

EVALUACION OLFATOMETRICA DEL PARASITOIDE *APHIDIUS ERVI* (HYMENOPTERA: BRACONIDAE), DE DIFERENTES PROVENIENCIAS Y NIVELES DE EXPERIENCIA DE OVIPOSICIÓN, FRENTE A VOLATILES DE PLANTAS Y DE COMPLEJOS PLANTA-HOSPEDERO

MANUEL OJEDA-CAMACHO, LUIS C. RODRÍGUEZ & HERMANN M. NIEMEYER¹

RESUMEN

Los áfidos *Acyrtosiphon pisum* (Harris) y *Sitobion avenae* (Fabricius) (en alfalfa - *Medicago sativa* L. - y trigo - *Triticum aestivum* L., respectivamente), son atacados en Chile por el parasitoide *Aphidius ervi* Haliday. Se evaluó olfatométricamente las preferencias de parasitoides con origen en trigo o en alfalfa y que además tuvieron o no experiencia de oviposición en los respectivos complejos planta - hospedero, frente a volátiles provenientes de plantas de alfalfa y trigo sin daño, y frente a volátiles provenientes de los complejos alfalfa - *A. pisum* y trigo - *S. avenae*. Se encontró que aquellos parasitoides cuyo origen es el hospedero que les ofrece menor adecuación biológica (*S. avenae* de trigo), prefirieron la oferta de volátiles del complejo planta-hospedero que les ofrece mayor adecuación biológica (*Ac. pisum* de alfalfa), y la experiencia de oviposición en dicho sistema (trigo + áfidos) equilibró estas preferencias iniciales, las que se tradujeron en indiferencia de elección por los parasitoides frente a los volátiles de los complejos ya mencionados. Cuando el parasitoide tuvo su origen en el sistema de mayor adecuación (*A. pisum* en alfalfa), no se encontraron respuestas preferenciales ya sea por los volátiles provenientes de plantas sin daño, o por aquellos provenientes de los complejos planta - hospedero.

Estos resultados, interpretados a partir de una función de utilidad, indican que los parasitoides de alfalfa serían propensos al riesgo de mantener o disminuir su adecuación escogiendo indistintamente hospederos de alfalfa o de trigo, mientras que aquellos provenientes de trigo evitan dicho riesgo inclinando sus preferencias por el complejo alfalfa-áfidos, con el fin de incrementar su estado de adecuación.

Palabras clave: parasitoides, complejos planta-hospedero, preferencias de oviposición, olfatometría, búsqueda de hospedero.

ABSTRACT

The aphids *Acyrtosiphon pisum* (Harris) and *Sitobion avenae* (Fabricius) (in alfalfa - *Medicago sativa* L., and wheat - *Triticum aestivum* L., respectively) are attacked in Chile by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday. The olfactometric preferences of parasitoids from alfalfa or wheat, with or without oviposition experience on the respective host-plant complexes, towards volatiles from undamaged wheat and alfalfa plants or wheat and alfalfa host-plant complexes, were evaluated. Parasitoids from the host where they show lower fitness (*S. avenae* on wheat) preferred volatiles from the host-plant complex where they show higher fitness (*A. pisum* on alfalfa). Oviposition experience in the former system (*S. avenae* on wheat) led to equal preferences towards both host-plant complexes. Parasitoids from the host where they show higher fitness (*A. pisum* on alfalfa) did not show preferences towards volatiles from undamaged host plants or host-plant complexes. The results were interpreted on the basis of utility functions. Parasitoids from alfalfa would be prone to the risk of maintaining or enhancing their fitness by choosing either alfalfa or wheat hosts, whereas parasitoids from wheat would be adverse to such risk by preferring the alfalfa-host complex with the aim of increasing their fitness.

Key words: parasitoids, host-plant complex, oviposition preferences, olfactometry, host finding.

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: niemeyer@abulafia.ciencias.uchile.cl

(Recibido: 4 de junio del 2001. Aceptado: 26 de agosto del 2001)

INTRODUCCION

Aphidius ervi Haliday (Hymenoptera: Braconidae) es un parasitoide de origen paleártico asociado a áfidos de leguminosas, como por ejemplo *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). En Chile, *A. ervi* se presenta también en áfidos de cereales como *Sitobion avenae* (Fabricius) (Homoptera: Aphididae).

La actividad de búsqueda de presas para la oviposición por parte del parasitoide, es decir el comportamiento de forrajeo, está influenciada por el uso e interpretación de señales físicas (Vet & Dicke 1992, Guerrieri *et al.* 1993) y químicas; estas últimas pueden provenir de los insectos fitófagos hospederos (o sus productos) (Powell *et al.*, 1998); de las plantas donde éstos se alimentan (Wickremasinghe & van Emden, 1992), y de los complejos planta - hospedero (Guerrieri *et al.*, 1993; Du *et al.*, 1996).

Además, los insectos parasitoides aprenden a localizar a sus presas mediante la asociación de señales de corto alcance (provenientes de los insectos fitófagos), con señales de largo alcance (provenientes de los complejos planta - hospedero). Así, el aprendizaje asociativo constituye un mecanismo de optimización del forrajeo y, además, puede ser influenciado por el genotipo (Vet *et al.* 1990) y el estado fisiológico (Lewis & Takasu, 1990; Tumlinson *et al.*, 1993).

Dado que el tamaño y adecuación del parasitoide *A. ervi* están directamente correlacionados con el tamaño del áfido hospedero (Sequeira & Mackauer, 1993), la adecuación del parasitoide, alcanzada ante áfidos hospederos distintos, sería un factor adicional e influyente en su comportamiento de elección de presas. Mackauer (1996) encuentra que varios parasitoides afidíidos (Hymenoptera: Aphidiidae) obtienen mayor masa corporal en áfidos grandes que en áfidos pequeños, siendo la progenie en estas últimas sesgada hacia la producción de machos (Wellings *et al.*, 1986).

En el sistema de leguminosas y cereales, *A. pisum* es un áfido de gran tamaño, con formas ápteras entre 2,5 y 4,4 mm y formas aladas entre 2,3 y 4,3 mm, mientras que *S. avenae* es un áfido de menor tamaño, con formas ápteras entre 1,3 y 3,3 mm y formas aladas entre 1,6 y 2,9 mm (Blackman & Eastop, 1984). Las diferencias de tamaño entre estos dos hospederos deberían influir fuertemente en el comportamiento de elección de presas de *A. ervi*.

En consideración de las experiencias de Powell & Zhi-Li (1983), Vet & Groenewold (1990), Battaglia *et al.* (1993), Guerrieri *et al.* (1993), Du *et al.* (1996), de Farias & Hopper (1997) y Du *et al.* (1998), quienes interpretaron preferencias del parasitoide por estímulos volátiles diversos a partir de tiempos de permanencia de dichos insectos en sistemas olfatométricos variados, en este trabajo se aborda experimentalmente aspectos relacionados con la elección de hospedero por parte de *A. ervi* de Chile, en un olfatómetro, en el marco de la siguiente hipótesis: cuando *A. ervi* proviene del hospedero principal (*A. pisum*) y por tanto presenta una adecuación biológica óptima, independientemente de su nivel de experiencia de oviposición, no mostrará preferencia significativa entre los volátiles provenientes ya sea de plantas de alfalfa o de trigo, o de los complejos alfalfa-*A. pisum* o trigo-*S. avenae*, mientras que *A. ervi* proveniente del hospedero alternativo (*S. avenae*), preferirá los volátiles del sistema que le ofrece mayor adecuación (alfalfa) y la experiencia de oviposición del parasitoide en este sistema (hospedero alternativo) disminuirá sus preferencias por el complejo alfalfa-*A. pisum*.

MATERIAL Y METODO

Material biológico

A. ervi, provenientes de *A. pisum* o de *S. avenae*, fueron colectados como momias en campos de alfalfa o trigo, respectivamente, próximos a la ciudad de Osorno (X región de Chile) a fines de enero del año 2000. Estas momias fueron llevadas al laboratorio y luego de la emergencia de los adultos, se inició crianzas en sus áfidos hospederos respectivos: *A. pisum* (en alfalfa, *Medicago sativa* cv. Palihue) y *S. avenae* (en trigo, *Triticum aestivum* cv. Chagual). Dichas crianzas fueron mantenidas en cámaras ambientales separadas operando a una temperatura de 22 ± 1 °C y fotoperíodo de 16:8 L/O.

Los parasitoides utilizados en los experimentos fueron alimentados, luego de su emergencia, con solución de miel diluída en agua (50:50), fueron sexados, y dispusieron de 12 horas para aparearse. Sólo las hembras fueron utilizadas en los ensayos olfatométricos.

Las plantas fueron cultivadas en el laboratorio en las mismas condiciones que las crianzas de insectos y tenían 14 ± 2 días de edad al momento de realizar los experimentos. Se utilizaron diferentes

números de plantas de alfalfa y de trigo con el fin de asegurar áreas foliares similares entre las dos fuentes de volátiles, estableciéndose que 10 plántulas de trigo de 20 cm de longitud equivalían en superficie foliar a 160 plántulas de alfalfa de 5 cm de longitud.

Ensayos olfatométricos

El olfatómetro descrito originalmente por Pettersson (1970) fue usado en los experimentos. Consta de cuatro brazos unidos a un sector central. Dos brazos opuestos están unidos a una fuente de estímulos, mientras que los dos brazos restantes están unidos a la segunda fuente. El aire (flujo: 250 ml/min) pasa a través de filtros de carbón activado, las fuentes de estímulos y los brazos del olfatómetro, para salir a través de un agujero en el sector central. Se estableció un período de observación de 15 minutos durante los cuales se registró, utilizando el programa computacional Observer 3.0, el tiempo de permanencia del parasitoide hembra en cada uno de los brazos del olfatómetro. La comparación del tiempo total de permanencia del parasitoide en los brazos correspondientes a uno u otro estímulo fue realizada empleando la prueba de Wilcoxon. Con el objeto de evitar la pseudo-replicación (Ramírez, et al. 2000), se utilizaron los parasitoides sólo una vez y se cambió en cada repetición todo el material empleado (plantas y plantas con áfidos, olfatómetro, mangueras y frascos que contenían estímulos).

Se realizaron olfatometrías de doble elección entre plantas de alfalfa y trigo sin daño y plantas de alfalfa infestadas 4 días antes con 25 áfidos adultos de *A. pisum* y plantas de trigo infestadas 4 días antes con 25 adultos del áfido *S. avenae* en las mismas condiciones. En cada caso se emplearon: i)

parasitoides sin experiencia de oviposición (los parasitoides fueron retirados de la colonia como momias, luego fueron apareados y sujetos a experimentación sin tener acceso a plantas o áfidos), o ii) parasitoides con experiencia de oviposición (a los parasitoides se les permitió caminar y oviponer individualmente por espacio de tres horas en una planta de alfalfa o trigo infestada en las mismas condiciones que aquellas destinadas a ser fuente de estímulos).

RESULTADOS

Experimentos con *A. ervi* colectado en *A. pisum* en alfalfa

Cuando los parasitoides provenían de alfalfa, tanto aquellos carentes de experiencia como aquellos sujetos a experiencia de oviposición, no mostraron preferencia significativa por los volátiles provenientes de plantas de alfalfa o trigo, o volátiles provenientes de plantas infestadas con sus respectivos áfidos hospederos (Tabla 1).

Experimentos con *A. ervi* colectado en *S. avenae* en trigo

En el caso de los parasitoides provenientes de trigo, aquellos carentes de experiencia de oviposición mostraron preferencia por los volátiles provenientes del complejo *A. pisum* - alfalfa ($p < 0,01$), pero no por los volátiles provenientes de plantas de alfalfa o trigo. Sin embargo, cuando los parasitoides tuvieron experiencia de oviposición, los resultados de elección no fueron significativos tanto para los estímulos provenientes de plantas de alfalfa y trigo como para los estímulos provenientes de los complejos planta-hospedero (Tabla 2).

TABLA 1

Efecto de la experiencia de oviposición sobre las preferencias olfativas del parasitoide *Aphidius ervi* proveniente del hospedero primario *Acyrtosiphon pisum*, criado en alfalfa, ante plantas de trigo y alfalfa (T y A) y plantas de trigo infestadas con *S. avenae* (T+Sa) y plantas de alfalfa infestadas con *A. pisum* (A+Ap). El número de repeticiones fue 12 en todos los casos

Tratamiento	Tiempo en A (seg)	Tiempo en T (seg)	P	Tiempo en A+Ap (seg)	Tiempo en T+Sa (seg)	P
Sin experiencia de oviposición	205 ± 205	285 ± 183	0,20	250 ± 247	356 ± 269	0,43
Con experiencia de oviposición	267 ± 185	370 ± 289	0,48	397 ± 338	158 ± 191	0,24

DISCUSION

Respuesta de *A. ervi* ante volátiles provenientes de plantas intactas

Independientemente de su origen en alfalfa o trigo, en ausencia de experiencia de oviposición, *A. ervi* no respondió diferencialmente a los volátiles provenientes de plantas intactas de alfalfa o trigo, probablemente debido a que los compuestos químicos emitidos por estas plantas, no constituyen señales eficientes para el forrajeo del parasitoide. Este resultado es compatible con lo informado por Du *et al.* (1996) para *A. ervi* ante volátiles provenientes de plantas intactas de haba (*Vicia faba* L.), los cuales resultaron menos atractivos que aquellos provenientes del complejo planta-hospedero o aquellos provenientes de plantas previamente dañadas por herbivoría.

La experiencia de oviposición de *A. ervi* proveniente de alfalfa o trigo en los complejos planta-hospedero correspondientes tampoco generó, independientemente del origen del parasitoide, una preferencia significativa hacia los volátiles provenientes de las respectivas plantas intactas. Aunque Du *et al.* (1998) encuentran algunos compuestos volátiles comunes entre aquellos provenientes de plantas de haba sin daño y aquellos provenientes del complejo haba - *A. pisum*, Powell *et al.* (1998) y Guerrieri *et al.* (1999) han demostrado que los volátiles emanados de los complejos planta-hospedero difieren cualitativa y cuantitativamente de aquellos provenientes de plantas intactas, y la experiencia de oviposición suele incrementar las preferencias de los parasitoides hacia los volátiles emanados de los complejos planta-hospedero en los cuales ocurrió dicha experiencia (Guerrieri *et al.*, 1997., Storeck *et al.*, 2000). En el caso del presente experimento los estímulos provinieron sólo de plantas, y por tanto serían diferentes de aquellos frente a los

cuales ocurrió la oviposición. Esta situación se reflejaría en la indiferencia de los parasitoides, independientemente de su origen (alfalfa o trigo), frente a los volátiles ofrecidos.

Respuesta de *A. ervi* ante volátiles provenientes de complejos planta-hospedero

En ausencia de experiencia de oviposición, *A. ervi* proveniente de trigo respondió preferentemente a los volátiles del complejo alfalfa-*A. pisum*, mientras que el parasitoide proveniente de alfalfa no respondió con preferencias hacia ninguno de los complejos planta-hospedero. Cuando adquirió experiencia de oviposición, independientemente de su origen, el parasitoide no respondió con preferencias hacia ninguno de los volátiles de los complejos ofrecidos.

Considerando la influencia del tamaño de hospedero en la conducta de forrajeo (Sequeira & Mackauer, 1993; Mackauer, 1996; Yves & Settle 1996) y dado el valor diferencial de *A. pisum* y *S. avenae* para *A. ervi*; el comportamiento de elección del parasitoide ante diversos hospederos puede ser interpretado sobre la base de la sensibilidad al riesgo de un organismo forrajeador cuando se enfrenta al compromiso entre utilidad y recompensa, como describen Stephens & Krebs (1986) y Stephens (1990). En el caso de *A. ervi*, bajo el supuesto de que, como insecto forrajeador, efectúa respuestas dirigidas y no accidentales o aleatorias, su comportamiento de elección frente a diversos hospederos que le conduzcan a diferentes niveles de adecuación, podría explicarse utilizando una Función de Utilidad que relacione la utilidad (por ejemplo la supervivencia del parasitoide), con la recompensa (por ejemplo la adecuación obtenida en hospederos provenientes de distintas plantas tales como trigo o alfalfa). Esta función mostraría comportamientos ya sea de aversión o de propen-

TABLA 2

Efecto de la experiencia de oviposición sobre las preferencias olfativas del parasitoide *Aphidius ervi* proveniente del hospedero alternativo *Sitobion avenae*, criado en trigo ante plantas de trigo y alfalfa (T y A) y plantas de trigo infestadas con *S. avenae* (T+Sa) y plantas de alfalfa infestadas con *A. pisum* (A+Ap).

Tratamiento	N	Tiempo en A (seg)	Tiempo en T (seg)	P	N	Tiempo en A+Ap (seg)	Tiempo en T+Sa (seg)	P
Sin experiencia de oviposición	13	332 ± 219	240 ± 164	0,64	12	465 ± 286	91,53 ± 93,07	0,01
Con experiencia de oviposición	12	350 ± 259	171 ± 129	0,05	8	339 ± 302	371,51 ± 327,72	0,88

sión al riesgo: en la figura 1A, el organismo forrajeador tiene una mayor probabilidad de perder utilidad que de ganarla y se comporta como averso al riesgo de incrementar la recompensa, en cambio en la figura 1B, el organismo forrajeador tiene mayor probabilidad de ganar utilidad, que de perderla, y se comporta como propenso al riesgo de incrementar recompensa.

La figura 2 muestra una posible función de utilidad para *A. ervi* forrajeador en el sistema trigo-alfalfa, y que incluye un primer segmento con *A. ervi* establecido en trigo y un segundo con *A. ervi* establecido en alfalfa. Se trata de una función que acopla las funciones correspondientes a la figura 1 (A y B) y que por tanto relaciona aversión y propensión a la toma de riesgos: en el primer segmento, el parasitoide se enfrentaría a la probabilidad de perder adecuación al permanecer en trigo o ganarla al migrar hacia alfalfa, comportándose en consecuencia como averso al riesgo de mantener una adecuación disminuída (figura 1A). Entonces, y ante la elección entre hospederos de baja calidad (*S. avenae* en trigo) y aquellos de elevada calidad (*A. pisum* en alfalfa), su elección se dirigiría únicamente hacia hospederos en alfalfa (Figura 2, flecha a). Esto concuerda con los resultados obtenidos en la segunda columna de la tabla 2, que indican que *A. ervi* sin experiencia de oviposición proveniente de trigo prefiere los volátiles provenientes del complejo alfalfa-*A. pisum*. El insecto elige entonces los volátiles del complejo planta-hospedero que le ofrece mayor adecuación. En el segundo segmento, la adecuación del parasitoide es óptima por lo que éste mostraría un comportamiento de propensión al riesgo de mantener o disminuir su adecuación, lo que se traduciría en falta de preferencia por los volátiles provenientes de los complejos planta-hospedero (Tabla 1), siendo posible tanto que el parasitoide se traslade a trigo como que permanezca en alfalfa (Figura 2, flechas b y c).

Existe evidencia de que el aprendizaje asociativo, a través de la experiencia de oviposición, incrementaría las preferencias del parasitoide por el complejo planta-hospedero donde ésta tiene lugar (Du et al. 1996, 1998). En el caso del parasitoide *A. ervi* proveniente de *S. avenae*, la falta de preferencia significativa por los volátiles del complejo trigo-*S. avenae* luego de la experiencia de oviposición en éste, podría deberse a que el aprendizaje asociativo contrarrestaría la preferencia mostrada inicialmente por el parasitoide hacia

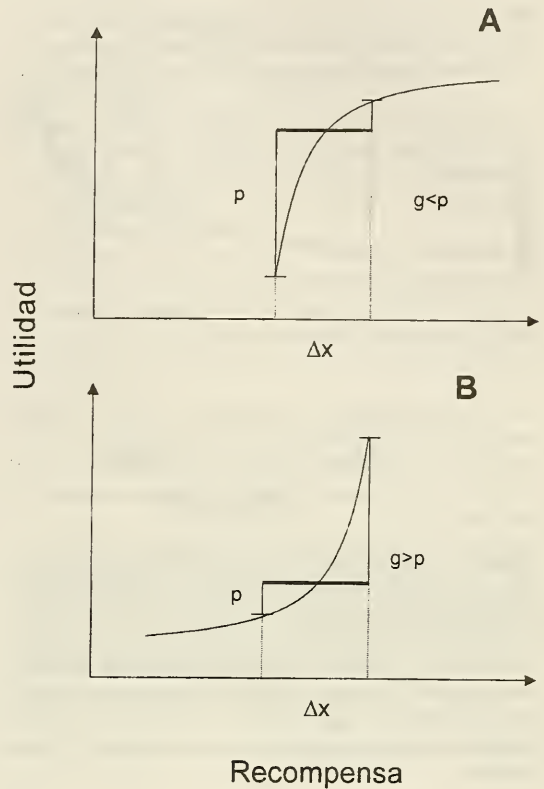


Figura 1. Diferentes comportamientos de sensibilidad al riesgo cuando el mismo número de unidades de recompensa (Δx) pueden ser perdidas o ganadas por el forrajeador. La ganancia y la pérdida tienen igual probabilidad. En A, el forrajeador es averso al riesgo debido a que podría perder más utilidad que la que podría ganar; la función de utilidad es cóncava hacia abajo. En B, el forrajeador es propenso al riesgo debido a que podría ganar más de lo que perdería; la función de utilidad es cóncava hacia arriba.

el hospedero que le ofrece mayor adecuación (*A. pisum* en alfalfa). Esta situación resultaría en una ausencia de preferencia por parte del parasitoide hacia los volátiles de alguno de los complejos planta-hospedero, y señalaría que la búsqueda de un hospedero que brinde mayor adecuación es tan importante como el aprendizaje asociado a la experiencia de oviposición. Esto complementa los resultados obtenidos por Lewis & Takasu (1990) que muestran que los parasitoides priorizan el estado fisiológico a la oviposición, inclusive por encima del aprendizaje asociativo.

Finalmente, si se considera que los comportamientos adaptativos están dirigidos a incrementar la adecuación de un organismo, es posible que el

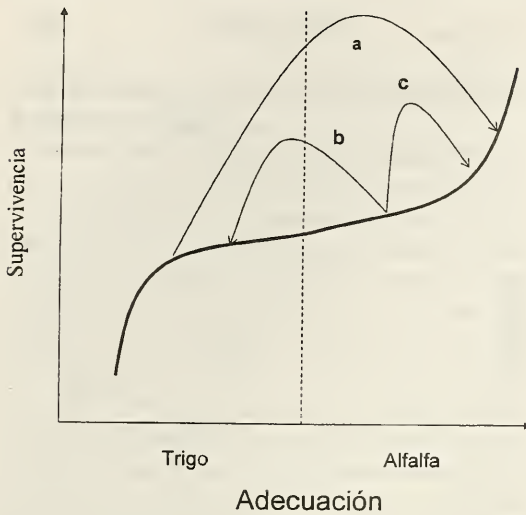


Figura 2. Comportamiento de *A. ervi* en Chile. Los parasitoides provenientes de trigo se oponen al riesgo de mantener o disminuir su adecuación, inclinando sus preferencias por el complejo alfalfa-áfidos con el fin de incrementar su estado de adecuación (flecha a), mientras que aquellos provenientes de alfalfa serían propensos al riesgo, escogiendo indistintamente hospederos de alfalfa o de trigo (flechas b y c), de *A. ervi* en Chile, frente a sus dos áfidos hospederos: *S. avenae* en trigo y *A. pisum* en alfalfa.

cambio de hospedero desde trigo hacia alfalfa sea un comportamiento adaptativo, dada la mayor adecuación obtenida por el parasitoide en este último cultivo. De manera similar, el paso de parasitoides de alfalfa a trigo también representaría un comportamiento adaptativo debido a la ampliación de nicho de *A. ervi* hacia los cereales, lo que permitiría parasitar un mayor número de áfidos. Es interesante constatar que en Chile central, esta situación ha traído como consecuencia un aparente desplazamiento competitivo de parasitoides especialistas en áfidos de cereales, tales como *Aphidius rhopalosiphii* y *Aphidius uzbekistanicus* por parte de *A. ervi* (Gerding *et al.*, 1989; Starý *et al.*, 1993; Starý, 1993).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado con fondos del proyecto FONDECYT (1990711), y Cátedra Presidencial en Ciencias otorgada a HMN, y es parte de las actividades del Centro de Estudios Avanzados en Ecología e Investigación en Biodiversidad financiado por la Iniciativa Científica Milenio (P99-103-

F-ICM). M.O-C recibió una beca de la Red Latinoamericana para la Investigación de Productos Naturales Bioactivos (LANBIO) durante el desarrollo de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- BATTAGLIA, D., PENNACCHIO, F., MARINCOLA, G. & A. TRANFAGLIA (1993) Cornicle secretion of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) as a contact kairomone for the parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology* 90: 423-428.
- BLACKMAN, R.L. & V.F. EASTOP (1984) *Aphids on the worlds crops. An identification guide.* John Wiley & Sons. Bath, U.K.
- DE FARIAS, A. M. & K. R. HOPPER (1997) Responses of female *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to host and plant-host odors. *Environmental Entomology* 26: 989-994.
- DU, Y.-J., G.M. POPPY & W. POWELL (1996) Relative importance of semiochemicals from the first and second trophic level in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology* 22: 1591-1605.
- DU, Y., G. M. POPPY, W. POWELL, J. A. PICKETT, L. J. WADHAMS & C. M. WOODCOCK (1998) Identificación de semioquímicos liberados durante el alimentación de áfidos que atraen al parasitoide *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology* 24: 1355-1368.
- GERDING, P.M., S.E. ZUÑIGA, E. C. QUIROZ, M. H. NORAMBUENA & M.R. VARGAS (1989) Abundancia relativa de los parasitoides de *Sitobion avenae* (F.) y *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) (Homoptera: Aphididae) en diferentes áreas geográficas de Chile. *Agricultura Técnica (Chile)* 49: 104-114.
- GUERRIERI, E., F. PENNACCHIO & E. TREMBLAY (1993) Flight behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant and host volatiles. *European Journal of Entomology* 90: 415-421.
- GUERRIERI, E., PENNACCHIO, F. & E. TREMBLAY (1997) Effect of adult experience on in-flight orientation to plant and plant-host complex volatiles in *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera, Braconidae). *Biological Control* 10: 159-165.
- GUERRIERI, E., G.M. POPPY, W. POWELL, E. TREMBLAY, & F. PENNACCHIO (1999) Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1247-1262.
- LEWIS, W. J. & K. TAKASU (1990) Use of learned odours by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. *Nature* 348: 635-636.
- MACKAUER, M. (1996) Sexual size dimorphism in solitary parasitoid wasps: influence of host quality. *Oikos* 76: 265-272.
- PETTERSSON, J. (1970) Studies on *Rhopalosiphum padi* (L.). I. Laboratory studies of olfactometric responses to the winter host *Prunus padu* (L.). *Lantbrukshogskolan Annalen* 36: 381-399.
- POWELL, W & Z. ZHI-LI (1983) The reactions of two cereal aphid parasitoids, *Aphidius uzbekistanicus uzbekistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food-plants. *Physiological*

- Entomology 8: 439-443.
- POWELL, W., F. PENNACCHIO, G. M. POPPY & E. TREMBLAY (1998) Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae). *Biological Control 11*: 104-112.
- RAMIREZ, C., FUENTES-CONTRERAS, E., RODRIGUEZ, L. C. & H. M. NIEMEYER (2000) Pseudoreplication and its frequency in olfactometric laboratory studies. *Journal of Chemical Ecology 26*: 1423-1431.
- SEQUEIRA, R. & M. MACKAUER (1993) Seasonal variation in body size and offspring sex ratio in field populations of the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Oikos 68*: 340-346.
- STARÝ, P., M. GERDING, H. NORAMBUENA & G. REMAUDIÈRE (1993) Environmental research on aphid parasitoid biocontrol agents in Chile (Hym., Aphidiidae; Hom., Aphidoidea). *Journal of Applied Entomology 115*: 292-306.
- STARÝ, P. (1993) The fate of released parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) for biological control of aphids in Chile. *Bulletin of Entomological Research 83*: 633-639.
- STEPHENS, D.W. & J.R. KREBS (1986) Foraging theory. Princeton University Press. 247 pp.
- STEPHENS, D.W. (1990) Foraging theory: up, down, and sideways. *Studies in Avian Biology 13*: 444-454.
- STORCK, A., G.M.POPPY, H.F. VAN EMDEN & W. POWELL (2000) The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid *Aphidius colemani*. *Entomologia Experimentalis et Applicata 97*: 41-46.
- TUMLINSON, J.H., W.J. LEWIS & L.E.M. VET (1993) How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American*: 100-106.
- VET, L.E.M. & DICKE, M. (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology 37*: 141-172.
- VET, L.E.M., LEWIS, W.J., PAPA, D.R. & VAN LENTEREN, J.C. (1990) A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *Journal of Insect Behavior 3*: 471-490.
- VET, L.E.M. & A. W. GROENEWOLD (1990) Semiochemicals and learning in parasitoids. *Journal of Chemical Ecology 16*: 3339-3135.
- WELLINGS, P.W., R. MORTON & P J. HART (1986) Primary sex-ratio and differential progeny survivorship in solitary haplo-diploid parasitoids. *Ecological Entomology 11*: 341-348.
- WICKREMASINGHE, M.G.V. & H.F. VAN EMDEN (1992) Reactions to adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphii*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiological Entomology 17*: 297-304.
- YVES, A. R. & W. H. SETTLE (1996) The failure of a parasitoid to persist with a superabundant host: the importance of the numerical response. *Oikos 75*: 269-278.