

DISPERSIÓN, BUSQUEDA Y ACCESO AL HOSPEDADOR POR *Melittobia acasta* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE)

Jorge M. González¹ y Jorge B. Terán²

¹University of Georgia, Department of Entomology. Athens, Georgia 30602,
U.S.A.. E-mail: gonzalez_jorge_m@hotmail.com.

²Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía,
Instituto de Zoología Agrícola. Maracay, estado Aragua, Venezuela.

Resumen. Se pudo determinar que la dispersión de hembras macrópteras (típicas) de *Melittobia acasta* (Walker) es completamente al azar basados en el experimento planteado, aunque en la cercanía del hospedador es dirigida posiblemente por alguna clave visual u olfatoria. Aunque se observó un alto potencial de excavación para horadar el nido de los hospedadores así como signos de cooperación entre hembras para hacerlo, estas avispas normalmente invaden los nidos de sus hospedadores mientras están siendo aprovisionados. *Recibido:* 7 Junio 2000, *aceptado:* 22 Febrero 2001.

Palabras clave: cooperación, dispersión, hembras macrópteras, hembras típicas, *Melittobia acasta*.

DISPERSION, SEARCH FOR AND ACCESS TO HOSTS BY *Melittobia acasta* (HYMENOPTERA EULOPHIDAE)

Abstract. The dispersion of macropterous (typical) females of *Melittobia acasta* (Walker) is absolutely random according to experimental bioassay, even when in the proximity of a host it is possibly influenced by visual or olfactory cues. Even though high boring-digging potential in order to pierce host nests as well as female cooperation in this process were observed, females normally invade host nests while they are being stocked. *Received:* 7 June 2000, *accepted:* 22 February 2001.

Key words: cooperation, dispersal, macropterous females, typical females, *Melittobia acasta*.

INTRODUCCIÓN

La dispersión, en muchos animales, ha sido vista como punto principal para permitir la emigración y agregación entre grupos (Gauthreaux 1978, Wilson 1985). Sin embargo, pocos autores han visto este fenómeno como una actividad para evitar la alta consanguinidad dentro de las poblaciones (Moore y Rauf 1984). En avispas parasitoides, aunque la depresión por alta consanguinidad y el evitar el incesto pueden ser fenómenos reales e importantes, es muy posible que la dispersión no funcione para evitar estos fenómenos (Moore y Rauf 1984). Al examinar costos y beneficios de la alta consanguinidad, se podría pensar que mientras ésta no es necesariamente maladaptativa, la dispersión probablemente sí lo es. Existen diversos mecanismos comportamentales que ayudan a evitar la alta consanguinidad sin afectar los patrones de dispersión (May 1979). Graham-Smith (1916, 1919) observó que hembras de *Melittobia acasta* (Walker) podían volar considerables distancias, contrario a la afirmación de Malyshev (1968) de que esta especie sólo puede desplazarse a muy cortas distancias.

La evidencia presentada en la literatura por ciertos autores, parecía sostener que las avispas del género *Melittobia* están limitadas en su capacidad de dispersión (Balfour Browne 1922, Buckell 1928, Krombein 1968, Malyshev 1968). Diversos autores, sin embargo, han podido demostrar que la capacidad de dispersión de las avispas de éste género es bastante alta y variada (Freeman 1977, Freeman y Parnell 1973, González 1994). En las especies del género pueden encontrarse dos formas femeninas claramente definidas, hembras macrópteras (típicas), que representan la fase dispersiva de la población, y hembras braquípteras (forma secundaria), de poca movilidad y casi inmediata producción de progenie, combinación cuya misión primordial parece ser la de explotar completamente al hospedador (Freeman e Ittyeipe 1976, González 1985, González 1994, González y Terán 1996, González *et al.* 1985, González *et al.* 1996, González *et al.* 1999).

Las hembras de las especies del género *Melittobia* tienen la posibilidad de copular con machos descendientes de su madre o de otras que estén utilizando el mismo hospedador (González 1994, Matthews 1975, Matthews *et al.* 1985). Igualmente, de no copular, puede dispersarse y llegar a un hospedero previamente atacado por otras hembras de la especie y copular con alguno de los machos presentes (Freeman y Parnell 1973). En caso extremo, puede oviponer sobre el hospedador encontrado y con el primer macho que emerja de sus huevos, copular (Balfour-Browne 1922, Graham Smith 1919, Howard y Fiske 1911, Matthews *et al.* 1996, Schmieder 1933).

Luego de una dispersión inicial, cuyo objetivo primordial es la búsqueda del hospedador, las avispas del género *Melittobia* se encuentran con el problema de como invadir las celdas de estos, normalmente construidas de barro, resinas y otros materiales de consistencia dura, de ciertas avispas y abejas solitarias, sus más comunes hospedadores (Dahms 1984, González 1994, González y Gaiani 1990, González y Terán 1996).

Donovan (1976) encontró que hembras de *Melittobia hawaiiensis* Perkins (= *M. clavicornis* Cameron) eran capaces de horadar en, relativamente, poco tiempo, viales de poliestireno de paredes de 1 mm de espesor que contenían larvas parasitadas de *Megachile pacifica* (Panzer). Este comportamiento ha sido reportado también en cápsulas de gelatina y envases de poliestireno de hasta 2 mm (Hermann 1971, Hermann *et al.* 1974, González 1985, González 1994). Curiosamente, las hembras del parasitoide confinadas a estos envases plásticos trabajan en cooperación para producir los agujeros que les permitirán escapar (Donovan 1976, Hermann 1971, González 1985).

Howard y Fiske (1911) aseguran que una hembra de *M. acasta* en búsqueda de un pupario de Sarcophagidae penetró varios centímetros de suelo húmedo. Howard (1892) menciona que una hembra de *M. acasta* fue capaz de perforar la celda, hecha con mezclas de resinas, de una abeja del género *Chalicodoma*. También ha sido reportado (Iwata y Takinawa 1966, Maeta 1978, Maeta y Yamane 1974)

que hembras de diversas especies de *Melittobia* tienen la capacidad de producir agujeros que les permiten penetrar en las celdas de sus hospedadores. Estas investigaciones permiten inferir que la capacidad de horadar de las avispas parasitoides del género *Melittobia* es de evidente utilidad para introducirse al nido del hospedador, una vez que éste ha sido encontrado.

El presente trabajo se realizó a objeto de observar, en primera instancia, la dispersión inicial de hembras macrópteras (típicas) de *M. acasta* y aspectos del comportamiento de la misma una vez localizado el hospedador.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las avispas utilizadas en estos ensayos provienen de crías de laboratorio obtenidas en el Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Aragua.

Con la idea de determinar el tipo de dispersión inicial de *M. acasta* se utilizó un sistema de círculos y cuadrantes, modificado del diseño original de Wolfenbarger *et al.* (1974) colocado dentro de un salón de 8 x 6 m² carente de ventanas, con dos puertas de acceso al mismo, en extremos diferentes. Estas fueron selladas para evitar la entrada de luz.

Para colocar el diseño, se trazaron 4 círculos concéntricos separados 50 cm uno del otro. El círculo central con un radio de 50 cm, En los círculos se colocaron piezas de papel Bond de 10 x 10 cm², separadas, aproximadamente 50 cm una de la otra. El salón y, por consiguiente, el círculo, fue dividido en 4 cuadrantes, contando con 15 piezas de papel dentro de cada uno. El cuadrante ubicado al Noreste se tomó siempre como cuadrante 1 y el resto de los cuadrantes se numeraron progresivamente en dirección del movimiento de las agujas del reloj. A los cuadrados de papel, debidamente marcados, se les colocó en su cara superior una pega incolora e inodora usada para atrapar roedores. En el círculo central se liberaban 1.000 hembras macrópteras previamente fecundadas. Cada 5 minutos y hasta un máxi-

mo de 20 minutos se recogían los cuadrados que presentaban hembras pegadas a su superficie, se marcaron y fueron reemplazados inmediatamente por otro cuadrado de papel. Este ensayo se repitió 8 veces y con los datos obtenidos se realizó un análisis de χ^2 , con la finalidad de ver el tipo de dispersión inicial.

Las observaciones se realizaron con una linterna forrada de papel celofán rojo. Las hembras macrópteras de las especies de *Melittobia* son fototáctico-positivas pero no presentan esta reacción ante la luz roja (Hermann 1971, González 1985, González 1994, González *et al.* 1985, Matthews *et al.* 1985).

Otro tipo de experimento para observar la dispersión cercana al hospedador, fue realizado a temperatura controlada de 25°C, y consistió en utilizar celdas de *Sceliphron* spp. de, aproximadamente, 1,96 cm³ cada una, previamente utilizadas, conseguidas en el campo. Estas se taparon con barro y algunas fueron llenadas con larvas y prepupas de *Sceliphron* spp. de manera que podíamos tener grupos de celdas completamente vacías o en combinaciones de celdas vacías y/o celdas con hospedador.

En una bandeja circular de aluminio, utilizada a manera de arena, de 3.927 cm³ (D = 30 cm, h = 5,5 cm), cubierta con una lámina de vidrio de 4 mm de grosor, se introducían celdas con y sin hospedador dentro de la bandeja, ubicadas en extremos opuestos. Se liberaban entonces 100 hembras macrópteras de *M. acasta* previamente fecundadas y se dejaban en la bandeja por espacio de 24 horas, cuando se observaba su distribución en la misma y cuantos individuos se encontraban dentro o sobre las celdas.

El tercer ensayo, complementario al anterior, fue diseñado para introducir en la bandeja dos pares de celdas contiguas, dos totalmente vacías y dos conteniendo, una un hospedador y la otra vacía, ambas selladas. Cada par en extremos opuestos de la bandeja. Al igual que en el ensayo anterior, se introducían por espacio de 24 horas, 100 hembras macrópteras de *M. acasta* previamente fecundadas.

Se hizo un análisis de χ^2 para el caso con celdas sencillas y un análisis de contingencia de 2×2 , para comparar éste con el ensayo con pares de celdas. Se realizaron estos dos últimos ensayos basados en ideas de Ittyeipe y Freeman (1985) con una especie jamaíquina del mismo género.

Paralelamente, se colocaron en diversos lugares de Maracay y El Limón (Aragua) y en Sartenejas (Miranda), nidos trampa, consistentes de cilindros plásticos transparentes (Pitillos) sellados con cera por un extremo. Estos podían ser utilizados por avispa o abejas solitarias que hacen celdas de barro, las cuales son normalmente parasitadas por avispa del género *Melittobia*. En observaciones visuales periódicas, de campo, se podía ver como avispa o abejas solitarias que utilizaban los nidos trampa construían y aprovisionaban las celdas antes, durante o después de sellada, y si eran o no parasitadas por avispa del género *Melittobia*.

RESULTADOS

En la Tabla 1 se presenta la media de hembras macrópteras de *M. acasta* colectadas por cuadrantes. El número de hembras por cuadrante es aproximadamente igual en cada uno (entre 51,75 y 57,75) y al hacer un análisis de χ^2 se nota que no hay diferencias significativas entre éstas al comparar las capturas en cada cuadrante ($\chi^2 = 2,862$; 3 G.L.; $p = 0,413$).

TABLA 1. Hembras típicas (Macrópteras) de *Melittobia acasta* (walker) colectadas por cuadrante en ensayo de círculos y cuadrantes para estudios de dispersión modificado de Wolfenbarger *et al.* 1974 (*Res. Popul. Ecol.* 16: 43-51). ($X \pm sd$; $n = 1.000$; N° de réplicas = 8).

	CUADRANTES			
	I	II	III	IV
N° de Hembras	55,25 $\pm$ 4,09	57,75 $\pm$ 7,00	56,37 $\pm$ 8,39	51,75 $\pm$ 5,89

$\chi^2 = 2,872$. G.L. = 3. $p = 0,413$.

TABLA 2. Atracción de nidos con o sin hospedador (*Sceliphron* spp.) a hembras típicas (Macrópteras) de *Melittobia acasta* (Walker) en una arena de experimentación de 3.927 cm³. (Volumen de cada nido: 1,96 cm³ aprox.) Comparando V, H, VV y HV con una tabla de contingencia de 2 x 2 (Chi² = 0,798; G.L. = 1; p = 0,5).

1 Nido (n = 100)				2 Nidos (n = 100)			
Vacío (V)	Con Hospeda dor (H)	En área de V	En área de H	Ambos nidos vacíos (VV)	Un Nido con Hospeda dor (HV)	En área de VV	En área de HV
9	36	31	24	10	25	33	32

* Comparando V y H: Chi² = 16,2. G.L. = 1. p < 0,0001.

** Comparando VV y HV: Chi² = 6,428. G.L. = 1. p = 0,01.

Los ensayos en la bandeja de aluminio dieron como resultado que las hembras prefirieran entrar a la celda sola que contenía hospedador contra la que no, estaba en el extremo opuesto de la bandeja (Chi² = 16,2; 1 G.L.; p < 0,001) (Tabla 2). Debido a los volúmenes de las celdas y de la arena de experimentación, la probabilidad de que, al azar, una de las 100 avispa llegue a uno de los nidos en la bandeja es muy baja (p = 0,049 para cada nido; p = 0,099 para ambos). El nido solo, vacío, presenta una atracción mayor que dicha probabilidad (Tabla 2). Debido a esto, se implementó el tercer ensayo, similar al anterior pero en vez de utilizar un nido, se colocaron en pares. Un par de nidos totalmente vacíos y el otro par con uno vacío y uno con el hospedador. Una vez obtenidos los resultados (Tabla 2), se realizó un análisis de Chi² encontrando diferencias significativas entre las hembras atraídas a los dos nidos vacíos y las atraídas al par "nido vacío-nido con hospedador" (Chi² = 6,428; 1 G.L.; p = 0,01). Luego se compararon estos datos con los del ensayo anterior con una tabla de contingencia de 2 x 2. Las hembras de *M. acasta* podían distinguir cual celda del par contenía al hospedador. Sin embargo, el análisis de contingencia deja entrever que hay también influencia del nido en la atracción (Chi² = 0,798; 1 G.L.; p = 0,05).

En los nidos trampa se observó que, en ambas especies venezolanas conocidas de *Melittobia* (González y Terán 1996), se introducía alguna hembra durante el llenado de la celda por el hospedador (normalmente *Trypoxylon* spp.). Ninguno de los nidos trampa revisados estaba horadado por hembras de *Melittobia* que iniciaban las poblaciones, aunque si lo fueron por los individuos que emergían luego de haber utilizado al hospedador. Algunas hembras, aparentemente, se alimentaban de los exudados de las provisiones del hospedador (Ej. Arañas o larvas de lepidópteros) mientras esperaban a que éste llegara a desarrollarse completamente y pasar, al menos, al tercer instar.

DISCUSIÓN

Freeman (1977) plantea que la dispersión inicial de organismos como las avispas parasítica *Melittobia* spp. se hace necesaria sólo para encontrar suficientes hospedadores que permitan la reproducción de la especie. Debido a la posibilidad de dispersarse sin haber copulado y encontrar hospedadores infestados con machos provenientes de otras poblaciones la dispersión sería una manera de disminuir los problemas de endogamia (Freeman y Parnell 1973). Ambos trabajos sugieren que dicha dispersión es al azar. El ensayo de los cuadrantes (Tabla 1) muestra que en cada uno de éstos, el número de hembras de *M. acasta* colectadas no es significativamente diferente, lo cual nos indica que la dispersión inicial de estas avispas es totalmente al azar.

En situaciones naturales se debería esperar que debido a la fragilidad y tamaño de estas especies (aprox. 1 mm de largo), se añada una dispersión pasiva adicional promovida por el viento. Los altos números de progenie de *M. acasta* reducirían el riesgo de alta mortalidad por no encontrar hospedadores apropiados debido a dispersión anemófila, pero con que sólo una de estas avispas alcance a parasitar a un individuo, se asegura la sobrevivencia de la especie.

Los ensayos siguientes con *M. acasta* demuestran que las hembras son capaces de horadar celdas de barro de *Sceliphron* spp., con la presencia o no del hospedador. Si bien es cierto que las avispas pa-

rasitoides fueron más atraídas a los nidos que contenían a los hospedadores introducidos dentro de la celda, el nido por sí solo era capaz de ejercer cierta atracción (Tabla 2). Esto sugiere que en condiciones naturales, una dispersión inicial al azar, podría cambiar hacia una dispersión dirigida por alguna clave visual u olfatoria al encontrarse en las cercanías de los nidos. La sola presencia del nido ofrece la posibilidad que contenga posibles hospedadores.

En observaciones hechas a nidos de *Sceliphron* spp. en laboratorio, se pudo notar que varias hembras de *M. acasta* se juntaban para horadar en un punto definido, lo cual sugiere algún tipo de cooperación. Este tipo de cooperación ha sido también observado para *Melittobia chalybii* Ashmead (= *M. australica* Girault) por Hermann (1971), Hermann *et al.* (1974) y para *M. femorata* Dahms (González 1985). Donovan (1976) menciona "la posibilidad de producción de secreciones" por hembras de *M. hawaiiensis* (*M. clavicornis* (Cameron)) para ayudar a la penetración en los nidos de hospedadores.

Las hembras de *M. acasta* tienen mandíbulas tridentadas muy bien desarrolladas, lo cual indicaría su potencial de excavación para poder horadar ciertas superficies (barros, resinas, etc.). Howard y Fiske (1911) aseguran que *M. acasta* es capaz de penetrar suelo húmedo varios centímetros. Otros autores han mostrado suficiente evidencia de la capacidad de excavación de hembras de *Melittobia* (Howard 1892, Iwata y Tachinawa 1966, Malyshev 1966, Maeta 1978, Maeta y Yamane 1974).

En el caso de los nidos trampa colocados en diversos lugares de Aragua y Miranda, Venezuela, encontramos algunas celdas con larvas parasitadas con *M. acasta* y *M. australica* pero no encontramos perforaciones hacia las mismas. Esto indica que la manera de invasión de celdas del hospedador fue durante el aprovisionamiento por parte de este. Dicho comportamiento también ha sido observado en otras especies del género (Balfour Browne 1922, Maeta y Yamane 1974, Malyshev 1966, Schmieder 1933). Sin embargo, éste tipo de invasión de las celdas de los hospedadores no excluye la posibilidad que, gracias a su capacidad para horadar ciertas superficies, hembras

de la avispa parasitoide *M. acasta*, así como de otras especies del mismo género, en situaciones naturales, puedan horadar la celda del hospedador una vez que halla sido sellada. Sin embargo, hay que investigar más profundamente a este respecto.

AGRADECIMIENTOS

A Mario Cermeli, Francisco Díaz, Emilio Herrera y Rafael Cásares por revisión crítica del original. A Alberto Fernández Badillo por apoyo logístico en colocación de nidos trampa. Al CONICIT (Venezuela) y al CDCH de la U.C.V. (T.P.G. A-03787) por financiamiento de estudios de Doctorado del primer autor y parte de los ensayos de los cuales se originó este trabajo.

LITERATURA CITADA

- BALFOUR BROWNE, F. 1922. On the life-history of *Melittobia acasta* Walker; a chalcid parasite of bees and wasps. *Parasitology* 14: 349-370.
- BUCKELL, E. R. 1928. Notes on the life history and habits of *Melittobia chalybii* Ashmead (Chalcidoidea: Elachertidae). *Pan-Pacific Entomol.* 5: 14-22.
- DAHMS, E. C. 1984. A review of the biology of species in the genus *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae) with interpretations and additions using observations on *Melittobia australica*. *Mem. Qld. Mus.* 21: 337-360.
- DONOVAN, B. J. 1976. Cooperative material penetration by *Melittobia hawaiiensis* and its adaptive significance. *New Zealand Entomol.* 6: 192-193.
- FREEMAN, B. E. 1977. Some aspects of the regulation of the Jamaican population of *Sceliphron assimile* (Dahlbom) (Sphecidae). *J. Anim. Ecol.* 46: 231-248.
- FREEMAN, B. E. y K. ITTYEIKE. 1976. Field studies on the cumulative response of *Melittobia* sp. (*hawaiiensis* complex) (Eulophidae) to varying host densities. *J. Anim. Ecol.* 45: 415-423.

- FREEMAN, B. E. y J. R. PARNELL. 1973. Mortality of *Sceliphron assimile* (Dahlbom) caused by the eulophid *Melittobia chalybii* Ashmead. J. Anim. Ecol. 42: 173-182.
- GAUTHREAU, S. A. 1978. The ecological significance of behavioral dominance. En: Perspectives in Ethology. P.P.G. Bateson y P.H. Klopfer, eds. Pp. 17-54. Plenum Press, New York.
- GONZÁLEZ, J. M. 1985. Studies on courtship and sexual communication in *Melittobia* parasitic wasps (Hymenoptera: Eulophidae). M.Sc. Thesis, University of Georgia, U.S.A. 57 pp.
- GONZÁLEZ, J. M. 1994. Taxonomía, biología y comportamiento de avispas parasíticas del género *Melittobia* Westwood (Hymenoptera: Eulophidae) en Venezuela. Tesis Ph.D., Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela, 118 pp.
- GONZÁLEZ, J. M. y M. A. GAIANI. 1990. Comentarios bionómicos sobre dos nidos de *Euglossa cordata* (L.) (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). Bol. Entomol. Venez. (N.S.) 5(18): 141-143.
- GONZÁLEZ, J. M., R. W. MATTHEWS y J. R. MATTHEWS. 1985. A sex pheromone in males of *Melittobia australica* and *M. femorata* (Hymenoptera: Eulophidae). Fla. Entomol. 68: 279-286.
- GONZÁLEZ, J. M., R. W. MATTHEWS y J. B. TERÁN. 1996. Cortejo en las avispas parasitoides *Melittobia acasta* y *Melittobia australica* (Hymenoptera: Eulophidae). Rev. Biol. Trop. 44(2): 687-692.
- GONZÁLEZ, J. M. y J. B. TERÁN. 1996. Parasitoides del género *Melittobia* Westwood (Hymenoptera: Eulophidae) en Venezuela. Distribución y hospederos. Bol. Entomol. Venez. (N.S.) 11(2): 139-147.
- GONZÁLEZ, J. M., J. B. TERÁN y M. T. BADARACO. 1999. Efecto de la densidad poblacional sobre la sobrevivencia en *Melittobia acasta* (Hymenoptera: Eulophidae). Bol. Centro Invest. Biol. 33(3): 197-210.
- GRAHAM-SMITH, G. S. 1916. Observations on the habits and parasites of common flies. Parasitology 8: 440-544.
- GRAHAM-SMITH, G. S. 1919. Further observations on the habits and parasites of common flies. Parasitology 11: 347-384.

- HERMANN, L. D. 1971. The mating behavior of *Melittobia chalybii* (Hymenoptera: Eulophidae). M.Sc. Thesis. University of Georgia, U.S.A. 52 pp.
- HERMANN, L. D., H. R. HERMANN y R. W. MATTHEWS. 1974. A possible calling pheromone in *Melittobia chalybii* (Hymenoptera: Eulophidae). J. Georgia Entomol. Soc. 9: 17.
- HOWARD, L. O. 1892. The habits of *Melittobia*. Proc. Entomol. Soc. Wash. 2: 244-249.
- HOWARD, L. O. y W. F. FISKE. 1911. The importation into the United States of the parasites of the gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) and the browntail moth (*Euproctis chrysorrhoea* L.); a report on progress, with some consideration on previous and concurrent efforts of this kind. Bull. Bur. Ent. U.S. Dep. Agric. N 91. 312 pp.
- IWATA, K. y T. TAKINAWA. 1966. Biological observations on 53 species of the superfamilies Chalcidoidea, and Proctotrupeoidea, from Japan (Hymenoptera: Apocrita). Trans. Shikoku Entomol. Soc. 9: 1-29.
- ITTYEIKE, K. y B. E. FREEMAN. 1985. Studies on the development, survival, fecundity and behaviour of *Melittobia* sp. 1 (*Hawaiiensis* complex), a parasitoid of solitary wasps and bees in the Caribbean. Manuscrito, 22 pp.
- KROMBEIN, K. V. 1968. Trap-nesting wasps and bees: Life histories, nests and associates. Smithsonian Press, Washington, D.C. 570 pp.
- MAETA, Y. 1978. A preliminary study of the physical control of *Melittobia acasta* by cold treatment. Bull. Tohoku Nat'l Agric. Exp. Stn. 58: 211-229.
- MAETA, Y. y S. YAMANE. 1974. Host records and bionomics of *Melittobia japonica*. Bull. Tohoku Nat'l Agric. Exp. Stn. 47: 115-131.
- MALYSHEV, S. I. 1968. Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. Methuen & Co. LTD., London. 319 pp.
- MATTHEWS, R. W. 1975. Courtship in parasitic wasps. En: Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. P. Price, ed. p. 66-86. Plenum Publ. Co., New York.

- MATTHEWS, R. W., J. YUKAWA y J. M. GONZÁLEZ. 1985. Sex pheromones in male *Melittobia* parasitic wasps: female response to conspecific and congeneric males of 3 species. *J. Ethol.* 3: 59-62.
- MATTHEWS, R. W., T. R. KOBALLA, JR., L. R. FLAGE y E. J. PYLE. 1996. *Wow-bugs™: New life for life science*. Riverview Press, Athens, Georgia, U.S.A. 318 pp.
- MAY, R. M. 1979. When to be incestuous. *Nature*, Lond. 281: 568-569.
- MOORE, J. y A. RAUF. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Anim. Behav.* 32: 94-112.
- SCHMIEDER, R. G. 1933. The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead and the determining factors involved in their production (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae). *Biol. Bull.* 65: 338-354.
- WILSON, E. O. 1985. *Sociobiology: The abridged edition*. Harvard University Press, Boston. 523 pp.
- WOLFENBARGER, D. O., J. A. CORNELL y D. A. WOLFENBARGER. 1974. Dispersal distances attained by insect populations of different densities. *Res. Popul. Ecol.* 16: 43-51.