

Identificadas dos especies de Hymenoptera como probables parasitoides de *Drosophila suzukii* en una plantación ecológica de cerezos en Begues

Núria Cuch-Arguimbau (Agrupació de Defensa Vegetal (ADV) de Fruita del Baix Llobregat. Can Comas, El Prat de Llobregat, Barcelona; nuriacuch@yahoo.com)

L. Adriana Escudero-Colomar (IRTA Mas Badia. La Tallada d'Empordà, Girona; adriana.escudero@irta.cat)

Mattias Forshage (Entomology Department, Swedish Museum of Natural History, Stockholm Sweden; Forshage@ebc.uu.se)

Juli Pujade-Villar (Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Departament de Biologia Animal, Barcelona, Spain; jpujade@ub.edu)

Drosophila suzukii (Diptera: Drosophilidae) es una especie originaria de Asia que fue detectada en Catalunya en el 2008. Desde entonces, su expansión por Europa ha sido imparable, produciendo grandes pérdidas en los cultivos de fruta como los de cerezas, fresas, arándanos, frambuesas, ciruelas y otras frutas de pulpa blanda. En una finca de cultivo ecológico de cerezas situada en el noreste de la península Ibérica, se ha efectuado un estudio del parasitismo sobre este drosófilo. Dos especies han sido detectadas: *Pachycrepoideus vindemniae* (Chalcidoidea: Pteromalidae) y *Leptopilina boulardi* (Cynipoidea: Figitidae: Eucoilinae). Se discute la importancia de estas especies en el control de *D. suzukii* y se dan datos sobre algunos aspectos biológicos de todas las especies implicadas.

Key words: *Drosophila suzukii*, parasitoidismo, *Pachycrepoideus vindemniae*, Pteromalidae, *Leptopilina boulardi*, Figitidae, Catalunya.

INTRODUCCIÓN

La familia Drosophilidae (Diptera) agrupa moscas de pequeño tamaño asociadas normalmente a frutos sobremadurados (dañados o podridos) o a restos vegetales en descomposición, fuente de alimento de las larvas. *Drosophila suzukii* (MATSUMURA, 1931) es una especie originaria de Asia, descrita en Japón (MATSUMURA, 1931) y es una de las pocas especies de *Drosophila* capaces de alimentarse de los frutos sanos, mientras aún están adheridos en la planta, madurando. La larvas, que se alimentan de la pulpa de la fruta, provocan el hundimiento de las paredes de la misma justo por encima del lugar donde se están alimentando, favoreciendo de esta forma las infecciones secundarias por hongos o bacterias que provocan su deterioro, apareciendo podredumbres que facilitan el ataque de otros insectos (como es el caso de otras drosófilas, por ejemplo).

El problema de esta especie queda patente al conocer los datos de su biología (WALSH *et al.*, 2011). Así, aunque el número de generaciones puede variar entre 3-13 según la zona geográfica, este número siempre es alto en las zonas templadas (KANZAWA, 1939; WALSH *et al.*, 2011). El ciclo completo dura, según la temperatura, entre 1-2 semanas; los adultos pueden vivir entre 21 y 66 días. De media, las hembras pueden poner de 1 a 3 huevos en cada ovoposición, pero con una media de unos 380 huevos a lo largo de su vida. Hembras diferentes pueden visitar el mismo fruto múltiples veces, por lo cual, el número final de adultos puede ser de varias decenas por fruto. Los adultos pueden pasar por un estado de diapausa reproductiva hibernar (KANZAWA, 1839; MITSUI *et al.*, 2010) llegando a soportar temperaturas inferiores a 0°C (KIMURA, 2004); aunque son sensibles a la desecación, pueden desarrollar resistencias para combatirla (DAVIDSON, 1990; BRADLEY *et al.*, 1999).

La primera cita en Europa corresponde al 2008, cuando fue detectada en Tarragona, entre Rasquera y El Perelló por Gemma Calabria (Departament de Genètica, Universitat de Barcelona), en trampas con atrayente de plátano fermentado (HAUSER *et al.*, 2009; CALABRIA *et al.*, 2012). A partir de este momento se cita, en muy poco tiempo, en varios países europeos (CALABRIA *et al.*, 2012) y en el año 2010 se incluye esta especie en la Red de Alerta Europea (EPPO Alert list: http://www.eppo.int/QUARANTINE/Alert_List/insects/drosophila_suzukii.htm). En

la actualidad ha sido detectada en prácticamente todas las comarcas catalanes. En la comarca del Baix Llobregat se identificó a *D. suzukii* como la causante de la pérdida del 100% de la cosecha de cerezas en algunas fincas. El objetivo de este estudio es detectar las especies potencialmente parasitoides de las larvas de *D. suzukii* en una finca de agricultura ecológica de la comarca citada.



Figura 1. Mapa donde se indican las comarcas de Catalunya, en gris oscuro señalado la del Baix Llobregat, y en rojo el municipio de Begues. Imagen a partir de: http://es.wikipedia.org/wiki/Bajo_Llobregat.

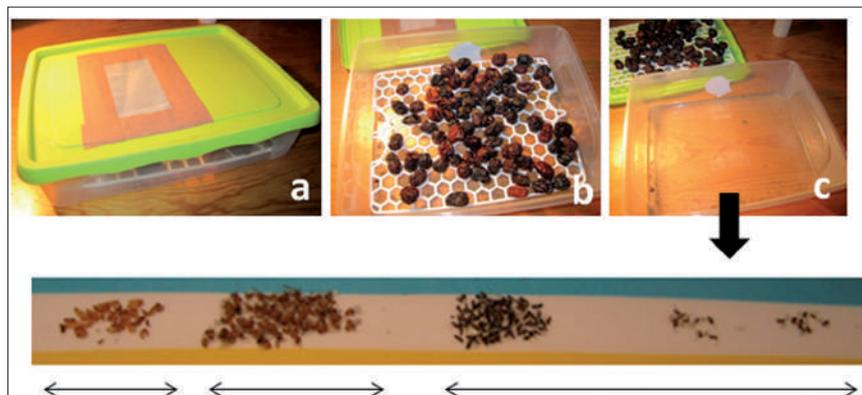


Figura 2. Insectario (a), una muestra de cerezas (b) y los insectos que han evolucionado (c). Dichos insectos han sido separados por grupos, larvas (izquierda), drosófilas (centro) y parasitoides (derecha).

Material y métodos

En una finca comercial de cerezos situada en la población de Begues (Baix Llobregat, Barcelona, Catalunya) (Figura 1), conducida bajo la normativa establecida por la agricultura ecológica, se tomaron 6 muestras de 75 cerezas cada una. Dicha parcela comercial, presentó un altísimo nivel de daños por *D. suzukii*, por lo cual se dejó de recolectar. Los primeros daños en esta finca se detectaron el 10 de junio de 2011 en un campo de cerezos colindante con el muestreado.

Las muestras fueron recogidas el 5 de julio por técnicos de la ADV de Fruita del Baix Llobregat y se pusieron en 6 insectarios distintos (Figura 2a) para que evolucionaran. Los insectos obtenidos cayeron al fondo del insectario (Figuras 2b-c). Las captures se contabilizaron en noviembre, cuando todos los insectos habían muerto.

La identificación de *D. suzukii* se realizó en el IRTA Mas Badia y en la ADV de Fruita del Baix Llobregat.

Las especies de parasitoides fueron identificadas en el Departament de Biologia Animal de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona y en el Entomology Department, del Swedish Museum of Natural History de Estocolmo, Suecia.

Las imágenes de la morfología de *D. suzuki* se obtuvieron con el estereomicroscopio Zeiss Discovery V8 que tiene una cámara digital acoplada del modelo INFINITYX-21C, capaz de transferir imágenes

Nº de muestra	Adults <i>D. suzukii</i>		Adults de <i>Drosophila</i> (no <i>D. suzukii</i>)	Total adults <i>Drosophila</i> (<i>inclosa D. suzukii</i>)	Total larves <i>Drosophila</i> (<i>inclosa D. suzukii</i>)	<i>Pachycrepoides vindemmiae</i> (Hym., Pteromalidae)			<i>Leptopilina houlardi</i> (Hym., Figitidae: Eucolliinae)		
	♂	♀				♂	♀	total	♂	♀	total
1	4	*	*	64	27	20	38	58	2	8	10
2	2	9	26	37	52	37	55	92	5	4	9
3	0	8	29	37	35	21	38	59	1	5	6
4	1	7	22	30	28	27	21	48	2	1	3
5	2	6	50	58	34	32	64	96	2	12	14
6	0	4	15	19	45	39	50	89	1	2	3
Total	9	34	142	245	221	176	266		13	32	
Total per grups				466		442			45		
Total exemplars				953							
Total (mostres 2 a 6)	5	34	142	181	194	156	228		11	24	
Total per grups (mostres 2 a 6)				375		384			35		
Total exemplars (mostres 2 a 6)				794							

Tabla 1. Datos de la fauna obtenida a partir de la recolección de cerezas (*no pudieron identificarse las hembras de *D. suzukii* entre las drosófilas de la muestra 1; sólo se identificaron los machos. Por esto los datos de la muestra 1 no han sido contabilizados en el estudio).

nes a un ordenador portátil. El programa DeltaPix View-Pro AZ fue empleado posteriormente para combinar una serie de imágenes (generalmente representada por 15 planos focales) en una sola imagen focal.

Las imágenes de los parasitoides se realizaron en los Serveis Científico-Tècnics (STC) de la Universitat de Barcelona a 10 KV con Leica 360; las muestras fueron recubiertas con oro.

Resultados y discusión

En la Tabla 1 se muestran los resultados obtenidos en los muestreos realizados.

De los individuos adultos capturados (muestra 2 a 6), el 48,27% fue identificado como perteneciente a la especie *D. suzukii* y el 51,73% a otras especies de *Drosophila* (Tabla 1). Las especies de himenópteros parasitoides encontradas fueron: *Pachycrepoides vindemmiae* (Rondani, 1875)

(Chalcidoidea: Pteromalidae) y *Leptopilina bouvardi* Barbotin, Carton & Kelner-Pillault, 1979 (Cynipoidea: Figitidae: Eucoilinae) (Tabla 1).

Drosophila suzukii es un díptero pequeño, aproximadamente de 2 a 3,5 mm de longitud y de 5 a 6,5 mm de envergadura. Su cuerpo es de color amarillo a marrón con bandas más oscuras en el abdomen. Tiene los ojos rojos. Los machos son fácilmente identificables, ya que presentan dos manchas negras en el margen de las alas y dos bandas oscuras en el primer par de patas (Figura 3a). Las manchas de las alas, aunque casi siempre presente en los machos, es una característica morfológica que puede variar (BEERS *et al.*, 2011), por lo cual también se han de observar otros caracteres morfológicos para la correcta identificación del macho de la especie. Las hembras (Figura 3b) se han de identificar por la genitalia, ya que no tienen los caracteres morfológicos citados en los machos. El ovipositor es más grande que en las especies autóctonas y presenta los bordes serrados debido a la presencia de dos hileras de dientes (Figura 3b). Las larvas son pequeñas, blancas y cilíndricas, llegando a los 3,5 mm de longitud. A diferencia de las otras moscas del vinagre (drosófilas), que son atraídas principalmente por podredumbres o fruta fermentada, *D. suzukii* ataca la fruta fresca y madura poniendo huevos bajo la piel. Las larvas nacen y crecen dentro de la fruta. El hecho de haber obtenido en las muestras examinadas también otras especies de *Drosophila* (Tabla 1) sólo indica que estas otras especies han atacado los frutos ya dañados, o bien por hongos (introducidos de manera fortuita durante la oviposición de *D. suzukii*) o bien por la acción sobre la fruta de las larvas de este díptero.

Pachycrepoideus vindemmiae (Figura 4a) es una especie cosmopolita citada en más de 60 países (NOYES, 2002). Ha sido introducida en numerosos países para el control biológico (DOMÍNGUEZ-MÉNDEZ *et al.*, 2008). En España se detectó por primera vez en la comunidad valenciana como resultado de la búsqueda e identificación de himenópteros parasitoides exóticos de la mosca mediterránea de la fruta (BEITIA *et al.*, 2007). Se trata de un ectoparasitoide solitario; la hembra deposita un solo huevo dentro del pupario, pero sobre el cuerpo de la pupa. Antes de efectuar la puesta, la hembra inyecta un veneno dentro del cuerpo de la víctima, que la inmoviliza permanentemente (WANG & MESSING, 2004a). La reproducción es por partenogénesis arrenótoca, es decir, los huevos que deposita la hembra, si están fecundados darán lugar a hembras diploides, y si no lo están darán lugar a machos haploides. Las hembras son sinovigénicas, de manera que cuando

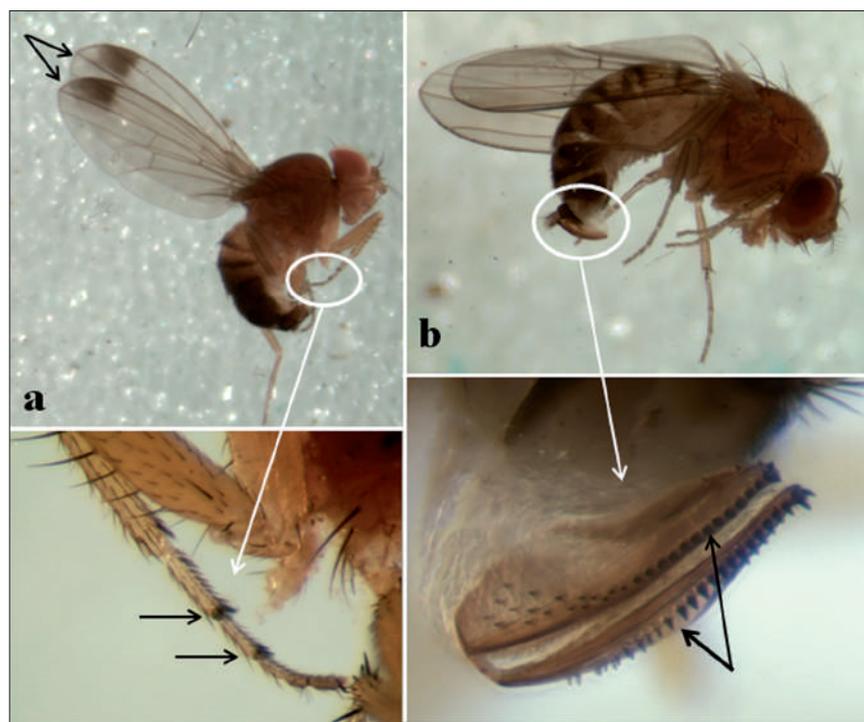


Figura 3. Adultos de *Drosophila suzukii*: macho (a) y hembra (b) indicando las características morfológicas que permiten identificar a la especie. Imágenes Mar Ferrer-Suay.

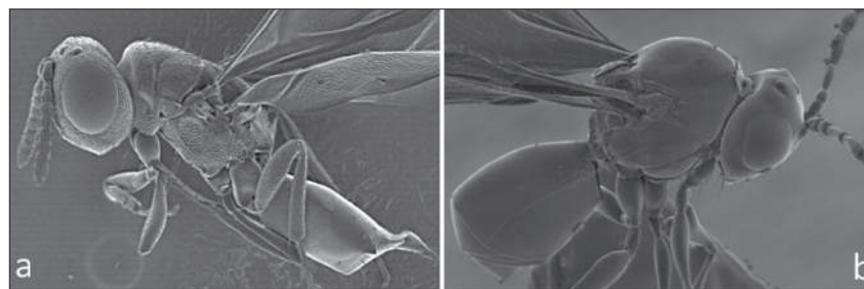


Figura 4. Parasitoides: (a) hembra de *Pachycrepoideus vindemmiae* (Pteromalidae) y (b) macho de *Leptopilina bouvardi* (Figitidae: Eucoilinae). Imágenes Palmira Ros-Farré.

emerge la hembra adulta todavía no posee todos los óvulos maduros y éstos maduran a lo largo de su vida. Es un parasitoide generalista capaz de atacar larvas de muchas especies de Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera. Su relevancia como agente de control biológico es controvertida ya que se considera un hiperparasitoide facultativo (GODFRAY, 1994), es decir, las hembras son capaces de parasitar otros parasitoides primarios (WANG y MESSING, 2004b) como *Diachasmimorpha fullawayi*, *D. tryoni*, *Psytalia humilis* (Hymenoptera: Braconidae), *Coptera silvestrii* (Hymenoptera: Diapriidae), *Tetrastichus giffardianus* (Hymenoptera: Eulophidae) e incluso cuatro especies parasitoides de Tephritidae (Diptera) utilizadas en programas de control



Figura 5. Cicatriz lateral en una hembra de *D. suzukii* provocada por el encapsulamiento del parasitoide *L. bouvardii*. Imagen Mar Ferrer-Suay.

Insecticida

SUMIFIVE® PLUS

INSECTICIDA PIRETROIDE POLIVALENTE



Nuevos Usos:
Anarsia, Grapholita y
Pulgones en
**Melocotonero y
Albaricoquero.**
Plazo de seguridad: 3 días



MÚLTIPLES USOS, ÓPTIMA ELECCIÓN.

www.kenogard.es

KENOGARD
CULTIVAMOS LA INVESTIGACIÓN

biológico, los Braconidae (Hymenoptera): *Fopius arisanus*, *D. longicaudata*, *D. kraussii* y *Psytalia cf concolor* (para esta última cita consultar el estudio de YOKOYAMA *et al.*, 2006). En el presente estudio, el parasitoid obligado sería *Leptopilina bouhardi*, ya que se conoce que *P. vindemmiae* ataca este género (VAN ALPHEN & THUNNISSEN, 1983). Recientemente ha sido citada como parasitoid de pupas de *D. suzukii* [Brown, Shearer, Miller, & Thistlewood, 2011. *The discovery and rearing of a parasitoid (Hymenoptera: Pteromalidae) associated with spotted wing drosophila, Drosophila suzukii, in Oregon and British Columbia. The 59th Annual Meeting of the Entomological Society of America*]. Este hallazgo representa la primera cita de esta especie en este huésped en Europa y la segunda en *D. suzukii*.

Leptopilina bouhardi (Figura 4b) es un parasitoid de *Drosophila* (HERTLEIN, 1986) de origen africano, originariamente descrito en Francia por Barbotin *et al.* (1979), de distribución cosmopolita (CARTON, 1984), que se encuentra ampliamente extendida en la región Holártica (ALLEMAND *et al.*, 2003; SEYDOHODEI, 2011). Son endoparasitoides cenobiontes de larvas de dípteros y, junto con los Opiinae (Braconidae) son los enemigos naturales más importantes de las moscas frugívoras (Tephritidae, Lonchaeidae y Drosophilidae), según indica Guimarães *et al.* (2003).

Las hembras se mueven orientadas por la percepción de olores volátiles liberados por las moscas en las frutas (HEDLUND *et al.*, 1996; COUTY, 1999), las levaduras (VET, 1985) y el etanol (CARTON, 1978). Cuando se encuentran en una fruta infestada, las hembras localizan las larvas de drosófila con el sondeo del ovipositor, mediante la percepción de los productos de las mismas larvas (VET *et al.*, 1993) y las vibraciones (VET & ALPHEN, 1985). Además, estas señales evocan respuestas espontáneas memorizando los olores de la fruta cuando oviposita (PÉREZ-MALUF & KAISER, 1998).

Según indica Krzemien (2008), las hembras de *L. bouhardii* ponen los huevos en las larvas L2 de *Drosophila*. Dichas larvas pueden presentar una respuesta celular contra los huevos del himenóptero parasitoid ya que derivados de los prohemocitos, denominados lamelocitos, son liberados en la hemolinfa donde se adhieren externamente al huevo formando una cápsula de múltiples capas alrededor del huevo invasor. A este proceso se le llama encapsulación, en el que también se da un proceso de melanización. El oscurecimiento de los huevos encapsulados es debido a la necrosis de las células en lugar de a la deposición de melanina extracelular (Russo *et al.*, 1996). El huevo encapsulado

muere, probablemente por efectos de radicales libres citotóxicos o de quinonas, aunque la verdadera razón de su muerte no es del todo conocida (VASS & NAPPI 2000; MEISTER 2004). La neutralización del huevo parasitado permite el desarrollo de la drosófila e impide la proliferación del parasitoid. El resultado de esta inactivación (CARTÓN *et al.*, 2005) se puede observar como una cicatriz lateral tanto en la larva de la drosófila como en el díptero adulto (Figura 5). En el caso de que la respuesta inmune de la *Drosophila* falle, las larvas del himenóptero

podrán desarrollarse. Las avispas parasitoides utilizan distintas estrategias que pueden “engañar” a la respuesta del huésped. Así, *L. bouhardi* inyecta partículas similares a virus (VLP) producidas por las glándulas largas. Las proteínas presentes en el VLP inhiben la encapsulación cambiando la morfología de los lamelocitos, disminuyendo la capacidad adhesiva (RIZKI & RIZKI, 1984, 1990b; RIZKI *et al.*, 1990; LEMAITRE & HOFFMANN, 2007; SCHLENKE *et al.*, 2007). De esta manera la larva del parasitoid se desarrolla y la larva del drosófilido es devorada, emergiendo el himenóptero adulto en el estado de pupa del díptero.

Por otro lado, cuando las hembras parasitoides encuentran una larva de drosófila que ya ha sido parasitada, en general se abstienen de poner nuevos huevos (superparasitismo) buscando otras no parasitadas. Pese a esto, se ha observado en *L. bouhardi*, que algunas hembras a menudo superparasitan las larvas de *Drosophila* aunque sólo un parasitoid puede desarrollarse dentro de un huésped. Por tanto, cuando una hembra de *L. bouhardi* pone un huevo en un huésped ya parasitado condena la descendencia, ya que las larvas parasitoides entran en competencia y pueden desaparecer una de ellas o ambas. Recientemente se ha descubierto que este comportamiento de superparasitismo es en realidad causado por un virus heredado (LbFV: *Leptopilina bouhardi* Filamentous Virus) el cual manipula el

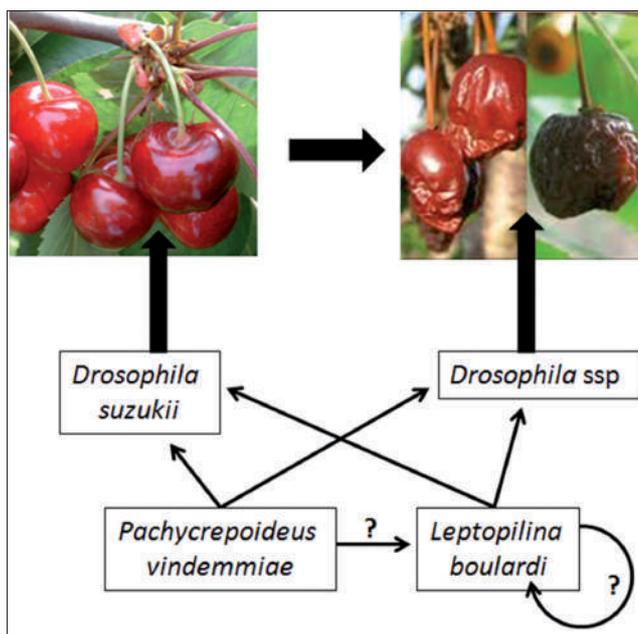


Figura 6. Posibles relaciones tróficas entre el cerezo, los drosófilidos y los parasitoides encontrados. Explicación en el texto. Foto izquierda Núria Cuch. Foto derecha Andreu Vila.

comportamiento natural de las hembras (VERALDI *et al.*, 2006). Se ha visto que el LbFV modifica la competencia interespecífica entre *L. bouhardi* y *L. heterotoma*; mientras *L. bouhardi* rápidamente supera *L. heterotoma* en ausencia del virus, *L. heterotoma* es capaz de mantener o incluso eliminar *L. bouhardi* en presencia del LbFV (PATOT, 2012). Este simbiote puede afectar la convivencia de las especies de *Leptopilina*. El descubrimiento de LbFV puede proporcionar ideas sobre la simbiogénesis en el origen de VLP que protege los parasitoides de la respuesta inmune del huésped (VERALDI *et al.*, 2009).

Independientemente de la biología concreta de los parasitoides, cada uno de ellos ataca solamente a un huésped, es decir, a partir de una larva de díptero no se obtendrá nunca dos adultos de parasitoid. Por tanto, los parasitoides han atacado o al huésped primario (*Drosophila* spp.) o al parasitoid primario, en el caso de *P. vindemmiae* a *L. bouhardi* o *L. bouhardi* a *L. bouhardi* (Figura 6). En el presente estudio y teniendo en cuenta lo anteriormente explicado, debido a que el total de larvas iniciales de Drosophilidae que había en la muestra era de 953 (Tabla 1), la media de larvas de *Drosophila* por cada cereza muestreada fue de $\bar{x} = 2,12$. Esto indica que el 51% de Drosophilidae podrían haber sido parasitadas por uno u otro parasitoid.

Aunque las especies parasitoides encontradas son capaces de atacar Drosophilidae en general, la

recolección de las muestras y los datos obtenidos permiten plantear diversas hipótesis:

- (i) Los adultos y larvas de *Drosophila* obtenidos y no identificados serían dípteros que atacaron la fruta cuando ésta ya presentaba síntomas de los daños causados por *D. suzukii* (Figura 6); por tanto, habrían ovipositado más tarde. Esto hace suponer que las larvas obtenidas tendrían que ser mayoritariamente de una especie diferente a *D. suzukii* ya que las de esta especie habrían llegado al estado adulto antes o bien ya estarían parasitadas.
- (ii) También, por la misma razón, y viendo además los elevados daños causados en el campo de cerezos por la presencia de *D. suzukii*, podríamos considerar que las especies parasitoides se habrían obtenido mayoritariamente de *D. suzukii*; aunque esta hipótesis requiere de más estudios para su confirmación.

A modo de resumen, se puede decir que en la zona estudiada se han encontrado dos posibles

parasitoides de *D. suzukii*: *Pachycrepoideus vindemmiae* y *Leptopilina boulardi*. Ambas especies son generalistas, y entre su rango de huéspedes se encuentra *Drosophila* ssp. La acción específica de cada una de ellas sobre *D. suzukii* ha de ser aún estudiada. En el presente trabajo, el número de adultos recuperados del Pteromáldo ha sido mucho mayor (prácticamente 10:1), que del Eucólido *L. boulardi*. Una posible explicación a este hecho sería las relaciones tróficas entre ellos que se representa en la Figura 6. Dado que *P. vindemmiae* puede también desarrollarse sobre *L. boulardi*, el número final de adultos obtenidos de esta especie sería menor que el del Pteromáldo.

Abstract

Drosophila suzukii (Diptera: Drosophilidae) is a species native from Asia that was discovered in Catalonia in 2008. Since then its growth has been unstoppable in Europe producing large losses in fruit crops such as cherries, blueberries, pears, plums, raspberries, strawberries and other soft fruit pulp. In an organic farm exploitation of cherry,

located in the northeast of the Iberian Peninsula, it has made a study of drosophilid parasitoidism. Two species have been identified: *Pachycrepoideus vindemmiae* (Chalcidoidea: Pteromalidae) and *Leptopilina boulardi* (Cynipoidea: Figitidae: Eucolilinae). We discuss the importance of these species in the control and data about biological aspects of all species involved is given.

Key words: *Drosophila suzukii*, parasitoidism, *Pachycrepoideus vindemmiae*, Pteromalidae, *Leptopilina boulardi*, Figitidae, Catalonia.

Agradecimientos: Los autores agradecen muy sinceramente a Mar Ferrer-Suay (Universitat de Barcelona) por haber realizado las fotos que ilustran los caracteres morfológicos distintivos de *D. suzukii*, a Palmira Ros-Farré (Universitat de Barcelona) por las fotografías de los parasitoides al microscopio electrónico, a Andreu Vila por la foto de las cerezas afectadas y a Fruits Montmany por su buena disposición para la realización de ensayos y muestreos en sus parcelas.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEMAND, R., LEMAITRE, C., FREY, F., BOULETREAU, M., VAVRE, F., NORDLANDER, G., ALPHEN, J.J.M. VAN, CARTON, Y., 2003. *Phylogeny of six African Leptopilina species (Hymenoptera: Cynipoidea, Figitidae), parasitoids of Drosophila, with descriptions of three new species*. Ann Soc Entomol Fr., 38: 319-332.
- BARBOTIN, F., CARTON, Y. & KELNER-PILLAULT, S., 1979. *Morphologie et biologie de Cothonaspis (Cothonaspis) boulardi n.sp., parasite de drosophiles*. Bull. Soc. Entomol. Fr., 84, 20-26.
- BEARDSLEY, J.W. & PERREIRA, W.D., 1999. *New records for Diptera in Hawaii*. Records of the Hawaii Biological Survey for 1998. Part 1: 51-57.
- BEERS, E.; BEGUN, D.; BOLDA, M.; BROWN, P.; BRUCK, D.; CAPRILE, J.; CASTAGNOLI, S.; COATES, W.; COOP, L.; DREVES, A.; GRANT, J.; HAMBY, K.; LEE, J.; LONG, L.; SHEARER, P.; WALSH, D.; WALTON, V.; ZALOM, F. 2011. *Biology and management of spotted wing Drosophila on small and Stone fruits: Year 1 reporting cycle*. http://groups.hort.oregonstate.edu/B6311707-0335-4FD2-9211-05A20A58646/FinalDownload/DownloadId-C53985E59A86172DE7E656AC1449A22/B6311707-0335-4FD2-9211-05A20A58646/system/files/Spotted_Wing_booklet-11-2.pdf
- BEITIA J.F., H.M. PÉREZ, E. GARZÓN, S. SANTIAGO, I. TARAZONA, J. MALAGÓN, J. TORMOS, J.V. FALCÓ. 2007. *Lucha biológica contra Ceratitis capitata: Himenópteros parasitoides autóctonos*. Terralia 63, 34-44.
- CALABRIA, G., MÁCA, J., BÄCHLI, G., SERRA, L. & PASCUAL, M., 2012. *First records of the potential pest species Drosophila suzukii (Diptera: Drosophilidae) in Europe*. Journal of Applied Entomology, 136: 139-147
- CARTON, Y. 1978. *Olfactory responses of Cothonaspis sp. (Hymenoptera: Cynipidae) to the food habit of its host (Drosophila melanogaster)*. Drosophila Inform. Serv., 53: 183-184.
- CARTON, Y., 1984. *Analyse expérimentale de trois niveaux d'interactions entre Drosophila melanogaster et le parasite Leptopilina boulardi (sympatrie, allopatrie, xénopatrie)*. Génét. Sél. Evol., 16(4) : 417-430.
- CARTON, Y., NAPPI, A.J. & POIRIE, M., 2005. *Genetics of anti-parasite resistance in invertebrates*. Developmental and Comparative Immunology, 29(1) 9-32.
- COUTY, A., KAISER, L., HUET, D. & PHAM-DELEGUE, M.H., 1999. *The attractiveness of different odour sources from the fruit-host complex on Leptopilina boulardi, a larval parasitoid of frugivorous Drosophila spp.* Physiological Entomology, 24(1):76-82.
- DAVIDSON, J.K., 1990. *Nonparallel geographic patterns for tolerance to cold and desiccation in Drosophila melanogaster and Drosophila simulans*. Australian Journal of Zoology, 38: 155-161.
- DOMÍNGUEZ MÉNDEZ, C., ALVES DOS SANTOS, E., FERNÁNDEZ SÁNCHEZ, R. & CAMPOS ARANDA, M., 2008. *Implicaciones del parasitismo de Pachycrepoideus vindemmiae (Hymenoptera: Pteromalidae) sobre pupas de diferentes edades de Ceratitis capitata (Diptera: Tephritidae)*. Memorias del VIII Congreso de la Sociedad Española de Agricultura Ecológica (SEAE) "Agricultura y Alimentación Ecológica. Bullas (Murcia, España).
- GUIMARÃES, J.A., GALLARDO, F.E., DIAZ, N.B. & ZUCCHI, R.A., 2003. *Eucolilinae species (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) parasitoids of fruit-infesting dipterous larvae in Brazil: identity, geographical distribution and host associations*. Zootaxa, 278: 1-23.
- HAUSER, M., GAIMARI, S. & DAMUS, M., 2009. *Drosophila suzukii new to North America*. Fly Times no. 43, 12-15.
- HEDLUND, K., VET, L. E. M. & DICKE, M., 1996. *Generalist and specialist parasitoid strategies of using odours adult drosophilid flies when searching for larval hosts*. Oikos, 77: 390-398.

- KANZAWA, T., 1939. *Studies on Drosophila suzukii Mats.* Kofu, Yamanashi Agric. Exp. Sta. 49 pp. Abstract in Review of Applied Entomology, 29: 622.
- KANZAWA, T., 2004. *Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions.* Oecologia, 140: 442–449.
- KRZEMIEN, J., 2008. *Control of larval hematopoiesis in Drosophila; microenvironment, precursors and cell lineage.* Tesis Doctoral, 166 p. Disponible a http://thesesups.ups-tlse.fr/393/1/Krzemien_Joanna.pdf.
- LEMAITRE, B. & HOFFMANN, J., 2007. *The host defense of Drosophila melanogaster.* Annu. Rev. Immunol., 25: 697–743.
- MATSUMURA S., 1931. *6.000 illustrated insects of Japan-empire.* Tokohshoin, Tokyo, 1497 pp. [In Japanese].
- MEISTER, M., 2004. *Blood cells of Drosophila: cell lineages and role in host defence.* Curr. Opin. Immunol., 16(1): 10–5.
- MIITSUI, H., BEPPU, K. & KIMURA, M.T., 2010. *Seasonal life cycles and resource uses of flower and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan.* Entomological Science, 13: 60–67.
- NOYES J.S. 2002. *Interactive catalogue of world chalcidoidea 2001.* Electronic compact disc by Taxapad, Vancouver, Canada and the Natural History Museum, London.
- PATOT, S. ALLEMAND, R., FLEURY, F. & VARALDI, J., 2012. *An inherited virus influences the coexistence of parasitoid species through behaviour manipulation.* Ecology Letters, disponible on-line: 04/2012; DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01774.x
- PÉREZ-MALUF, R. & KAISER, L., 1998. *Mating and Oviposition Experience Influence Odor Learning in Leptopilina boulardi (Hymenoptera: Eucoilidae), a Parasitoid of Drosophila.* Biological control, 11: 154–159.
- RIZKI, R. M. & RIZKI, T. M., 1984. *Selective destruction of a host blood cell type by a parasitoid wasp.* Proc. Natl. Acad. Sci. U S A, 81(19): 6154–6158.
- RIZKI, R. M. & RIZKI, T. M., 1990a. *Microtubule inhibitors block the morphological changes induced in Drosophila blood cells by a parasitoid wasp factor.* Experientia, 46(3): 311–5.
- RIZKI, R. M. & RIZKI, T. M., 1990b. *Parasitoid virus-like particles destroy Drosophila cellular immunity.* Proc.Natl. Acad. Sci. U S A, 87(21): 8388–8392.
- RIZKI, T. M., RIZKI, R. M., CARTON, Y., 1990. *Leptopilina heterotoma and L. boulardi: strategies to avoid cellular defense responses of Drosophila melanogaster.* Exp. Parasitol., 70(4): 466–475.
- RUSSO, J., DUPAS, S., FREY, F., CARTON, Y. & BREHELIN, M., 1996. *Insect immunity: early events in the encapsulation process of parasitoid (Leptopilina boulardi) eggs in resistant and susceptible strains of Drosophila.* Parasitology, 112: 135–142.
- SCHLENKE, T. A., MORALES, J., GOVIND, S., CLARK, A.G., 2007. *Contrasting infection strategies in generalist and specialist wasp parasitoids of Drosophila melanogaster.* PLoS Pathogens, 3(10): 1486–1501.
- SEYAAHOEI, M. A., ALPHEN, J. J.M. VAN & KRAAIJEVELD, K., 2011. *Genetic structure of Leptopilina boulardi populations from different climatic zones of Iran.* Ecology, 11: disponible on-line, <http://www.biomedcentral.com/content/pdf/1472-6785-11-4.pdf>.
- VAN ALPHEN, J. J.M. & THUNNISSEN, I., 1983. *Host selection and sex allocation by Pachycrepoideus vindemmiae Rondani (Pteromalidae) as a facultative hyperparasitoid of Asobara tabida Nees (Braconidae; Alysiinae) and Leptopilina heterotoma (Cynipoidea; Eucoilidae).* Neth. J. Zool., 33: 497–514.
- VARALDI J., PETIT S., BOULÉTREAU M., FLEURY F., 2006. *The virus infecting the parasitoid Leptopilina boulardi exerts a specific action on superparasitism behaviour.* Parasitology, 132: 747–756.
- VARALDI, J., PATOT, S., NARDIN, M. & GANDON, S., 2009. *Chapter 13: A Virus-Shaping Reproductive Strategy in a Drosophila Parasitoid.* Advances in Parasitology, 70: 333–363.
- VASS, E. & NAPPI, A.J., 2000. *Developmental and immunological aspects of Drosophilaparasitoid relationships.* J. Parasitol., 86(6): 1259–70.
- VET, L. E. M. & ALPHEN, J. J. M. VAN., 1985. *A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. 1. A qualitative study on Eucoilidae and Alysiinae.* Oikos, 77: 478–486.
- VET, L. E. M., SOKOLOWSKI, M. B., MACDONALD, D. E. & SNELLEN, H. 1993. *Response of a generalist and a specialist parasitoid to drosophilid larval kairomones.* J. Insect Behav., 6: 615–624.
- WALSH, D.B., BOLDA, M.P., GOODHUE, R.E., DREVES, A.J., LEE, J., BRUCK, D.J., WALTON, V.M., O'NEAL, S.D. & FRANK, G.Z. 2011. *Drosophila suzukii (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential.* Integrated Pest Management, 106: 289–295.
- WANG, X-G & MESSING, R.H., 2004a. *The ectoparasitic pupal parasitoid, Pachycrepoideus vindemmiae (Hymenoptera: Pteromalidae), attacks other primary tephritid fruit fly parasitoids: host expansion and potential non-target impact.* Biological Control, 31: 227–236
- WANG X.G., R.H. MESSING. 2004b. *The ectoparasitic pupal parasitoid, Pachycrepoideus vindemmiae (Hymenoptera: Pteromalidae), attacks other primary tephritid fruit fly parasitoids: host expansion and potential non-target impact.* Biological Control 31, 227–236.
- YOKOYAMA, V.Y., RENDON, P.A. & SIVINSKI, J. 2006. *Biological control of olive fruit fly (Diptera: Tephritidae) by releases of Psytalia cf. concolor (Hymenoptera: Braconidae) in California, parasitoid longevity in presence of the host, and host status of Walnut Husk Fly.* Proceedings of the 7th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance: 157–164.