barakat, observación personal). En este último caso, es posible que una mayor cantidad de machos de *T. pictipennis* disponibles y una mayor altura de jaula, hayan influido positivamente en las cópulas.

También en el caso de *H. smithii*, en ambos tratamientos las avispas lograron parasitoidizar exitosamente *P. guildinii* y varios individuos completaron exitosamente su ciclo de vida sobre este hospedador, produciendo una primera generación (F1) viable. En este estudio, se evidencia la influencia del origen familiar sobre el desempeño de la descendencia, en función de la especie de hospedador sobre la que se desarrolló la generación parental. El desempeño de la progenie del parasitoide fue mejor para aquellas avispas cuya generación parental fue criada sobre *D. furcatus* (Hs ex Df), un hospedador habitual de este parasitoide. En el tratamiento Hs ex Df, se obtuvo descendencia viable a partir de casi todos los hospedadores que resultaron parasitoidizados aún cuando la generación parental de *H. smithii* había sido criada sobre una especie de hospedador diferente (90% de la progenie del tratamiento Hs ex Df sobre *P. guildinii* emergió exitosamente como avispas adultas). Como se mencionó anteriormente, el éxito de la descendencia del otro parasitoide estudiado, *T. pictipennis*, fue aproximadamente del 30% al desarrollarse sobre este hospedador alternativo (13 adultos obtenidos de 42 *P. guildinii* parasitoidizadas). Estos resultados indicarían que *H. smithii* podría tener un mayor potencial como agente de control biológico de *P. guildinii* que *T. pictipennis*. La situación cambia para *H. smithii* si miramos el tratamiento Hs ex Pg, donde solo alrededor del 62% de los parasitoides lograron emerger exitosamente del cuerpo del hospedador. Si bien no se hallaron diferencias estadísticamente significativas, esta reducción en el porcentaje de progenie exitosa podría estar ligada a cuestiones relacionadas con la cantidad de alimento disponible para el desarrollo de los estados inmaduros de la generación parental. *Hexacladia smithii* es un parasitoide gregario, por lo que la hembra deposita múltiples huevos dentro del cuerpo de su hospedador y las larvas compiten por los recursos necesarios para completar el desarrollo. Si bien el tamaño corporal de *P. guildinii* es similar al de *D. furcatus*, se deberían hacer comparaciones entre las medidas de ambos hospedadores para comprobar si las mismas son o no significativamente diferentes. En el caso del tratamiento Hs ex Pg, solo dos chinches resultaron parasitoidizadas, y una de ellas tenía gran cantidad de avispas dentro (10 hembras, 3 machos y 6 pupas de sexo

indeterminado). Esto podría indicar que, si bien la hembra de *H. smithii* reconoció a ese hospedador como un potencial recurso, éste no resultó del todo adecuado para el desarrollo de la progenie.

El establecimiento de nuevas relaciones parasitoide-hospedador es un camino tortuoso, en donde el parasitoide usualmente suele tener un desempeño menor que si se desarrollase sobre su hospedador natural (Pilkay et al. 2014). Sin embargo, para muchas especies de parasitoides, y sobre todo dentro del grupo de los taquínidos, el rango de hospedadores continúa ampliándose con el tiempo (Markova 1999, Mückstein et al. 2007, Gudín et al. 2024). Esto puede deberse al establecimiento de nuevas interacciones, o bien a determinaciones erróneas de las especies de parasitoides. Un ejemplo de esto último es aplicable a la especie de *Trichopoda* aquí trabajada. Hasta hace algunos años, la misma era mencionada en la bibliografía como *T. giacomellii* en esta región (Liljeström 1992). Esta especie fue sinonimizada en 2020 por Dios y Nihei con *Trichopoda pennipes*, un taquínido cuya distribución abarca el continente americano y que ha sido introducida en diferentes regiones del mundo para control de *N. viridula* (Pilkay et al. 2014). Sin embargo, en parte de la bibliografía donde se hace referencia a *T. giacomellii* en la Argentina, los caracteres de la especie que se describen son coincidentes con lo que hoy se identifica como *T. pictipennis* (Dios y Nihei 2020). Estas dos especies también suelen ser mal identificadas en otras regiones del mundo, como es el caso de Europa, donde la identidad de ambas suele confundirse (Dios et al. 2021). Tanto *T. pennipes* como *T. pictipennis* son especies que exhiben polimorfismo, y su identidad resulta confusa y difícil de determinar. Por lo tanto, los rangos de hospedadores para especies de este tipo probablemente se encuentran distorsionados debido a incorrectas determinaciones taxonómicas (Dios y Nihei 2020).

En lo referente al establecimiento de nuevas interacciones, los parasitoides pueden variar su aceptación hacia determinados hospedadores dependiendo de las condiciones presentes a la hora de parasitoidizar, y que modifican el umbral por debajo del cual un hospedador es rechazado (Rosenheim 1999). El rango de hospedadores de una especie de parasitoide puede ser más o menos fijo, dependiendo de la especialización y los fenómenos coevolutivos operantes, y se ve fuertemente limitado por la taxonomía y la ecología de los hospedadores (Askew y Shaw 1986). Por ejemplo, dentro del grupo de los taquínidos, se ha registrado que aquellos que son más especializados y tienen un rango de hospedadores más restringido suelen asociarse con hospedadores que a su vez son monófagos o a lo sumo oligófagos (Stireman y Singer 2003). Los parasitoides taquínidos han atravesado un proceso reciente de radiación adaptativa (Stireman et al. 2021), y sus rangos de hospedadores suelen ser más amplios que los de los parasitoides himenópteros (Stireman et al. 2006). Esto se debe en parte a la gran adaptación que suelen tener sus estadios inmaduros a las defensas del hospedador, ya sea mediante la formación de túneles respiratorios, la alta tolerancia a sustancias tóxicas ingeridas o producidas por el hospedador, o la capacidad de alojarse en ciertas partes del cuerpo de su víctima como modo de protección (Stireman et al. 2006). Todas estas ventajas adaptativas permiten a este grupo de parasitoides ampliar el rango de hospedadores más fácilmente, explorando nuevos nichos disponibles.

Dado que los parasitoides exhiben plasticidad fenotípica en sus elecciones de hospedador (Vos y Vet 2004), distintos fenotipos de una misma especie podrían estar correlacionados con la especie hospedadora sobre la que el parasitoide se ha desarrollado. En el caso de *T. pictipennis* esto se evidencia al comparar el tamaño de los adultos emergidos a partir de su hospedador “preferido”, *N. viridula*, con el de aquellos emergidos a partir de *P. guildinii*. El tamaño de un organismo puede variar entre los distintos individuos de una misma población, dependiendo de la historia de vida de ese individuo particular y de los estímulos externos que pueden influir sobre el crecimiento (Davidowitz et al. 2004). La relación entre el tamaño corporal y el desempeño ha sido ampliamente estudiada en insectos (Llewellyn y Brown 1985, Hurlbutt 1987, Wickman y Karlsson 1989, Berrigan 1991, Kazmer y Luck 1995, West et al. 1996). Las implicancias de un menor tamaño corporal van desde disminución en el éxito reproductivo de los machos (van den Assem et al. 1989) hasta disminución de la esperanza de vida, capacidad de búsqueda de hospedadores y fecundidad de las hembras (Nicol y Mackauer 1998, Allen y Hunt 2001, Wilson et al. 2020). La elección de un hospedador inadecuado, por lo tanto, puede afectar negativamente el desempeño de la descendencia de un parasitoide. En *T. pictipennis* la reducción del tamaño corporal se evidencia a lo largo de la mayoría de las comparaciones realizadas en este estudio para moscas adultas desarrolladas sobre hospedadores diferentes. A su vez, la relación entre el tamaño corporal de un hospedador y su calidad ha sido discutida previamente por otros autores, habiendo opiniones disímiles al respecto (Nicol y Mackauer 1998, Häckermann et al. 2007). Sí existe consenso respecto a que hay una correlación entre el tamaño corporal del hospedador y la cantidad de recursos alimenticios disponibles para los estados inmaduros del parasitoide (van den Assem et al. 1989). El tamaño corporal de los adultos de *P. guildinii* es considerablemente menor que el de *N. viridula* (Panizzi y Slanky 1985b), por lo tanto, es probable que *P. guildinii* represente una menor cantidad de recursos para las larvas de *T. pictipennis*. Por ello, si bien este parasitoide logra desarrollar su ciclo sobre *P. guildinii*, su descendencia es de menor tamaño. La misma premisa es aplicable para casos de superparasitoidismo, cuando el incremento en la cantidad de larvas disminuye el acceso a los recursos por parte de los estados inmaduros que deben competir por ellos. Para otras especies de taquínidos, el superparasitoidismo ha sido registrado como una variante perjudicial para el tamaño de las moscas adultas, el cual entra en detrimento al aumentar el número de larvas competidoras (Nakamura 1995). Los resultados obtenidos en este estudio muestran que hembras jóvenes de *T. pictipennis* parasitoidizan más y depositan mayor cantidad de huevos cuando se les ofrece *N. viridula* que cuando se les ofrece *P. guildinii*. Esto mismo se observó para el grupo de hembras viejas con respecto a la cantidad de huevos depositados, siendo probable que también aquí se reconozca a *N. viridula* como un mejor recurso. Sin embargo, el efecto del superparasitoidismo sobre el tamaño corporal de la descendencia pareciera no ser tan importante como el efecto que tiene la especie de hospedador sobre dicho tamaño. A pesar de registrarse mayor superparasitoidismo sobre *N. viridula* que sobre *P. guildinii*, la descendencia de *T. pictipennis* obtenida a partir de esta última especie hospedadora siempre fue de menor tamaño que cuando la F1 se desarrolló sobre su hospedador habitual, *N. viridula*.

Son muchos los factores que influyen en la aceptación de un determinado hospedador (Henry et al. 2009). Por ejemplo, según lo expuesto por Cingolani et al. (2014b) *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Platygastroidea), una avispa parasitoide de huevos de

chinchas, no parasitoidiza huevos de *P. guildinii* si las hembras del parasitoide expuestas a esta chinche son jóvenes. Sin embargo, al exponer huevos de *P. guildinii* a avispas envejecidas y privadas de hospedadores, se registra una mayor aceptación, llegando incluso a ser bueno su desempeño en este hospedador alternativo. En este estudio, se puede observar la misma tendencia respecto a la edad de las hembras de *T. pictipennis*. Al comparar el comportamiento de parasitoidismo sobre *P. guildinii* de hembras jóvenes y viejas, si bien para ambos grupos el parasitoidismo per cápita fue menor al 20%, sí se puede observar una tendencia de las hembras viejas de parasitoidizar más a un hospedador no preferido como *P. guildinii* respecto a las hembras jóvenes. La disminución de la esperanza de vida y la acumulación de huevos son probablemente dos de los factores que dan como resultado el aumento de las chances de que las hembras viejas parasitoidicen. Cuando se compara el comportamiento de hembras de *T. pictipennis* cuando tienen disponible *N. viridula*, las diferencias resultan evidentes, no solo en torno al porcentaje de hembras que parasitoidizan sino también respecto al número de huevos depositados. Sin dudas, *T. pictipennis* prefiere parasitoidizar *N. viridula* en lugar de *P. guildinii*. Estos resultados son soportados por la comparación de hembras jóvenes y viejas parasitoidizando *N. viridula*, y de hembras jóvenes parasitoidizando *N. viridula* o *P. guildinii*. En cambio, cuando se evalúa al grupo de hembras viejas sobre uno u otro hospedador, se ve que la proporción de réplicas en que las hembras parasitoidizaron al menos una chinche no arrojó diferencias significativas, lo cual deja en evidencia la mayor aceptación que tienen las hembras viejas de *T. pictipennis* por *P. guildinii*. Al obtenerse un p-valor limítrofe, queda el interrogante de si este resultado se ha visto influenciado por una insuficiente cantidad de réplicas, o si esta tendencia se mantendría con mayor cantidad de repeticiones. Lo mismo es aplicable en el caso de la comparación entre hembras jóvenes y viejas de *T. pictipennis* al parasitoidizar *P. guildinii*. A futuro, sería prudente adicionar más repeticiones que despejen estos interrogantes.

A su vez, al comparar el comportamiento de hembras jóvenes parasitoidizando *N. viridula* con el de hembras viejas parasitoidizando *P. guildinii*, surge algo interesante: la proporción de réplicas que resultan parasitoidizadas en ambos tratamientos no difiere estadísticamente, en ninguno de los rangos temporales de exposición aquí evaluados. Esto podría significar que el comportamiento de hembras viejas de *T. pictipennis* cuando se les ofrece *P. guildinii* es similar al de una situación ideal para el parasitoide, como sería, hembras jóvenes explotando su hospedador preferido. El tiempo como factor limitante tiene una gran influencia en las decisiones de un parasitoide hembra. Ha sido discutido previamente si los parasitoides se encuentran limitados en la cantidad de hospedadores que pueden parasitoidizar a causa de la cantidad de huevos que tienen disponibles, o si es el tiempo que conlleva cada evento de parasitoidismo lo que limita el desempeño. La conclusión es que el tiempo pareciera ser el factor limitante en la mayoría de los casos, más que la cantidad de oocitos maduros (Rosenheim 1999). Por lo tanto, ante la imposibilidad de una hembra de depositar huevos sobre un hospedador preferido, y habiendo transcurrido varios días desde su emergencia como adulto, es lógico pensar que depositará sus huevos sobre cualquier hospedador que resulte viable, dado que su tiempo se agota y es posible que de otra forma no logre dejar descendencia. Si comparamos la cantidad de huevos depositados por hembras viejas de *T. pictipennis*, vemos que cuando *N. viridula* es el hospedador disponible, las hembras depositan muchos más huevos que sobre *P. guildinii*. Si bien en taquínidos no parece estar completamente desarrollada la

habilidad de medir el tamaño de sus potenciales hospedadores a fin de decidir cuántos huevos se deben depositar (Adamo et al. 1995), como si ocurre en los parasitoides himenópteros (van Lenteren 2003), aparentemente en el caso de *T. pictipennis* a pesar de que las hembras reconocen a *P. guildinii* como una opción de hospedador viable, la cantidad de descendientes que depositan sobre ella es reducida. Ya sea el tamaño corporal de esta chinche, u otras cuestiones relacionadas a su biología, lo cierto es que aún no se ha desarrollado ninguna interacción estable en el tiempo entre *P. guildinii* y los parasitoides del estado adulto, ni encártidos ni taquínidos. Se necesita una mejor comprensión de los aspectos que pueden estar determinando este fenómeno.

Es bien sabido que los parasitoides pueden adaptarse con el tiempo a nuevos hospedadores (de Aquino et al. 2012, Abram et al. 2017), lo que eventualmente podría permitir mejorar su potencial como agentes de control biológico. Adicionalmente, hoy en día es posible aprovechar las variaciones genéticas que pueden ser explotadas mediante la selección de cepas para criar selectivamente solo aquellos individuos con las características deseadas (Kruitwagen et al. 2018). Los resultados obtenidos en este estudio brindan información preliminar sobre las asociaciones de *H. smithii* y *T. pictipennis* con *P. guildinii*, que pueden resultar útiles para la exploración de estas técnicas. Además, muchos parasitoides muestran preferencias por un determinado hospedador según las diferentes señales químicas que éstos emiten, y las experiencias adquiridas, es decir, contactos previos con el hospedador (Peri et al. 2011). Un parasitoide podría preferir la misma especie de hospedador de la cual emergió, dada la influencia del acondicionamiento preimaginal (Giunti et al. 2015). Sería interesante explorar si las hembras de ambas especies de parasitoides que emergieron a partir de *P. guildinii* (F2) exhiben mayor preferencia hacia esta especie, lo cual resultaría en un parasitoidismo más eficiente. Este aspecto es de particular interés en el caso de programas de control biológico inoculativo, en los cuales el control es ejercido no solo por los organismos liberados, sino también por su progenie (Hajek y Eilenberg 2018). Además, dado que los parasitoides también son capaces de memorizar ciertos estímulos mediante la adquisición y retención de información nueva, algunas hembras podrían mejorar su rendimiento a partir del conocimiento adquirido durante la etapa larval (Giunti et al. 2015). Esto demuestra que, en el caso de los parasitoides generalistas, nuevos hospedadores podrían ser incluidos como hospedadores aceptables si la hembra incorpora una nueva interacción en su experiencia, pudiendo ser este el caso de las especies aquí estudiadas.

Los parasitoides del estado adulto de insectos fitófagos cobran relevancia como agentes de control biológico al reducir la longevidad y la fecundidad potencial del hospedador (Liljesthröm 1993, Liljesthröm & Rabinovich 2004). El hecho de que *P. guildinii* no posea representantes de este gremio de parasitoides resulta particularmente preocupante en el contexto actual, donde se predice que los aumentos de temperatura dados por el calentamiento global podrían propiciar la expansión de esta especie hacia regiones donde todavía no se distribuye (Chen et al. 2023). El control ejercido por los parasitoides del estado adulto, combinado con el de los parasitoides oófagos, podría brindar herramientas útiles para un manejo sustentable de las poblaciones de esta chinche. Por cuestiones relacionadas a la metodología, no se llegó a evaluar el efecto que pudiese tener el parasitoidismo de *T. pictipennis* sobre *P. guildinii* en torno a la longevidad, fecundidad y fertilidad de los adultos de esta chinche, pero sí hay múltiples registros bibliográficos que

exponen el efecto benéfico del parasitoidismo de taquínidos sobre otras especies de chinches (Harris y Todd 1982, Liljesthröm 1993). En torno a *H. smithii*, se registró que las chinches que resultaron parasitoidizadas en este estudio no dejaron descendencia. Esto podría ser una consecuencia del parasitoidismo, que podría estar disminuyendo la fecundidad de las hembras. A futuro sería bueno llevar a cabo un análisis adicional de las estructuras reproductivas de las hembras de chinches parasitoidizadas, con el fin de poner a prueba esta hipótesis. Corrêa-Ferreira et al. (1998) también informaron una reducción en el potencial reproductivo de los adultos de *E. heros* parasitoidizados por *H. smithii*. Además, existen registros acerca de que las chinches parasitoidizadas por este encírtido se vuelven menos activas, y por lo tanto causan menos daño a las plantas de las que se alimentan (Nunes y Corrêa-Ferreira 2002a, 2002b). Por lo tanto, la acción combinada de los parasitoides como *H. smithii*, junto con el control biológico ejercido por los parasitoides de huevos, puede resultar muy beneficiosa. Siendo que los parasitoides de huevos evitan la emergencia de sus hospedadores, y los parasitoides de adultos contribuyen a minimizar su impacto en el cultivo al limitar el potencial reproductivo de las chinches y el daño que producen, la acción conjunta de estos dos gremios es un factor importante a tener en cuenta al desarrollar programas de manejo integrado de plagas.

En este estudio se comprobó que hembras de *H. smithii* emergidas a partir de *P. guildinii* son capaces de parasitoidizar y dejar descendencia viable, cumpliendo su ciclo de vida en un lapso similar al que tienen cuando se desarrollan sobre *D. furcatus*. Estos tiempos de desarrollo concuerdan con lo expresado por Corrêa-Ferreira et al. (1998) que reportan que *H. smithii* completa su ciclo de vida en aproximadamente 35 días cuando se desarrolla sobre *E. heros*, uno de sus hospedadores preferidos. Lamentablemente, no se ha logrado probar el desempeño de la progenie de *T. pictipennis* emergida a partir de *P. guildinii*, debido a cuestiones metodológicas. A futuro, sería bueno registrar datos sobre longevidad, fecundidad y fertilidad de este enemigo natural cuando se desarrolla sobre *P. guildinii*, para ver si este hospedador funcionaría como una trampa evolutiva para este parasitoide (es decir que el parasitoide cumple su rol como enemigo natural pero este hospedador no le permite completar su desarrollo exitosamente) (Abram et al. 2014) o si, por el contrario, es una buena alternativa en caso de que *N. viridula* no se encuentre disponible, permitiendo que el parasitoide se autoperpetúe en el ambiente.

Los síntomas de parasitoidismo registrados sobre *P. guildinii*, al ser parasitoidizada por *H. smithii*, son consistentes con reportes bibliográficos previos para otras especies de pentatómidos (Panizzi y Silva 2010). A su vez, la coloración amarillenta de *P. guildinii* también ha sido reportada por Panizzi y Slansky (1985b) cuando esta chinche es parasitoidizada por *T. pennipes*. En este estudio no resultó evidente un cambio de coloración cuando la chinche fue parasitoidizada por *T. pictipennis*, pero los síntomas descritos por Panizzi y Slansky (1985b) serían similares a lo observado cuando *P. guildinii* es parasitoidizada por *H. smithii*. Las razones de esa coloración amarillenta probablemente tengan que ver con cuestiones fisiológicas que acontecen en el cuerpo del hospedador parasitoidizado y que probablemente influyan en su metabolismo.

Quedan muchas incógnitas en torno a las interacciones de *H. smithii* con sus múltiples hospedadores potenciales. Trabajos adicionales con este parasitoide son necesarios para

comprender si algunas de estas interacciones son ocasionales y ocurren solo esporádicamente, o si son interacciones estables que podrían ser útiles en el campo del control biológico aplicado. También es crucial explorar cuán bien establecida está *H. smithii* en nuestra área de estudio. Desde que se encontró esta especie por primera vez en la temporada de cultivo de soja 2018-2019, sólo volvió a aparecer durante la temporada de verano del 2023-2024, cuando se registró la emergencia de adultos a partir de *E. meditabunda* parasitoidizada en el campo. La falta de registro por periodos prolongados de esta especie de parasitoide resulta llamativa, sobre todo porque los muestreos sobre poblaciones de pentatómidos en la zona no fueron interrumpidos en este periodo de tiempo. Corrêa-Ferreira et al. (1998) reportaron una drástica reducción en la densidad poblacional de *H. smithii* después de registrar altas tasas de parasitoidismo en el estado de Paraná (Brasil), que vincularon con la ausencia del hospedador en el campo. Como se sabe, la presencia de hospedadores alternativos es crucial para la supervivencia de los parasitoides cuando los preferidos son escasos o no están disponibles en el campo. Los resultados obtenidos en este trabajo indican que *P. guildinii* puede ser una buena alternativa para *H. smithii*, y por lo tanto contribuir a la persistencia del parasitoide en el campo mientras su hospedador preferido es escaso. Esto podría representar una alternativa útil en el marco del control biológico por conservación.

A pesar de que en estos experimentos ambas especies de parasitoides localizaron y aceptaron a los adultos de *P. guildinii* como hospedadores, es importante considerar que las unidades experimentales utilizadas solo representan un microcosmos en el cual los parasitoides están en cercanía con la chinche. En el campo, el parasitoide necesita explorar una variedad de señales para ser guiado hacia el hospedador. Éstas incluyen estímulos químicos y visuales que el parasitoide debe explorar de manera eficiente, al mismo tiempo que enfrenta otros factores abióticos y bióticos. Sin duda, estudios adicionales del comportamiento de ambas especies, en condiciones de semicampo podrían ser útiles para explicar las bajas tasas de encuentro entre estos parasitoides y *P. guildinii* en condiciones naturales. En estas interacciones, dado que cada hospedador parasitoidizado muere posteriormente a la emergencia del parasitoide, la eficiencia de búsqueda de hospedadores y el potencial de retención de los mismos, son cruciales para la dinámica poblacional hospedador-parasitoide y, por lo tanto, para el control biológico ejercido (Godfray, 1994).

Aunque el control químico de plagas es la estrategia de manejo predominante en la Argentina y otros países de Sudamérica, este método no es muy efectivo en lo que respecta a las chinches de la familia Pentatomidae (Sosa-Gómez et al. 2020). Como se ha mencionado anteriormente, *P. guildinii* es más resistente a algunos pesticidas que otras chinches del complejo de soja (Temple et al. 2013) y por lo tanto es importante la búsqueda de alternativas para controlar esta plaga que favorezcan la persistencia de enemigos naturales espontáneos en el ambiente. El control biológico es una opción prometedora a futuro, aunque todavía no sea ampliamente adoptado en nuestra región, en parte porque su alto potencial generalmente es subestimado (Zerbino y Panizzi, 2019).

En el caso de parasitoides generalistas como *H. smithii* (Turchen et al. 2015), es posible que exista una mejor capacidad para adaptarse a hospedadores no preferidos, si se lo compara con aquellos considerados especialistas. No obstante, la interacción de *H. smithii*

con sus hospedadores conocidos y potenciales aún no se comprende profundamente. A su vez, las interacciones entre parasitoides taquínidos y sus hospedadores también se encuentran altamente sub-estudiadas para muchas especies del grupo (Dindo y Grenier 2023, Cingolani et al. 2025). Tanto la búsqueda de un determinado hospedador como su utilización son fenómenos dinámicos que se encuentran sujetos a procesos de selección natural (Stireman y Shaw 2022) y por lo tanto, su estudio resulta complejo. El rango de hospedadores de una especie puede ampliarse o reducirse con el tiempo, de acuerdo con los procesos de selección imperantes (Stireman 2005, Shaw 2002). Sin dudas, evaluarlo no es una tarea sencilla ya que requiere realizar muestreos de todos los posibles hospedadores, teniendo en cuenta que los rangos de hospedadores pueden variar geográficamente y que algunos de esos hospedadores pueden no ser viables, sino simplemente representar asociaciones ocasionales (Stireman y Shawn 2022). Se necesitan más estudios de laboratorio y de campo, no sólo centrados en cultivos donde están presentes las plagas, sino también en la vegetación espontánea que rodea los campos. Dicha vegetación podría proporcionar hospedadores alternativos para el parasitoide, además de fuentes de alimento y refugio para los parasitoides adultos. En este sentido, la evaluación de estrategias que promuevan la conservación de poblaciones naturales de parasitoides es esencial para mejorar la supresión de plagas, un servicio ecosistémico valioso.

El estudio de nuevas asociaciones entre plagas y sus enemigos naturales, si bien puede ser difícil, resulta importante desde un punto de vista aplicado, ya que las nuevas asociaciones cuentan con ventajas propias que muchas interacciones bien establecidas y moldeadas por fenómenos coevolutivos ya no poseen (Pimentel 1963). Por ejemplo, los procesos de coevolución pueden favorecer el establecimiento de un equilibrio fisiológico desventajoso para la eficiencia del parasitoide. Según Hokkanen y Pimentel (1984) muchas veces los programas de control biológico basados en interacciones recientes tienen mayores probabilidades de éxito. Es por ello que se debe seguir ahondando en investigar los rangos de hospedadores de las especies de parasitoides presentes en este capítulo.

- Consideraciones finales -

La agricultura es la actividad económica que se encarga de cultivar la tierra y criar animales siendo fundamental para la producción de alimentos. En la Argentina esta actividad tiene un rol preponderante en la economía del país. Luego de la revolución verde, el aumento masivo de la productividad de los cultivos se ha vuelto el eje principal en torno al que giran las actividades agrícolas, por lo que problemas asociados a la simplificación y contaminación de los agroecosistemas se han vuelto secundarios siempre que la productividad del cultivo sea alta (Carrasco et al. 2012). El modelo productivo actual es responsable de importantes problemas tanto de índole ambiental como social. El incremento en el uso de agroquímicos que se ha producido en las últimas décadas, con el fin de suprimir los potenciales insectos plaga de diversos cultivos, es uno de ellos. La aplicación desmedida de agroquímicos es la forma de control más habitual para muchas de las producciones de nuestro país, debido a que ofrece una “solución” a corto plazo, los productos químicos son de fácil acceso, y no es necesaria una mirada integral del agroecosistema para implementar este tipo de control.

La necesidad de cultivos altamente productivos, sin pérdidas de rendimiento, es un paradigma que se encuentra tan fuertemente arraigado en el modelo productivo convencional que muchas veces el control químico se realiza sin siquiera efectuar monitoreos previos ni considerar los niveles poblacionales de los fitófagos ni los umbrales de daño económico asociados (Schneider et al. 2020, Alonso 2024). Además, la acumulación en el ambiente de estas sustancias contaminantes tiene efectos adversos para la salud humana y para la biodiversidad en general (Mac Loughlin et al. 2017).

Este problema se encuentra asociado a la idea de que los fitófagos en general deben ser erradicados de los cultivos a fin de maximizar la producción y evitar pérdidas.

Este enfoque reduccionista e insumo-dependiente no sólo se asocia con pérdidas de servicios ecosistémicos y problemas de contaminación, sino que existen también consecuencias sociales y económicas para muchos de los productores (Blandi et al. 2009). Muchos de ellos viven en situaciones precarias donde ponen en riesgo su salud, así como también la de los consumidores al no utilizar correctamente herbicidas y plaguicidas (Mc Loughlin et al. 2018, Baldini 2020). Según Landini et al. (2019) la problemática en torno al uso de agroquímicos no solo se basa en que los mismos suelen aplicarse de manera inadecuada e insegura, sino que, en la mayoría de los casos, también se adquieren y se almacenan de forma insegura, generando graves riesgos para la salud.

En América Latina la situación resulta particularmente preocupante debido al uso irresponsable de estas sustancias, muchas de las cuales se encuentran prohibidas en otras partes del mundo, por ser consideradas peligrosas tanto para el medioambiente como para la salud humana (Sarandón y Flores 2014). Particularmente en la Argentina, la producción hortícola está destinada mayormente al abastecimiento del mercado interno, siendo bajo el porcentaje que se exporta (Fernández Lozano 2012) por lo que los alimentos contaminados con agrotóxicos impactan directamente sobre la salud humana de la población de nuestro país.

El control de chinches es efectuado principalmente mediante el uso de estos compuestos químicos, muchas veces de amplio espectro, lo cual genera un efecto negativo no sólo en los organismos blanco, sino en otras especies del agroecosistema. Una alternativa al uso excesivo de agroquímicos es el control ejercido por los enemigos naturales de las plagas, como depredadores, parasitoides y patógenos, que muchas veces se encuentran espontáneamente en el agroecosistema, pero su acción también se ve afectada por los agrotóxicos. Por ejemplo, se ha reportado previamente que la reducción en el uso de pesticidas permite un aumento considerable del control natural ejercido por el parasitoide *Lixophaga puscolulo* (Diptera: Tachinidae) sobre el perforador del fruto del tomate *Neoleucinodes elegantalis* (Lepidoptera: Crambidae) (Díaz Montilla and Kondo 2024).

Debido a que desde una perspectiva ecológica tanto las plagas como sus enemigos naturales resultan componentes del agroecosistema, para aplicar estrategias de MIP tales como el control biológico, es necesario un abordaje sistémico, que requiere del estudio de las interacciones entre las especies presentes (Sarandón y Flores 2014), así como estudios propios de la biología y ecología tanto de las plagas como de sus enemigos naturales. La necesidad de dichos estudios, previos a la aplicación de este tipo de técnicas, conlleva tiempo y los resultados pueden no ser inmediatos. Esto suele generar, aún hoy en día, cierta reticencia ante los sectores productivos. Sin embargo, los beneficios para la salud humana, ecosistémica, el bajo costo de producción y la posibilidad de una solución a largo plazo, son algunos de los indudables beneficios que el MIP tiene para ofrecer (Sarandón y Flores 2014). El presente trabajo ha contribuido al conocimiento de las interacciones entre hemípteros de la familia Pentatomidae y algunos de sus enemigos naturales, tanto en condiciones de campo como en laboratorio.

Particularmente, se ha ampliado el conocimiento sobre las relaciones que ocurren naturalmente en el campo entre diferentes dípteros parasitoides de la familia Tachinidae y algunas de las chinches mayormente encontradas en el CHP, como *Nezara viridula* y *Edessa meditabunda*. Particularmente pareciera que la matriz de paisaje en la que se inserta cada predio productivo tiene un efecto sobre la presencia de hemípteros plaga y sus parasitoides. En esta línea, a mayor simplificación de la matriz, mayor es la presencia de estas plagas sobre los cultivos. Si bien existen muchas investigaciones acerca de los hemípteros de la familia Pentatomidae, en la mayoría de ellas suele estudiárselos sobre cultivos extensivos como soja o algodón. Esta es una de las primeras investigaciones que busca ampliar el conocimiento que se tiene de este grupo de chinches como plagas hortícolas en el CHP. Se ha logrado registrar la presencia de 6 especies distintas de parasitoides de la familia Tachinidae que tienen potencial como agentes de control biológico de estas plagas. Futuros estudios con estas especies podrían contribuir al diseño y a la implementación de programas de control biológico aplicado, sobre todo por conservación. En este sentido, el conocimiento de las interacciones entre los tres niveles tróficos en la región debe continuar ampliándose.

En particular se destacan los resultados obtenidos en esta tesis en torno a la interacción entre *Neobrachelia edessae* y *E. meditabunda*, descubierta hace varias décadas atrás, pero sin más información disponible hasta el momento más que el nombre y la descripción morfológica del parasitoide. Aquí se han explorado los tiempos de desarrollo y factores que los influyen. Se ha evaluado el desempeño del parasitoide en laboratorio y los efectos que tiene el parasitoidismo sobre los hospedadores, revelando una disminución

tanto de la longevidad, como de la fecundidad y fertilidad de chinches. También se ha registrado la influencia del superparasitoidismo sobre los tiempos de desarrollo preimaginales del parasitoide. Ha quedado demostrado el buen potencial que posee *N. edessae* como antagonista de *E. meditabunda*, ya que este enemigo natural afecta tanto la generación de las chinches que parasitoidiza, como la generación siguiente.

En este trabajo, se ha confirmado que dos especies de parasitoides *Trichopoda pictipennis* y *Hexacladia smithii* podrían potencialmente utilizar a *Piezodorus guildinii* como hospedador, dado que ambas lograron completar sus ciclos vitales sobre ella. Se encontró que la edad de la hembra de *T. pictipennis* influyó en su decisión de aceptar a este hospedador. Las hembras de edad avanzada tuvieron un buen desempeño sobre este hospedador, similar al registrado sobre su hospedador preferido *N. viridula*. Sin embargo, la descendencia desarrollada sobre *P. guildinii* resultó ser de menor tamaño que aquella que se desarrolló sobre *N. viridula*. Por su parte, *H. smithii* cuyo hospedador preferido es *Diceraeus furcatus*, también mostró un buen desempeño sobre *P. guildinii*, un hospedador alternativo. Esto demuestra que ambos parasitoides podrían aportar al control de esta chinche que no es atacada espontáneamente a campo por parasitoides del estado adulto, cubriendo ese nicho vacante. El potencial establecimiento de estas interacciones aportaría una herramienta más para el control de este fitófago que actualmente representa una problemática importante en varios cultivos. Los fenómenos coevolutivos se desarrollan muy lentamente desde la perspectiva humana, y aquellos que operan en las relaciones parasitoide-hospedador no son la excepción. La presencia de hospedadores alternativos puede ser perjudicial o ventajosa, dependiendo de si el hospedador funciona o no como una trampa evolutiva. A su vez, la estabilidad de estas interacciones es variable, y muchas de ellas no son más que ocasionales. Explorarlas nos permite descubrir qué tanto potencial poseen.

Quedan interrogantes en torno a los comportamientos de cópula de los parasitoides aquí trabajados, y sus hábitos alimenticios, tanto en condiciones de laboratorio como de campo. Este último punto debe estudiarse en profundidad debido no solamente a su rol como controladores biológicos sino también debido al importante papel que pueden desarrollar los taquínidos como polinizadores en el campo, ofreciendo un servicio ecosistémico adicional. Esto también es relevante para el mejoramiento y escalamiento de la cría de estos enemigos naturales en condiciones de laboratorio.

Las dinámicas poblacionales de las chinches, así como las de otros organismos son fluctuantes a lo largo del tiempo en función de factores bióticos y abióticos. Las distintas especies de chinches plaga representan un recurso para el complejo de enemigos naturales presentes espontáneamente en los agroecosistemas y su disponibilidad garantiza la persistencia de sus antagonistas en el mismo. Las variaciones en las poblaciones tanto de los fitófagos como de los parasitoides que los atacan permiten que se perpetúe el equilibrio ecosistémico. Estas fluctuaciones estabilizan ciertas interacciones y a su vez posibilitan el establecimiento de otras nuevas. En consecuencia, la complejización de los agroecosistemas contribuye al equilibrio ecosistémico brindando estabilidad a las interacciones tritróficas, y por lo tanto ejerciendo un efecto positivo sobre el control biológico.

Referencias

- Abram, P. K., Garipey, T. D., Boivin, G., & Brodeur, J. (2014). An invasive stink bug as an evolutionary trap for an indigenous egg parasitoid. *Biological Invasions*, 16(7), 1387-1395. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0576-y>
- Abram, P. K., Hoelmer, K. A., Acebes-Doria, A., Andrews, H., Beers, E. H., Bergh, J. C., Bessin, R., Biddinger, D., Botch, P., Buffington, M. L., Cornelius, M. L., Costi, E., Delfosse, E. S., Dieckhoff, C., Dobson, R., Donais, Z., Grieshop, M., Hamilton, G., Haye, T., ... Wiman, N. G. (2017). Indigenous arthropod natural enemies of the invasive brown marmorated stink bug in North America and Europe. *Journal of Pest Science*, 90(4), 1009-1020. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0891-7>
- Adamo, S. A., Robert, D., Perez, J., & Hoy, R. R. (1995). The response of an insect parasitoid, *Ormia ochracea* (Tachinidae), to the uncertainty of larval success during infestation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(2), 111-118. <https://doi.org/10.1007/BF00170716>
- Ademokoya, B., Athey, K., & Ruberson, J. (2022). Natural enemies and biological control of stink bugs (Hemiptera: Heteroptera) in north america. *Insects*, 13(10), 932. <https://doi.org/10.3390/insects13100932>
- Adey, W. H., & Kangas, P. C. (2008). Greenhouses, microcosms, and mesocosms. En *Encyclopedia of Ecology* (pp. 1782-1796). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00343-8>
- Agostinetto, A., Panizzi, A.R., & Lucini, T. (2018). Monthly parasitism rate by tachinid flies and egg allocation on the body of *Dichelops furcatus*. *Florida Entomologist* 101: 91–96.
- Agresti, A. (2013). *Categorical data analysis* (Third edition). Wiley-Interscience.
- Allen, G. R., & Hunt, J. (2001). Larval Competition, Adult Fitness, and Reproductive Strategies in the Acoustically Orienting *Ormiine Homotrixa alleni* (Diptera: Tachinidae). *Journal of Insect Behavior*, 14(3), 283-297. <https://doi.org/10.1023/A:1011136310683>
- Alonso, M. (2024). Dispersión de los agentes de control biológico de plagas, *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) y *Orius insidiosus* (Hemiptera: anthocoridae), en el cultivo de frutilla [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/167560>
- Altieri, M. A., & Letourneau, D. K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*, 1(4), 405-430. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(82\)90023-0](https://doi.org/10.1016/0261-2194(82)90023-0)
- Altieri, M. A., & Toledo, V. M. (2011). The agroecological revolution in Latin America: Rescuing nature, ensuring food sovereignty and empowering peasants. *Journal of Peasant Studies*, 38(3), 587-612. <https://doi.org/10.1080/03066150.2011.582947>
- Andrada, N. F. (2021). Territorio y estructura productiva del sector hortícola en el cinturón hortícola platense: Una mirada desde la utilización de insumos industriales.

Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación.
<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/217916>

Antonino, P., La Porta, N. C., & Avalos, D. S. (1996). Importancia de las plantas hospederas en la dinámica poblacional de *Nezara viridula* (L.), plaga de soja. *AgriScientia*, 13, 13-23. <https://doi.org/10.31047/1668.298x.v13.n0.2478>

Aragón, J., Molinari, A., & Lorenzatti, S. (1997). Manejo integrado de plagas, p: 247-288. En: Giorda, L. & H. Baigorri (eds.). *El cultivo de la soja en Argentina*. INTA Centro Regional Córdoba

Araújo, V. A., Bacca, T., & Dias, L. G. (2020). Anatomy of male and female reproductive organs of stink bugs pests (Pentatomidae: Heteroptera) from soybean and rice crops. *Biota Neotropica*, 20(4), e20201045. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2020-1045>

Arnqvist, G., & Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: Multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60(2), 145-164. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1446>

Askew, R.R., & Shaw, M.R. (1986). Parasitoid communities: their size, structure and development. En: Waage, F. & Greathead, D. (eds.): *Insect Parasitoids Symposium of the Royal Entomological Society* 13. Academic Press, U.K., Chapter pagination: 225–271.

Aya, V. M., Montoya-Lerma, J., Echeverri-Rubiano, C., Michaud, J. P., & Vargas, G. (2019). Host resistance to two parasitoids (Diptera: Tachinidae) helps explain a regional outbreak of novel *Diatraea* spp. stem borers (Lepidoptera: crambidae) in Colombia sugarcane. *Biological Control*, 129, 18-23. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.11.009>

Baldini, C. (2020). *Territorio en movimiento: Las transformaciones territoriales del Cinturón Hortícola Platense en los últimos 30 años* [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/90102>

Barakat, M. C., Aquino, D. A., & Cingolani, M. F. (2022a). Potential of *Hexacladia smithii* (Hymenoptera: Encyrtidae) to parasitize *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) adults—CONICET. *Bulletin of insectology*, 75 (2): 177-182.

Barakat, M. C., Liljesthröm, G. G., & Cingolani, M. F. (2022b). The tachinid parasitoids of the adult stage of phytophagous stink bugs: a vacant niche in *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae). *Actas del 6th International Symposium on Biological Control of Arthropods (ISBCA)*, Recuperado 30 de marzo de 2025, de https://www.researchgate.net/publication/359176553_Proceedings_of_the_6th_International_Symposium_on_Biological_Control_of_Arthropods_ISBCA

Barakat, M. C., Díaz, S. P., Dios, R., & Cingolani, M. F. (2023). *Actas del 7IEIC - Biology of the parasitoid fly Neobrachelia edessae* (Diptera: Tachinidae) on *Edessa meditabunda* (Hemiptera: Pentatomidae)—CONICET. <https://bicyt.conicet.gov.ar/fichas/produccion/en/11727425>

- Barbosa, P., & Berney, B. (1998). The influence of plants on insect parasitoids: implications for conservation biological control. In: Barbosa, P. (Ed.), Conservation biological control. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-078147-8.X5045-2>
- Beckers, O. M. (2022). Parasitism of the katydid *Neoconocephalus triops* (Orthoptera: Tettigoniidae) by the tachinid flies *Ormia lineifrons* and *Neomintho* sp. (Diptera: Tachinidae). Florida Entomologist, 105(2), 133-136.
- Bercellini, N., & Malacalza, L. (1994) Plagas y depredadores en soja en el noroeste de la Provincia de Buenos Aires (Arg.). Turrialba, 44, 244-254.
- Bernasconi, C., Demetrio, P. M., Alonso, L. L., Mac Loughlin, T. M., Cerdá, E., Sarandón, S. J., & Marino, D. J. (2021). Evidence for soil pesticide contamination of an agroecological farm from a neighboring chemical-based production system. Agriculture, Ecosystems & Environment, 313, 107341. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107341>
- Berrigan, D. (1991). The allometry of egg size and number in insects. Oikos 60: 313–321
- Bianchi, E., Añón, M.C., Pagano, E., Piñeiro, M., Szpak, C., Trigo, E., & Vaudagna, S. (2017). Food and Nutrition Security in Argentina. In: Challenges and opportunities for food and nutrition security in the americas: The view of the academies of sciences. IANAS. Recuperado 30 de enero de 2025, de <https://ianas.org/food-and-nutrition-security-publications/>
- Bimboni, H. (1977). Daños producidos en soja por diferentes densidades de población de chinche verde (*Nezara viridula*). En Actas V Reunión Técnica Nacional de Soja. Miramar. Argentina.
- Blandi, M. L., Gargoloff, N. A., Flores, C. C., & Sarandón, S. J. (2009). Análisis de la sustentabilidad de la producción hortícola bajo invernáculo en la Zona de La Plata, Argentina. Cuadernos de Agroecología, 4, n.º 2. Recuperado 10 de enero de 2025, de <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/129285>
- Blandi, M. (2016). Tecnología del invernáculo en el Cinturón Hortícola Platense: análisis de la sustentabilidad y los factores que condicionan su adopción por parte de los productores. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. 303 pp. Recuperado 16 de abril de 2025 de <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/52015>
- Blandi, M. L., Cavalcante, M. S., Gargoloff, N. A., & Sarandón, S. J. (2016). Prácticas, conocimientos y percepciones que dificultan la conservación de la agrobiodiversidad. El caso del Cinturón Hortícola Platense, Argentina. *Cuadernos de Desarrollo Rural*, 13(78), 97. <https://doi.org/10.11144/Javeriana.cdr13-78.pcpd>
- Blaschke, J.D., Stireman, J.O., III, O'Hara, J.E., Cerretti, P., & Moulton, J.K. (2018). Molecular phylogenetics and piercer evolution in the bug-killing flies (Diptera: Tachinidae: Phasiinae). Syst Entomol, 43: 218-238. <https://doi.org/10.1111/syen.12272>

Bollati, L. V., Bertolaccini, I., Curis, M. C., & Marchesini, G. R. (2018). Selectividad del parasitoide *Hexacladia smithii* (Hymenoptera: Encyrtidae) hacia individuos de chinches (Hemiptera: Pentatomidae) plagas de soja. *Acta Zoológica Lilloana*, 62: 109-112.

Brodeur, J., & Vet, L. E. M. (1995). Relationships between parasitoid host range and host defence: A comparative study of egg encapsulation in two related parasitoid species. *Physiological Entomology*, 20(1), 7-12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1995.tb00794.x>

Brodeur, J., & Boivin, G. (2004). Functional ecology of immature parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 49(1), 27-49. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061703.153618>

Bundy, C. S., Esquivel, J. F., Panizzi, A. R., Eger, J. E., Davis, J. A., & Jones, W. A. (2018). *Piezodorus guildinii* (Westwood). En *Invasive Stink Bugs and Related Species* (Pentatomoidea). CRC Press.

Buschman, L. L., & Whitcomb, W. H. (1980). Parasites of *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) and other hemiptera in florida. *The Florida Entomologist*, 63(1), 154. <https://doi.org/10.2307/3494669>

Cabrera, A.L., & Willink, A. (1973). Biogeografía de América Latina. Monografía de la OEA, Serie Biología, número 13. Washington, D.C.

Carneiro, E.M., Cuzzi, C., Link, S., Vilani, A., Sartori, C., & Onofre, S.B. (2010). Entomofauna Asociada À Cultura Da Soja (*Glycine max* (L.) Merrill) (Fabaceae) Conduzida Em Sistema Orgânico. *Revista em Agronegócio e Meio Ambiente*, 3.

Caron, V., Myers, J. H., & Gillespie, D. R. (2010). The failure to discriminate: Superparasitism of *Trichoplusia ni* Hübner by a generalist tachinid parasitoid. *Bulletin of Entomological Research*, 100(3), 255-261. <https://doi.org/10.1017/S0007485309990198>

Carrasco, A. E., Sánchez, N. E., & Tamagno, L. E. (2012). Modelo agrícola e impacto socioambiental en la Argentina: Monocultivo y agronegocios. Asociación de Universidades Grupo Montevideo y Universidad Nacional de La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/24722>

Castagnino, A. M., Belén Rosini, M., & Benson, S. (2011). Horticulture in Argentina: A productive alternative with great potential. *Italian Journal of Agronomy*, 6(4), e37. <https://doi.org/10.4081/ija.2011.e37>

Castagnino, A. M., Díaz, K., Fernandez Lozano, J., Guisolis, A. P., Liverotti, O., Rosini, M. B., & Sasale, S. (2020). Panorama del sector hortícola argentino: 1. Caracterización y prioridades de la horticultura nacional. Recuperado 26 de diciembre de 2024, de <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/117288>

Censo Nacional Agropecuario (2021). Instituto Nacional de estadística y censos (INDEC), República Argentina, abril 2021. Recuperado 14 de enero de 2025, de <https://www.indec.gov.ar/indec/web/Nivel4-Tema-3-8-87>.

Chen, J., Jiang, K., Wang, S., Li, Y., Zhang, Y., Tang, Z., & Bu, W. (2023). Climate change impacts on the potential worldwide distribution of the soybean pest, *Piezodorus*

guildinii (Hemiptera: Pentatomidae). Journal of Economic Entomology, 116(3), 761-770. <https://doi.org/10.1093/jee/toad058>

Cingolani, M.F. (2012). Parasitismo de huevos de *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) por *Trissolcus basal* y *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) en el noreste de la provincia de Buenos Aires. [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/55187>

Cingolani, M. F., Greco, N. M., & Liljestrom, G. G. (2014) a. Egg parasitism of *Piezodorus guildinii* and *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in soybean, alfalfa and red clover. Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNCuyo, 46: 15-27. Recuperado 11 de enero de 2025, de https://revista.fca.uncu.edu.ar/images/stories/pdfs/2014-01/Cp02_Cingolani.pdf

Cingolani, M. F., Greco, N. M., & Liljeström, G. G. (2014) b. Effect of *Telenomus podisi*, *Trissolcus urichi*, and *Trissolcus basal* (Hymenoptera: Platygasteridae) age on attack of *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: pentatomidae) Eggs. Environmental Entomology, 43(2), 377-383. <https://doi.org/10.1603/EN13250>

Cingolani, M. F., Barakat, M. C., Liljeström, G. G., & Colazza, S. (2019). Foraging behavior of two egg parasitoids exploiting chemical cues from the stink bug *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae). Anais da Academia Brasileira de Ciências, 91(3), e20180597. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180597>

Cingolani, M. F., Barakat, M. C., Cerretti, P., Chirinos, D. T., Ferrer, F., Gaviria Vega, J., Grenier, S., Kondo, T., Pape, T., Plowes, R., Salas, J., Vargas, G., Whitmore, D., & Dindo, M. L. (2025). Dipteran parasitoids as biocontrol agents. BioControl. <https://doi.org/10.1007/s10526-025-10317-1>

Cloyd, R. (2012). Indirect effects of pesticides on natural enemies. En R. P. Soundararajan (Ed.), Pesticides—Advances in Chemical and Botanical Pesticides. InTech. <https://doi.org/10.5772/48649>

Colinet, H., Boivin, G., & Hance, T. (2007). Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: Fitness consequences. Oecologia, 152(3), 425-433. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0674-6>

Conti, E., Avila, G., Barratt, B., Cingolani, F., Colazza, S., Guarino, S., Hoelmer, K., Laumann, R.A., Maistrello, L., Martel, G., Peri, E., Rodriguez-Saona, C., Rondoni, G., Rostás, M., Roversi, P.F., Sforza, R.F.H., Tavella, L., & Wajnberg, E. (2021), Biological control of invasive stink bugs: review of global state and future prospects. Entomol Exp Appl, 169: 28-51. <https://doi.org/10.1111/eea.12967>

Corrêa-Ferreira, B. S., & Moscardi, F. (1995). Seasonal occurrence and host spectrum of egg parasitoids associated with soybean stink bugs. Biological Control, 5(2), 196-202. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1024>

Corrêa-Ferreira, B. S., Nunes, M. C., & Ugucioni, L. D. (1998). Levantamento do complexo de parasitoides em adultos de percevejos da soja.- Resultados de Pesquisa Embrapa Soja 1997, 118: 70-71.

Corrêa-Ferreira, B.S., & Panizzi, A.R. (1999). Percevejos da soja e seu manejo. Londrina: EMBRAPA-CNPSo. Circular Técnica 24, 45 pág.

Cuezzo, F., & Fidalgo, P. (1997). *Hexacladia smithii* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae): a new record for Argentina and two new pentatomid hosts recorded, *Antiteuchus variolosus* Westwood and *Edessa meditabunda* F. (Hemiptera: Pentatomidae). *Entomologist* 116(1): 11-14

Cutler, G. C., Garipey, T. D., De Silva, E. C. A., & Hillier, N. K. (2015). High rates of parasitism of blueberry spanworm (Lepidoptera: Geometridae) by Ichneumonidae and Tachinidae in commercial lowbush blueberry fields. *Journal of Pest Science*, 88(2), 219-223. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0650-6>

Davidowitz, G., D'Amico, Louis J., & Nijhout, H. F. (2004). The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size. *Evolutionary Ecology Research*, 6(1), 49-62. Recuperado 30 de enero de 2025, de <https://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v06/1643.html>

de Aquino, M. F. S., Dias, A. M., Borges, M., Moraes, M. C. B., & Laumann, R. A. (2012). Influence of visual cues on host-searching and learning behaviour of the egg parasitoids *Telenomus podisi* and *Trissolcus basalus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 145(2), 162-174. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01325.x>

de Aquino, M. F. S. (2016). Interações de percevejos e parasitoides de adultos no sistema de cultura da soja. Ph.D. dissertation, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brazil.

de Aquino, M. F. S., Sujii, E., Moraes, M.C.B., Borges, M., & Laumann, R.A. (2020). Diversidade e incidência de parasitoides de percevejos adultos na cultura da soja e sua relação com o uso de inseticidas. *Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 364: 24 pp.

Dellapé, G., Rider, D. A., & Dellapé, P. M. (2015). Notes on distributions for Argentinean Pentatomidae (Heteroptera: Pentatomoidea), with new records in the country. *Revista Brasileira de Entomologia*, 59(3), 169-176. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.06.001>

Dellapé, G. (2021). An update of the distribution of the stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) from Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 80(1), 23-32. <https://doi.org/10.25085/rsea.800103>

Dellapé, P. M., Melo, M. C., Dellapé, G. & Olivera, L. (2025). Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera) species from Argentina and Uruguay. Recuperado 14 de abril de 2025 de <https://biodar.unlp.edu.ar/pentatomomorpha/>

Depieri, R., & Panizzi, A. (2011). Duration of feeding and superficial and in-depth damage to soybean seed by selected species of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*, 40(2), 197-203. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000200007>

Díaz Montilla, A. E., & Kondo, T. (2024). Biological control of *Neoleucinodes elegantalis* (Guenée) (Lepidoptera: Crambidae): A comprehensive review of IPM strategies for

Andean solanaceous crops. *Biological Control*, 199, 105654.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105654>

Dindo, M. L., Marchetti, E., & Baronio, P. (2007). In vitro rearing of the parasitoid *Exorista larvarum* (Diptera: Tachinidae) from eggs laid out of host. *J. Econ. Entomol.* 100: 26–30.

Dindo, M. L., Rezaei, M., & De Clercq, P. (2019). Improvements in the rearing of the tachinid parasitoid *Exorista larvarum* (Diptera: Tachinidae): influence of adult food on female longevity and reproduction capacity. *Journal of Insect Science*, 19(2).
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iey122>

Dindo, M. L., & Grenier, S. (2023). Production of dipteran parasitoids. *En Mass Production of Beneficial Organisms* (pp. 71-100). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822106-8.00003-8>

Dios, R. V. P., & Nihei, S.S. (2017). Taxonomic revision of the Neotropical genus *Ectophasiopsis* Townsend, 1915 (Diptera: Tachinidae: Phasiinae). *European Journal of Taxonomy* 334: 1–27. <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.334>

Dios, R. V. P., & Nihei, S. S. (2020). Taxonomic revision of the genus *Trichopoda* Berthold, 1827 (Diptera: Tachinidae: phasiinae), with emphasis on the Neotropical fauna. *Zootaxa*, 4870(1). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4870.1.1>

Dios, R.V. P., Ziegler, J., & Zeegers, T. (2021). The American genus *Trichopoda* (Diptera: Tachinidae) in Europe decades of a misidentified invasive species. *Contributions to Entomology* [Beiträge zur Entomology] 71: 221-225.
<https://dx.doi.org/10.21248/contr.entomol.71.2.221-225>

Dios, R.V. P. (2024). Bug-killing flies (Tachinidae: Phasiinae) in biological control: overcoming taxonomic problems as a starting point. *The tachinid Times* 37: 47-50. Recuperado 30 de febrero de 2025, de:
<https://www.uoguelph.ca/nadsfly/Tach/WorldTachs/TTimes/Tach37.html>

Du Merle, P. (1966) Modele de cage permettant d'obtenir la ponte d'un diptère Bombyliidae, *Villa quinquefasciata* Wied. apud Meig. *Entomophaga*, 11, 325–330.

Duncan, M. W. (2017). Determinants of host use in tachinid parasitoids (Diptera: Tachinidae) of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) in Southwest Ohio [Master's thesis, Wright State University]. OhioLINK Electronic Theses and Dissertations Center. Recuperado 6 de enero de 2025, de
http://rave.ohiolink.edu/etdc/view?acc_num=wright1495723449203563

Edelstein, J., Grillo, M., Trumper, E., & Fava, F. (2008) Estructura del paisaje agrícola y abundancia de *Nezara viridula* y *Piezodorus guildinii*. En: Trumper E y J Edelstein (eds.). Chinchas fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo. Ediciones INTA. Manfredi. Pág. 97-106.

- Ehler, L. E. (1998). Conservation biological control: past, present, and future. En: Barbosa, P. (Ed.), *Conservation biological control*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-078147-8.X5045-2>
- Esquivel, J. F., Medrano, E. G., & Bell, A. A. (2010). Southern green stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) as vectors of pathogens affecting cotton bolls — a brief review. *Southwestern Entomologist*, 35(3), 457-461. <https://doi.org/10.3958/059.035.0332>
- Faraway, J. J. (2016). Extending the linear model with r: Generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models, second edition. Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315382722>
- Feener Jr, D. H., & Brown, B. V. (1997). Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 42(1), 73-97. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.73>
- Fernández Lozano, J. (2012). La producción de hortalizas en Argentina. (Caracterización del sector y zonas de producción) Corporación del mercado central de Buenos Aires, 29. Informe técnico. Recuperado 29 de noviembre de 2024, de http://www.central-servicios.com.ar/cmcba/zipotecnicas/la_produccion_de_hortalizas_en_argentina
- Fernández, C. A., Punschke, E. L., Cingolani, M. F., Carrizo, A. P., Barakat, M. C., De Vilhena Perez Dios, R., Blengino, F., Huarte, F., & Montero, G. A. (2024). Tachinids in conservation biological control of phytophagous Pentatomidae. *BioControl*, 69(5), 539-550. <https://doi.org/10.1007/s10526-024-10282-1>
- Francati, S., Dimattia, B.G., & Martini, A. (2019). Acceptance and suitability of *Nezara viridula* nymphs as hosts for *Trichopoda pennipes*. *Bull. Insectol* 72, 55-60.
- Galileo, M. H. M., & Heinrichs, E. A. (1979). Danos causados a soja em diferentes níveis e épocas de infestacao durante o crescimento. *Pesq. Agropec. Brasil*. 14: 279-282.
- Gamboa, S. B., & Fernández Acevedo, V. (2020). Guía de cultivos protegidos, aula virtual—FCAYF. Recuperado 27 de marzo de 2025, de <https://aulavirtual.agro.unlp.edu.ar/mod/folder/view.php?id=39038>
- Gamundi, J.C. & Sosa, M.A. (2008). Caracterización de daños de chinches en soja y criterios para la toma de decisiones de manejo. En: Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo. Trumper, E.V. & Edelstein, J.D. (Eds.). Ediciones INTA, Manfredi.
- García, M. (2012). Análisis de las transformaciones de la estructura agraria hortícola platense en los últimos 20 años [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/18122>
- Giunti, G., Canale, A., Messing, R. H., Donati, E., Stefanini, C., Michaud, J. P., & Benelli, G. (2015). Parasitoid learning: Current knowledge and implications for biological control. *Biological Control*, 90, 208-219. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.007>

- Godfray, H. C. J., Partridge, L., & Harvey, P. H. (1991). Clutch size. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 409-429. Recuperado 10 de marzo de 2025, de <https://www.jstor.org/stable/2097268>
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology* (Vol. 67). Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvs32rmp>
- Golin, V., Loíacono, M. S., Margaría, C. B., & Aquino, D. A. (2011). Natural incidence of egg parasitoids of *Edessa mediatubunda* (F.) (Hemiptera: Pentatomidae) on *Crotalaria spectabilis* in campo novo do parecis, mt, brazil. *Neotropical Entomology*, 40, 617-618. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000500015>
- Grazia, J., & Schwertner, C. F. (2024). Soybean stink bugs: Updates on classification, taxonomy, and distribution. En A. F. Bueno & A. R. Panizzi (Eds.), *Stink Bugs (Hemiptera: Pentatomidae) Research and Management* (Vol. 9, pp. 1-28). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-69742-5_1
- Greco, N. M., Rocca, M., Cédola, C., Salas Gervasio, N. G., Cingolani, M. F., Luna, M. G., Dellapé, G., Aquino, D. A., Díaz Lucas, M. F., Gibelli, E., Peñalba, J. N., Barakat, M. C., Stupino, S., & Sarandón S. (2023). Biodiversidad vegetal funcional para el manejo agroecológico de plagas hortícolas mediante control biológico por conservación. En: III Congreso argentino de agroecología, El Bolsón, Provincia de Río Negro. Recuperado 11 de abril de 2025, de <https://publicaciones.unrn.edu.ar/index.php/CyJ/issue/view/agro-cong-III>
- Grenier, S. (1988). Applied biological control with Tachinid flies (Diptera, Tachinidae): A review. *Anz. Schadlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz* 61, 49–56. <https://doi.org/10.1007/BF01906254>
- Gudin, F. M., Campos, L. D. D., Redü, D. R., & De Mello, F. D. A. G. (2024). Parasitoid flies (Diptera, tachinidae) in true crickets (Orthoptera, grylloidea): New host records from Brazil, identification key to parasitoids, and revision of host-parasitoid interactions. *Journal of Orthoptera Research*, 33(1), 41-58. <https://doi.org/10.3897/jor.33.108456>
- Häckermann, J., Rott, A. S., & Dorn, S. (2007). How two different host species influence the performance of a gregarious parasitoid: Host size is not equal to host quality. *Journal of Animal Ecology*, 76(2), 376-383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01206.x>
- Hajek, A. E., & Eilenberg, J. (2018). *Natural enemies: an introduction to biological control*. Cambridge University Press.
- Harris, V. E., & Todd, J. W. (1982). Longevity and reproduction of the southern green stink bug, *Nezara viridula*, as affected by parasitization by *Trichopoda pennipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31(4), 409-412. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1982.tb03169.x>
- Harvey, J. A., Poelman, E. H., & Tanaka, T. (2013). Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology*, 58(1), 333-351. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153622>

- Heimpel, G. E., & Jervis, M. A. (2005). Does floral nectar improve biological control by parasitoids? En: F. L. Wäckers, P. C. J. Van Rijn, & J. Bruin (Eds.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects* (1.^a ed., pp. 267-304). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.010>
- Henry, L. M., Ma, B. O., & Roitberg, B. D. (2009). Size-mediated adaptive foraging: A host-selection strategy for insect parasitoids. *Oecologia*, *161*(2), 433-445. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1381-2>
- Higaki, M. (2003). Development of a tachinid parasitoid, *Gymnosoma rotundatum* (Diptera: Tachinidae) on *Plautia crossota stali* (Heteroptera: pentatomidae), and its effects on host reproduction. *Applied Entomology and Zoology*, *38*(2), 215-223. <https://doi.org/10.1303/aez.2003.215>
- Higaki, M., & Adachi, I. (2011) Response of a parasitoid fly, *Gymnosoma rotundatum* (Linnaeus) (Diptera: Tachinidae), to the aggregation pheromone of *Plautia stali* Scott (Hemiptera: Pentatomidae) and its parasitism of hosts under field conditions. *Biological Control* **58**: 215–21.
- Hokkanen, H., & Pimentel, D. (1984). New approach for selecting biological control agents. *The Canadian Entomologist*, *116*(8), 1109-1121. <https://doi.org/10.4039/Ent1161109-8>
- Hurlbutt, B. (1987). Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* *30*: 63–89
- Husch, P. E., De Oliveira, M. C. N., & Sosa-Gómez, D. R. (2014). Characterization of injury caused by *Edessa mediatubunda* (F.), *Chinavia impicticornis* (Stål), and *Piezodorus guildinii* (West.) (Hemiptera: Pentatomidae) to soybean. *Neotropical Entomology*, *43*(3), 276-281. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0209-x>
- Iannone, N., & Leiva, P. D. (1994). Daños, toma de decisiones y control cultural de chinches en soja. *Carpeta de Producción Vegetal*. XIII: 4p
- Inkscape Project. (2020). Inkscape. Recuperado 2 febrero de 2025 de <https://inkscape.org>
- Islamoğlu, M.E., & Kornoşor, S. (2009). Investigations on the effects of sunn pest adult parasitoids (Diptera, Tachinidae) on fecundity of the sunn pest (*Eurygaster integriceps* put.) (Heteroptera, Scutelleridae) on wheat fields of Gaziantep and Kilis provinces.
- Jervis, M. A. (Ed.). (2005). *Insects as natural enemies*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2625-6>
- Kalyebi, A., & Nakamura, S. (2006). The biology of the parasitoid fly *Drino inconspicuides* (Diptera: Tachinidae) in the host *Mythimna separata* (Lepidoptera: noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, *41*(2), 365-370. <https://doi.org/10.1303/aez.2006.365>
- Kazmer, D. J., & Luck, R. F. (1995). Field tests of the size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology*, *76*(2), 412-425. <https://doi.org/10.2307/1941200>

Kennedy, A. D. (1995). Simulated climate change: Are passive greenhouses a valid microcosm for testing the biological effects of environmental perturbations? *Global Change Biology*, 1(1), 29-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1995.tb00004.x>

King, E. G., Miles, L. R., & Martin, D. F. (1976). Some effects of superparasitism by *Lixophaga diatraeae* of sugarcane borer larvae in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 20(3), 261-269. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1976.tb02642.x>

Komagata, S., Ogawa, K., & Tachi, T. (2024). The bug-killer fly *Gymnosoma rotundatum* (L.) (Diptera: Tachinidae) forms the respiratory funnel independently of the host's immune response. *Bulletin of Entomological Research*, 114(3), 424-432. <https://doi.org/10.1017/S0007485324000221>

Kristensen, T. N., Sørensen, A. C., Sorensen, D., Pedersen, K. S., Sørensen, J. G., & Loeschcke, V. (2005). A test of quantitative genetic theory using *Drosophila* – effects of inbreeding and rate of inbreeding on heritabilities and variance components. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(4), 763-770. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00883.x>

Kruitwagen, A., Beukeboom, L. W., & Wertheim, B. (2018). Optimization of native biocontrol agents, with parasitoids of the invasive pest *Drosophila suzukii* as an example. *Evolutionary Applications*, 11(9), 1473-1497. <https://doi.org/10.1111/eva.12648>

La Porta, N., Loiácono, M., & Margaría, C. (2013). Platigástridos (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitoides de Pentatomidae en Córdoba: Caracterización de las masas de huevos parasitoidizadas y aspectos biológicos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 72(3-4), 179-194. Recuperado en 20 de enero de 2025, de https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0373-56802013000200006&lng=es&tlng=pt.

Lack, D. (1947). The significance of clutch-size. *Ibis*, 89, 302-352.

Landini, F., Beramendi, M., & Vargas, G. L. (2019). Uso y manejo de agroquímicos en agricultores familiares y trabajadores rurales de cinco provincias argentinas. *Revista Argentina de Salud Pública*, 10(38), 22-28. Recuperado 16 de abril de 2025 de <https://rasp.msal.gov.ar/index.php/rasp/article/view/518>

Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1), 175-201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>,

Liljesthröm, G. G. (1980). Nota sobre *Trichopoda giacomellii* (Blanchard, 1966) (Diptera, tachinidae). Recuperado en 12 de noviembre de 2024, de https://repositoriosdigitales.mincyt.gob.ar/vufind/Record/NATURALIS_acc81fb261772_c5285cb28961b091489

Liljesthröm, G. G. (1992). Revisión de las especies de los géneros *Trichopoda* Berthold, *Trichopodopsis* Townsend y *Eutrichopodopsis* Blanchard descriptas para la República Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 50: 51-71.

- Liljeström, G. G. (1993). Efectos del parasitismo de *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae) sobre una población de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: pentatomidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 52(1-4). Recuperado en 20 de enero de 2025, de <https://www.biotaxa.org/RSEA/article/view/32667>
- Liljeström, G. G., & Coviella, C. (1999). Aspectos de la dinámica poblacional de las chinches *Nezara viridula* y *Piezodorus guildinii* e implicancias con relación a su manejo en el cultivo de soja. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 58: 141-149
- Liljeström, G. G., & Rabinovich, J. (2004). Modeling biological control: The population regulation of *Nezara viridula* by *Trichopoda giacomellii*. *Ecological Applications*, 14(1), 254-267. <https://doi.org/10.1890/02-5353>
- Liljeström, G. G., & Avalos, D. (2015). Nuevas asociaciones entre Phasiinae (Diptera: Tachinidae) y Pentatomidae (Hemiptera: heteroptera) fitófagos en la pampa ondulada (Argentina) y descripción del macho de *Dallasimyia bosqi* Blanchard. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 74, n.º 3-4. Recuperado en 11 de diciembre de 2024, de <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/93118>
- Liljeström, G. G., & Rabinovich, J. E. (2023). Biological control of the stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) by two parasitoids and their interaction in non-crop habitats: a simulation model. *Bulletin of Entomological Research*, 113(3), 315-325. <https://doi.org/10.1017/S0007485322000591>
- Llewellyn, M., & Brown, V. K. (1985). A general relationship between adult weight and the reproductive potential of aphids. *Journal of Animal Ecology* 54: 663–673.
- Longley, M., & Sotherton, N. W. (1997). Factors determining the effects of pesticides upon butterflies inhabiting arable farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 61(1), 1-12. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01094-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01094-8)
- Lourenção, A. L., Pereira, J. C. V. N. A., Miranda, M. A. C., & Ambrosano, G. M. B. (1999). Danos de percevejos e de lagartas em cultivares e linhagens de soja de ciclos médio e semi-tardio. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 28, 157-167. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591999000100017>
- Lucini, T., Panizzi, A.R., & Dios, R.V.P. (2020). Tachinid Fly Parasitism and Phenology of the Neotropical Red-Shouldered Stink Bug, *Thyanta perditor* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae), on the Wild Host Plant, *Bidens pilosa* L. (Asteraceae). *Neotrop Entomol* 49, 98–107. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00706-4>
- Luna, M. G., Desneux, N., & Schneider, M. I. (2016). Encapsulation and self-superparasitism of *Pseudapanteles dignus* (Muesebeck) (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Tuta absoluta* (Meyrick)(Lepidoptera: gelechiidae). *PLOS ONE*, 11(10), e0163196. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163196>
- Mac Loughlin, T. M., Peluso, L., & Marino, D. J. G. (2017). Pesticide impact study in the peri-urban horticultural area of Gran La Plata, Argentina. *Science of The Total Environment*, 598, 572-580. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.116>
- Mac Loughlin, T. M., Peluso, M. L., Etchegoyen, M. A., Alonso, L. L., de Castro, M. C., Percudani, M. C., & Marino, D. J. G. (2018). Pesticide residues in fruits and vegetables

of the argentine domestic market: Occurrence and quality.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2018.05.041>

Marchiori, C. E. (2021). Study of the biology of the Tachinidae family. Open Access Research Journal of Multidisciplinary Studies, 2(1), 042-056.
<https://doi.org/10.53022/oarjms.2021.2.1.0052>

Markova, T. O. (1999). New host and distribution data of tachinid flies of subfamily Phasiinae (Diptera, tachinidae) in Siberia and russian far east. - Far eastern entomologist. Recuperado 20 de febrero de 2025, de <https://www.biosoil.ru/FEE/Publication/93>

Marrs, R. H., & Frost, A. J. (1997). A microcosm approach to the detection of the effects of herbicide spray drift in plant communities. *Journal of Environmental Management*, 50(4), 369-388. <https://doi.org/10.1006/jema.1996.9984>

Martínez, D. G. (2023). Agroecología, organizaciones y afectos. Las intervenciones de técnicos agrónomos en el cinturón hortícola platense (Argentina). *Eutopía. Revista de Desarrollo Económico Territorial*, 22, 125-141.
<https://doi.org/10.17141/eutopia.23.2022.5571>

Massoni, F., Frana, J.E., & Trumper, E.V. (2008). Desarrollo de *Piezodorus guildinii* en el cultivo de soja. En: E.V. Trumper & J.D. Edelstein (eds.) Chinchas fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo, Ediciones INTA, Manfredi, pp 057 – 069.

Mellini, E. (1990). Synopsis of the Biology of Diptera Tachinidae. Translation Bureau of the Department of the Secretary of State of Canada, 38 pp.

Mohammadi, Z. M., Clay, P. M., Feeney, R., Harmath, P., Keshavarz, M., & Gunderson, M. A. (2020). Characterization of farmers' management practices and strategies: A comparison between Argentine and U.S. farmers. *International Food and Agribusiness Management Review*, 23(2), 235-252. <https://doi.org/10.22434/IFAMR2019.0158>

Moore, L. C., Leslie, A. W., Hooks, C. R. R., & Dively, G. P. (2019). Can plantings of partridge pea (*Chamaecrista fasciculata*) enhance beneficial arthropod communities in neighboring soybeans? *Biological Control*, 128, 6-16.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.09.008>

Moura, R. R., & Gonzaga, M. O. (2019). Spatial variation in sex ratio and density explains subtle changes in the strength of size-assortative mating in *Edessa contermina* (Hemiptera: Pentatomidae). *Acta Oecologica*, 95, 86-92.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.12.003>

Mückstein, P., Tschorsnig, H.-P., Vañhara, J., & Michalková, V. (2007). New host and country records for European Tachinidae (Diptera). *Entomologica Fennica*, 18(3), 179-183. <https://doi.org/10.33338/ef.84396>

Mulieri, P. R., Gramajo, M. C., & Torres-Domínguez, D. M. (2023). Tachinidae. En: Biodiversidad de artrópodos argentinos: volumen 6 - 1a ed. - San Miguel de Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales. Recuperado en 3 de enero de 2025, de:

https://www.researchgate.net/publication/375528658_TACHINIDAE_Pablo_Ricardo_MULIERI

Nakamura, S. (1995). Optimal clutch size for maximizing reproductive success in a parasitoid fly, *Exorista japonica* (Diptera: Tachinidae). *Applied Entomology and Zoology*, 30(3), 425-431. <https://doi.org/10.1303/aez.30.425>

Nicol, C. M. Y., & Mackauer, M. (1998). The scaling of body size and mass in a host-parasitoid association: Influence of host species and stage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90(1), 83-92. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00425.x>

North Dakota State University. (2011). Hymenoptera parasitoid records. Recuperado en 2 de diciembre de 2024, de https://www.ndsu.edu/pubweb/~rider/Pentatomoidea/Natural_Enemies/parasitoid_Hymen_Pent.htm

Noyes, J. S. (2010). Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 3. Subfamily Encyrtinae: Encyrtini, Echthroplexiellini, Discodini, Oobiini and Ixodiphagini, parasitoids associated with bugs (Hemiptera), insect eggs (Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera) and ticks (Acari). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 84: 26-28.

Nunes, M. C., & Corrêa-Ferreira, B. S. (2002a). Danos causados à soja por adultos de *Euschistus heros* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae), sadios e parasitados por *Hexacladia smithii* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae).- *Neotropical Entomology*, 31: 109-113. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000100015>

Nunes, M. C., & Corrêa-Ferreira, B. S. (2002b). Desempenho alimentar e sobrevivência de *Euschistus heros* parasitado por *Hexacladia smithii* em sementes de soja.- *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 37: 1219-1224. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2002000900003>

Oberschelp, J., Harrand, L., Mastrandrea, C., Salto, C., & Flores Palenzona M. (2018). INTA informe Técnico: Cortinas forestales: Rompe vientos y amortiguadoras de deriva de agroquímicos – poder agropecuario.. Recuperado 4 de abril de 2025, de https://www.researchgate.net/profile/Mastrandrea-Ciro-2/publication/342752121_Cortinas_forestales_rompevientos_y_amortiguadoras_de_deriva_de_agroquimicos/links/5f04dcd5299bf1881608e8ee/Cortinas-forestales-rompevientos-y-amortiguadoras-de-deriva-de-agroquimicos.pdf

O'Hara, J.E. (2008). Tachinid flies (Diptera: Tachinidae). Pp. 3675–3686. En: Capinera, J.L., ed., *Encyclopedia of Entomology*. 2nd Edition. Springer Netherlands, Dordrecht. 4346 pp.

O'Hara, J. E., UsUpensky, I., Bostanian, N. J., Capinera, J. L., Chapman, R., Barfield, C. S., Swisher, M. E., Barfield, C. S., Heppner, J., Fitzgerald, T. D., Scheffrahn, R. H., Constantino, R., Sanborn, A., Gayubo, S. F., Arthurs, S., Tipping, C., Lysyk, T., Coons, L. B., Rothschild, M., ... Clercq, P. D. (2008). Tachinid flies (Diptera: Tachinidae). En J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of Entomology* (pp. 3675-3686). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_2344

- O'Hara, J.E., Henderson, S.J., & Wood, D.M. (2020). Preliminary checklist of the Tachinidae of the world. Version 2.1. PDF document, 1039 pages. Recuperado 3 de enero de 2025, de <http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/Checklist/Worldchecklist.html>
- Olson, D. M., Ruberson, J. R., Zeilinger, A. R., & Andow, D. A. (2011). Colonization preference of *Euschistus servus* and *Nezara viridula* in transgenic cotton varieties, peanut, and soybean: Stink bug colonization preferences among crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139(2), 161-169. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01116.x>
- Pajač Beus, M., Lemić, D., Skendžić, S., Čirjak, D., & Pajač Živković, I. (2024). The Brown Marmorated Stink Bug (Hemiptera: Pentatomidae)—A Major Challenge for Global Plant Production. *Agriculture*, 14, 1322. <https://doi.org/10.3390/agriculture14081322>
- Panizzi, A. R. (1992). Performance of *Piezodorus guildinii* on four species of *Indigofera* legumes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63(3), 221-228. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb01577.x>
- Panizzi, A. R., & Smith, J. S. (1976). Observações sobre inimigos naturais de *Piezodorus guildinii* (Westwood, 1837) (Hemiptera, pentatomidae) em soja. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 5(1), 11-17. <https://doi.org/10.37486/0301-8059.v5i1.49>
- Panizzi, A. R., & Slansky, F. (1985a). New host plant records for the stink bug *Piezodorus guildinii* in Florida (Hemiptera: Pentatomidae). *The Florida Entomologist*, 68(1), 215-216.
- Panizzi, A. R., & Jr., Slansky, F. (1985b). *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae): an unusual host of the tachinid *Trichopoda pennipes*. *The Florida Entomologist*, 68(3), 485. <https://doi.org/10.2307/3495139>
- Panizzi, A. R., & Silva, J. J. D. (2010). New records of pentatomids as hosts of *Hexacladia smithii* ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae) in southern Brazil. *Neotropical Entomology*, 39(4), 678-679. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000400034>
- Panizzi, A. R. (2015). Growing problems with stink bugs (Hemiptera: Heteroptera: pentatomidae): species invasive to the u. S. And potential neotropical invaders. *American Entomologist*, 61(4), 223-233. <https://doi.org/10.1093/ae/tmv068>
- Panizzi, A. R., & Lucini, T. (2016). What happened to *Nezara viridula* (L.) in the americas? Possible reasons to explain populations decline. *Neotropical Entomology*, 45(6), 619-628. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0446-2>
- Panizzi, A. R., & Lucini, T. (2017). Chapter 2 host plant-stink bug (Pentatomidae) relationships. *En Stinkbugs*. CRC Press.
- Panizzi, A.R., Lucini, T & Aldrich, J.R. (2022). Dynamics in Pest Status of Phytophagous Stink Bugs in the Neotropics. *Neotrop Entomol* 51, 18–31. <https://doi.org/10.1007/s13744-021-00928-5>

- Panizzi, A. R., & Lucini, T. (2024). Life history studies of stink bugs: Much-needed research to support their conservation biological control. *BioControl*, 69(5), 493-505. <https://doi.org/10.1007/s10526-023-10214-5>
- Parker, H. L., Berry, A., & Guido, A. S. (1951) Host-parasite and parasite-host lists of insects reared in the South American Parasite Laboratory during the period 1940–1946. *Revista de la Asociación de Ingenieros Agrónomos de Montevideo* 23: 15–112.
- Peralta, C., Giancola, S., Lombardo, E., Mika, R., & Carbajo, M. S. (2021). Introducción al manejo integrado de plagas, monitoreo de plagas en cítricos y fenología del cultivo. Fontagro. Recuperado 16 de abril de 2025 de https://www.fontagro.org/new/uploads/adjuntos/MODULO_1.pdf
- Peri, E., Cusumano, A., Agrò, A., & Colazza, S. (2011). Behavioral response of the egg parasitoid *Ooencyrtus telenomicida* to host-related chemical cues in a tritrophic perspective. *BioControl*, 56(2), 163-171. <https://doi.org/10.1007/s10526-010-9323-9>
- Pigliucci, M. (2001). Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, EUA. 328pp.
- Pilkay, G. L., Reay-Jones, F. P. F., & Greene, J. K. (2014). Host preference of the parasitoid *Trichopoda pennipes* (Diptera:Tachinidae) with *Euschistus servus* and *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae).- *Journal of Entomological Science*, 49: 56-62. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-49.1.56>
- Pimentel, D. (1963). Introducing parasites and predators to control native pests. *The Canadian Entomologist*, 95(8), 785-792. <https://doi.org/10.4039/Ent95785-8>
- Powell, J. E., & Shepard, M. (1982). Biology of Australian and United States strains of *Trissolcus basalis*, a parasitoid of the green vegetable bug, *Nezara viridula*. *Australian Journal of Ecology*, 7(2), 181-186. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1982.tb01591.x>
- Prevost, G., & Lewis, W. J. (1990). Heritable differences in the response of the braconid wasp *Microplitis croceipes* to volatile allelochemicals. *J Insect Behav* 3: 277–287.
- R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Reitz, S. (1995). Superparasitism and Intraspecific Competition by the Solitary Larval-Pupal Parasitoid *Archytas marmoratus* (Diptera: Tachinidae). *The Florida Entomologist*, 78(4), 578–585. <https://doi.org/10.2307/3496043>
- Reitz, S. R., & Trumble, J. T. (1997). Effects of linear furanocoumarins on the herbivore *Spodoptera exigua* and the parasitoid *Archytas marmoratus*: Host quality and parasitoid success. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 84(1), 9-16. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00192.x>
- Ribeiro, A., & Castiglioni, E. (2008). Caracterización de las poblaciones de enemigos naturales de *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae). *Agrociencia*, 12(2), 48-56. <https://doi.org/10.31285/AGRO.12.733>

- Rizzo, H.F. (1971). Catálogo de lepidópteros hallados en la Facultad de Agronomía y Veterinaria de Buenos Aires. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía y Veterinaria, Publicación Interna 2: 1-35
- Rizzo, H. F. (1977). Catálogo de insectos perjudiciales en cultivos de la Argentina. Editorial Hemisferio Sur. - Páginas/s: 41
- Rocca, M. (2010). Diversidad de los artrópodos fitófagos del cultivo de arándano (*Vaccinium corymbosum*) en la Argentina [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/80378>
- Roitberg, B. D., Boivin, G., & Vet, L. E. M. (2001). Fitness, parasitoids, and biological control: An opinion. *The Canadian Entomologist*, 133(3), 429-438. <https://doi.org/10.4039/Ent133429-3>
- Roitberg, B. D. (2007). Why pest management needs behavioral ecology and vice versa. *Entomological Research*, 37(1), 14-18. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2007.00045.x>
- Roitberg, B., & Bernhard, P. (2008). State-Dependent Problems for Parasitoids: Case Studies and Solutions. *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications*, 335-356.
- Weseloh, R. M. (1981). Relationship between colored sticky panel catches and reproductive behavior of forest tachinid parasitoids. *Environmental Entomology*, 10(1), 131-135. <https://doi.org/10.1093/ee/10.1.131>
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43(1), 95-124. <https://doi.org/10.2307/1942161>
- Rosenheim, J. A. (1999). The relative contributions of time and eggs to the cost of reproduction. *Evolution*, 53(2), 376-385. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb03773.x>
- Salas Gervassio, N. G. (2017). Perspectivas del uso del endoparásitoide nativo *Pseudapanteles dignus* (Muesebeck) (Hymenoptera: Braconidae) para el control biológico de la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: gelechiidae) [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <https://doi.org/10.35537/10915/59264>
- Santos Murgas, A., Rivera Lorenzo, J. A., Gutiérrez Lanzas, J. J., Osorio-Arenas, M. A., & Collantes-González, R. (2023). Primer registro de *Anastatus redivii* (Howard, 1880) (Hymenoptera: Eupelmidae) como parasitoide de huevos de *Edessa meditabunda* (Fabricius, 1794) (Heteroptera: Pentatomidae) en Panamá. *Peruvian Agricultural Research*, 5(1). <https://doi.org/10.51431/par.v1i1.813>
- Sarandón, S. J. (2020a). Biodiversidad, agroecología y agricultura sustentable. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP). <https://doi.org/10.35537/10915/109141>

Sarandón, S. J. (asoc. Proyecto Regional Transformación Social-Ecológica en América Latina). (2020b). El papel de la agricultura en la transformación social-ecológica de América Latina. Friedrich-Ebert-Stiftung Proyecto Regional Transformación Social-Ecológica. Recuperado en 2 de abril de 2025, de <https://www.researchgate.net/publication/345777972> El papel de la agricultura en la transformación social-ecologica de America Latina

Sarandón, S. J., & Flores, C. C. (2014). Agroecología. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP). <https://doi.org/10.35537/10915/37280>

Schneider, M. I., Adorno, A., Fogel, M. N., Rimoldi, F., Strassera, E., & López, S. N. (2020). Compatibilidad entre el control químico y el biológico: Evaluación de la toxicidad de plaguicidas sobre enemigos naturales. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Recuperado en 3 de abril de 2025, de <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/143705>

Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. (2023). Informes Sectoriales de Hortalizas. Recuperado en 15 de abril de 2025, de <https://www.argentina.gob.ar/agricultura/subsecretaria-agricultura/informes-sectoriales-de-hortalizas#:~:text=Nuestro%20pa%C3%ADs%20produce%20unas%207,millones%20de%20jornales%20por%20a%C3%B1o.>

Segoli, M., & Rosenheim, J. A. (2013). Limits to the reproductive success of two insect parasitoid species in the field. *Ecology*, 94(11), 2498-2504. <https://doi.org/10.1890/13-0262.1>

Shaw, M. R. (2002). Host ranges of *Aleiodes* species and an evolutionary hypothesis. En: Melika G, Thuroczy C (eds) *Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control*. Agroinform Kiado, Budapest, pp 321–327

Sirot, E., & Bernstein, C. (1996). Time sharing between host searching and food searching in parasitoids: State-dependent optimal strategies. *Behavioral Ecology*, 7(2), 189-194. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.189>

Sirot, E., Ploye, H., & Bernstein, C. (1997). State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: Egg load and survival. *Behavioral Ecology*, 8(2), 226-232. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.2.226>

Silva, F. A. C., Da Silva, J. J., Depieri, R. A., & Panizzi, A. R. (2012). Feeding activity, salivary amylase activity, and superficial damage to soybean seed by adult *Edessa meditabunda* (F.) and *Euschistus heros* (F.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*, 41(5), 386-390. <https://doi.org/10.1007/s13744-012-0061-9>

Silva, R. A. D., Degrande, P. E., Pereira, M. D. C., & Souza, E. P. D. (2021). Temporal variation and spatial distribution of the pest insect *Edessa meditabunda* in cotton (*Gossypium hirsutum*) as an alternative host plant. *Revista Brasileira de Entomologia*, 65(3), e20210029. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-rbent-2021-0029>

Sosa, M.A., & Parra, R.R. (1994). Dinámica de la población de chinches fitófagas en el cultivo de soja en el noreste de la provincia de Santa Fe. INTA, EEA Reconquista. Publ. Técnica N° 9.

Sosa-Gómez, D. R., & Silva, J. J. (2010). Neotropical brown stink bug (*Euschistus heros*) resistance to methamidophos in Paraná, Brazil. *Pesq. Agropec. Bras.* 45: 767–769. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2010000700019>

Sosa-Gómez, D. R., Corrêa-Ferreira, B. S., Kraemer, B., Pasini, A., Husch, P. E., Delfino Vieira, C. E., Reis Martinez, C. B., & Negrão Lopes, I. O. (2020). Prevalence, damage, management and insecticide resistance of stink bug populations (Hemiptera: Pentatomidae) in commodity crops. *Agricultural and Forest Entomology*, 22(2), 99-118. <https://doi.org/10.1111/afe.12366>

Sotiru, M. N. (2023). Análisis de las organizaciones de producción agroecológica del cinturón hortícola platense en la construcción de un modelo de desarrollo territorial contrahegemónico [Tesis, Universidad Nacional de La Plata]. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/154503>

Souza, B. H. S. (2007). Ocorrência de pragas e inimigos naturais ao longo do ciclo da cultura de soja transgênica. Grupo Cultivar de Publicações, Pelotas.

Stadler, T., Buteler M. & Ferrero A.A. (2006). Susceptibilidad a endosulfan y monitoreo de resistencia en poblaciones de *Piezodorus guildinii* (Insecta, Heteroptera: Pentatomidae), en cultivos de soja de Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 65(34): 109-119, 2006.

Stacey, K. J. (2022). Rearing and parasitism of *Trichopoda pennipes* (Diptera: Tachinidae) on *Nezara viridula* (Hemiptera: pentatomidae) for augmentative biological control. Recuperado 20 de febrero de 2025, de <https://original-ufdc.uflib.ufl.edu/UFE0059193/00001>

Stenberg, J. A., Sundh, I., Becher, P. G., Björkman, C., Dubey, M., Egan, P. A., Friberg, H., Gil, J. F., Jensen, D. F., Jonsson, M., Karlsson, M., Khalil, S., Ninkovic, V., Rehermann, G., Vetukuri, R. R., & Viketoft, M. (2021). When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science*, 94(3), 665-676. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7>

Stireman, J. O. (2001). The ecology and evolution of tachinid-host associations. The University of Arizona.

Stireman, J. O., & Singer, M. S. (2003). What determines host range in parasitoids? An analysis of a tachinid parasitoid community. *Oecologia*, 135(4), 629-638. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1235-2>

Stireman, J. O. (2005). The evolution of generalization? Parasitoid flies and the perils of inferring host range evolution from phylogenies. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(2), 325-336. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00850.x>

Stireman, J. O., O'Hara, J. E., & Wood, D. M. (2006). Tachinidae: Evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 525-555. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151133>

Stireman, J. O., Cerretti, P., O'hara, J. E., & Moulton, J. K. (2021). Extraordinary diversification of the “bristle flies” (Diptera: Tachinidae) and its underlying

causes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133(1), 216-236.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab010>

Stireman, J. O., & Shaw, S. R. (2022). Natural history and ecology of caterpillar parasitoids. En: R. J. Marquis & S. Koptur (Eds.), *Caterpillars in the Middle* (pp. 225-272). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-86688-4_8

Suazo, A., Arismendi, N., Frank, J. H., & Cave, R. D. (2006). Method for continuously rearing *Lixadmontia franki* (Diptera: Tachinidae), a potential biological control agent of *Metamasius callizona* (Coleoptera: Dryophthoridae). *Florida Entomologist*, 89(3), 348-353. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2006\)89\[348:MFCRLF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2006)89[348:MFCRLF]2.0.CO;2)

Temple, J. H., Davis, J. A., Hardke, J., Moore, J., & Leonard, B. R. (2013). Susceptibility of southern green stink bug and redbanded stink bug to insecticides in soybean field experiments and laboratory bioassays. *Southwestern Entomologist*, 38(3), 393-406. <https://doi.org/10.3958/059.038.0304>

Torréns, J., Fidalgo, A. A. P., Fernández, C. A., & Punschke, E. (2017). A new species of *Hexacladia* Ashmead (Hymenoptera, encyrtidae) and new record of *Hexacladia smithii* Ashmead as parasitoids of *Dichelops furcatus* (Fabricius) (Hemiptera, pentatomidae) in Argentina. <https://doi.org/10.3897/jhr.61.20742>

Townsend, C. H. T. (1931). "New genera and species of American oestromuscoid flies. [Concl.] ". *I. Revista de Entomologia*: 437–479.

Townsend, C. H. T. (1942). Two new reared South American flies. *Revista de Entomologia*. 13: 438–439.

Turchen, L. M., Golin, V., Favetti, B. M., Butnariu, A. R., & Costa, V. A. (2016). Natural parasitism of *Hexacladia smithii* ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae) on *Euschistus heros* (F.) (Hemiptera: pentatomidae): new record from mato grosso state, brazil. *Arquivos do Instituto Biológico*, 82(0). <https://doi.org/10.1590/1808-1657000852013>

Urbaneja, A., & Jacas, J. (2008). Tipos de control biológico y métodos para su implementación. En: *Control biológico de plagas agrícolas (Phytoma)* (1); pp. 15-24.

Valigurová, A., Michalková, V., Koník, P., Dindo, M. L., Gelnar, M., & Vaňhara, J. (2014). Penetration and encapsulation of the larval endoparasitoid *Exorista larvarum* (Diptera: Tachinidae) in the factitious host *Galleria mellonella* (Lepidoptera: pyralidae). *Bulletin of Entomological Research*, 104(2), 203-212. <https://doi.org/10.1017/S0007485313000655>

van Alphen, J. J. M., & Visser, M. E. (1990). Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35(1), 59-79. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.35.010190.000423>

van den Assem, J., Van Iersel, J. J. A., & Los-Den Hartogh, R. L. (1989). Is being large more important for female than for male parasitic wasps? *Behaviour*, 108(1-2), 160-195. <https://doi.org/10.1163/156853989X00114>

van Driesche, R. G., Hoddle, M. S., & Center, T. D. (2007). Control de plagas y malezas por enemigos naturales. US Department of Agriculture, US Forest Service & Forest Health Technology Enterprise Team. FHTET-2007-02. 751 pp. Recuperado 16 de abril de 2025

de https://www.fs.usda.gov/foresthealth/technology/pdfs/VANDRIESCHE_CONTROL_Y_PLAGAS_WEB.pdf

van Lenteren, J. (Ed.). (2003). Quality control and production of biological control agents: Theory and testing procedures (1.^a ed.). CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851996882.0000>

van Lenteren, J., Bueno, V. H. P., Luna, M. G., & Colmenárez, Y. (2020). Biological control in latin america and the Caribbean: information sources, organizations, types and approaches in biological control. Biological Control in Latin America and the Caribbean: Its Rich History and Bright Future, 1-20. <https://doi.org/10.1079/9781789242430.0001>

van Lenteren, J., Colmenarez, Y., Bueno, V., & Luna, M. G. (2021). Control biológico en América Latina y el Caribe. ACRIBIA. Recuperado 23 de diciembre de 2024, de <https://ebooks.editorialacribia.com/reader/control-biologico-en-america-latina-y-el-caribe?location=54>

Vet, L. E. M., Lewis, W. J., Papaj, D. R., & Lenteren, J. C. V. (2003). A variable-response model for parasitoid foraging behaviour. En J. C. V. Lenteren (Ed.), Quality control and production of biological control agents: Theory and testing procedures (1.^a ed., pp. 25-39). CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851996882.0025>

Vicentini, R., & Jimenez, H. A. (1977). El vaneo de los frutos en soja. En: V Reunión Técnica Nacional de Soja. Miramar, Argentina. Tomo I: 71-89.

Vinson, S. B. (1998). The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biological Control*, 11(2), 79-96. <https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0601>

Vos, M., & Vet, L.E.M. (2004). Geographic variation in host acceptance by an insect parasitoid: genotype versus experience. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1021-1035.

West, S. A., Flanagan, K. E., & Godfray, H. C. J. (1996). The relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zwoelferi* (Hymenoptera: Eulophidae). *The Journal of Animal Ecology*, 65(5), 631. <https://doi.org/10.2307/5742>

Wickman, P. O., & Karlsson, B. (1989). Abdomen size, body size and the reproductive effort of insects. *Oikos*, 56(2), 209. <https://doi.org/10.2307/3565338>

Wilson, J. K., Ruiz, L., & Davidowitz, G. (2020). Within-host competition drives energy allocation trade-offs in an insect parasitoid. *PeerJ*, 8, e8810. <https://doi.org/10.7717/peerj.8810>

Zarbin, P. H. G., Rodrigues, M. A. C. M., & Lima, E. R. (2009). Feromônios de insetos: tecnologia e desafios para uma agricultura competitiva no Brasil. *Quím. Nova* 32:722–731.

Zarbin, P. H. G., Fávaro, C. F., Vidal, D. M., & Rodrigues, M. A. C. M. (2012). Male-produced sex pheromone of the stink bug *Edessa meditabunda*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(7), 825-835. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0144-4>

Zerbino, M. S., & Panizzi, A. R. (2019). The underestimated role of pest pentatomid parasitoids in Southern South America. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(5), 703-718. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09703-1>

Ziser, S. W., Wojtowicz, J. A., & Nettles, W. C. (1977). The effects of the number of maggots per host on length of development, puparial weight, and adult emergence of *Eucelatoria* sp. 1. *Annals of the Entomological Society of America*, 70(5), 733-736. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.5.733>