



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**BIOLOGÍA DE LA OVOPOSICIÓN DE LA CHINCHE
STENOMACRA MARGINELLA (HEMIPTERA:
HETEROPTERA. LARGIDAE)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G A

PRESENTA

LUCÍA JASMÍN MUÑOZ LARROA

DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



INSTITUTO NACIONAL
DE ESTUDIOS PROFESIONALES
DE LA FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Biología de la ovoposición de la chinche Stenomacra marginella,
 (Hemiptera: Largidae)".

realizado por Lucia Jazmín Muñoz Larroa.

con número de cuenta 975363 5-4 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
 Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
 Propietario

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo.

Propietario

Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli

Propietario

Dr. Eduardo Morales Guillaumin.

Suplente

Dr. Juan Servando Núñez Farfán.

Suplente

Dra. Blanca Estela Hernández Baños.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

UNIDAD DE ESTUDIOS
 DE BIOLÓGICAS

A Rosi y Víctor

Aquí

Mis pasos en esta calle

Resuenan

En otra calle

Donde

Oigo mis pasos

Pasar en esta calle

Donde

Sólo es real la niebla

Octavio Paz

Salamandra, 1962.

ÍNDICE

Dedicatoria	2
Epígrafe	3
Índice	4
Resumen	5
Introducción	6
Antecedentes	11
Objetivos	14
Metodología	14
Resultados	19
Discusión	33
Literatura Citada	44
Agradecimientos	48
Figuras	49

RESUMEN

En esta tesis se presenta un estudio acerca de la biología de la conducta de ovoposición de la chinche *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae) en el Pedregal de San Ángel. En primer lugar, se hace una descripción de los patrones de ovoposición (ubicación y tamaño de las puestas) sobre árboles de tepozán (*Buddleia*), uno de sus principales hospederos. En segundo lugar, utilizando un enfoque correlativo, se evalúan las consecuencias de los patrones descritos sobre las tasas de éxito (eclosión) y fracaso ("desaparición" y parasitismo) de los huevos. En tercer lugar, se evalúa experimentalmente el efecto de la edad del huevo en la probabilidad de ataque por avispas parasitoides.

Los resultados indican que dos factores que determinan si las hembras ovipositan son: 1) El abastecimiento de los huevos, para lo cual *S. marginella* obtiene proteínas y otras sustancias de origen animal y vegetal a través de una dieta omnívora que satisface al alimentarse de artrópodos pequeños muertos (o, tal vez, moribundos o débiles), excretas de aves y huevos de sus conespecíficos, además de las proteínas y carbohidratos de origen vegetal provenientes de las plantas hospederas. 2) El número de apareamientos, ya que estos pueden estimular la ovoposición o representar una ganancia nutricional.

Esta especie no parece ser muy selectiva al escoger al hospedero y la parte dentro del mismo donde pone sus huevos. Podría ser que la falta de selectividad de sitio de ovoposición sea un resultado de que los huevos y las ninfas tienen grandes habilidades para sobrevivir y desarrollarse adecuadamente en condiciones muy diversas, lo que hace innecesario y desventajoso invertir recursos y tiempo en ser selectivas. Esta capacidad para enfrentar condiciones muy diversas podría explicar la explosión poblacional que han experimentado estas chinches en años recientes en muchas zonas urbanas del centro de México. Sin embargo, esta especie parece estar restringida a zonas perturbadas (jardines aledaños al Pedregal de San Ángel, orillas del Pedregal, árboles dentro de poblados y de jardines Públicos, etc.). En un animal que solo tiene una temporada de reproducción en su vida la selección debe favorecer el no quedarse con un solo huevo sin poner, incluso si esto significa tener que poner huevos en sitios de baja calidad.

Se encontró evidencia que sugiere que los tamaños de puesta modales observados en el campo no son los óptimos (es decir, aquellos que maximizan el éxito reproductivo), ya que se observó una correlación negativa entre el tamaño de puesta y el porcentaje de parasitismo. Sin embargo, no se estudiaron los efectos del tamaño de puesta en el éxito de las ninfas.

El patrón de ovoposición típico de la familia Largidae es poner huevos en pequeños grupos y enterrados en el suelo. Sin embargo, *S. marginella* no presenta este patrón, ya que pone sus huevos en grupos relativamente grandes y expuestos en la superficie de diversas estructuras. Esto se puede explicar mediante la hipótesis de que la coloración anaranjada brillante de los huevos es aposemática o de advertencia, lo cual coincide con la baja incidencia de enemigos naturales que se observa en las diversas localidades donde se ha estudiado.

En la población del Pedregal de San Ángel, los huevos de recién puestos, son parasitados por una especie de avispa. Sin embargo es necesario repetir nuestro experimento en un año en que la población de parasitoides sea más grande.

No se encontraron evidencias de cuidado materno de los huevos a pesar de que *S. marginella* presenta las características que en los hemípteros se asocian con este comportamiento: puestas con un gran número de huevos en zonas muy expuestas y, por lo tanto, relativamente fáciles de encontrar por sus enemigos naturales.

INTRODUCCIÓN

INVERSIÓN “PARENTAL”

La ovoposición es el proceso de poner huevos y en muchas especies de insectos fitófagos refleja una inversión que trae consigo costos y beneficios. En general, la inversión “parental” (palabra en inglés que abarca paternal y maternal) se define como el tiempo, energía, materiales y riesgos que una madre (o un padre) invierten en un descendiente y que, como consecuencia, reducen los recursos que dispone la madre (o el padre) para invertir en progenie futura (Trivers, 1971). La inversión “parental” puede incrementar la probabilidad de que los hijos e hijas sobrevivan y se reproduzcan, pero siempre a costa de disminuir la producción de descendientes en el futuro; se trata de una disyuntiva (“trade-off”) que los padres deben resolver (Trivers, 1971; Clutton-Brock, 1991). En la mayoría de las especies, la inversión maternal es mayor que la paternal, lo cual trae como consecuencia disparidades en las tasas reproductivas potenciales de machos y hembras. Los insectos fitófagos no son una excepción y las hembras invierten mucho más que los machos en los descendientes, aunque hay algunos grupos en que los machos contribuyen a las hembras una cantidad significativa de recursos en el esperma (por ejemplo, tal vez la mayoría de los lepidópteros y ortópteros, así como, al menos, varias especies de taxa tales como los coleópteros) (Thornhill y Alcock, 1983; Choe y Crespi, 1997a).

INVERSIÓN MATERNA Y CONDUCTA DE OVOPOSICIÓN EN INSECTOS FITÓFAGOS

Abastecimiento de los huevos. En los insectos fitófagos la inversión maternal empieza desde el momento en que la hembra debe conseguir provisiones para abastecer sus huevos, esto puede ocurrir previamente y/o posteriormente a la inseminación. Son

muchos los factores que afectan este proceso (Wheeler, 1996; Awmack y Leather, 2002). El forrajeo y la alimentación de la madre son dos muy importantes (Wheeler, 1996). lo mismo que los regalos nupciales proveídos por los machos en algunos grupos (Thornhill y Alcock, 1983; Cordero, 1996; Choe y Crespi, 1997a) y las sustancias estimulantes contenidas en el semen (Cordero, 1995; Eberhard y Cordero, 1995).

Elección del Sitio de Ovoposición. Una vez abastecidos sus huevos, la hembra debe buscar el sustrato más adecuado para ponerlos. El sustrato óptimo de ovoposición depende de la calidad y abundancia de la planta (Awmack y Leather, 2002), del riesgo de que los huevos puedan ser atacados por enemigos naturales (que podrían ser enfermedades, parásitos, parasitoides, larvas o ninfas caníbales y depredadores heteroespecíficos), así como de las condiciones microclimáticas (que pueden afectar la viabilidad y la tasa de desarrollo de los huevos y de las larvas y ninfas de los primeros estadios) (Jones, 1991). Diversos estudios sobre la elección de la planta hospedera muestran que las variables antes mencionadas influyen en las decisiones de ovoposición: las hembras de los insectos discriminan, principalmente mediante señales visuales, táctiles y químicas, entre diferentes especies, edades, tamaños, partes y condiciones de sus hospederos (Jones, 1991; Awmack y Leather, 2002).

Tamaño de Puesta. Una vez que la hembra ya ha escogido el lugar donde va a ovopositar, debe decidir cuantos huevos va a poner. El número de huevos por puesta (que se conoce como "tamaño de puesta") influye en el éxito de los huevos y en el desarrollo de las ninfas de los primeros estadios. El poner tamaños de puesta grandes trae consigo costos y beneficios. Por un lado, el poner puestas grandes puede incrementar la probabilidad de ataque por parte de enemigos naturales (patógenos, parásitos, parasitoides, depredadores y caníbales), así como la probabilidad de que haya competencia por los recursos entre hermanos (o entre medios hermanos cuando las hembras están inseminadas con el esperma

de varios machos). Además, un incremento en el tamaño de puesta puede provocar que la hembra agote más rápidamente sus propios recursos y que sufra un mayor desgaste fisiológico, lo cual puede llegar, incluso, a resultar en una disminución en su longevidad y éxito reproductivo (Lessells, 1991). Las puestas grandes también pueden incrementar los costos de selección de hospedero, ya que pueden requerir de plantas más grandes y con menor número de herbívoros, las cuales pueden ser más difíciles de encontrar.

Por otro lado, el poner puestas relativamente grandes puede resultar en tasas de ovoposición elevadas que pueden incrementar el éxito reproductivo de las hembras y disminuir la probabilidad de morir antes de haber puesto el máximo número posible de huevos. Si los huevos son de colores llamativos (aposemáticos) y están protegidos con sustancias de sabor desagradable o venenosas, las puestas grandes pueden favorecer una disminución en las tasas de ataque de parásitos, parasitoides y depredadores. Las puestas grandes también pueden favorecer la presencia de conducta gregaria en las larvas y ninfas de los primeros estadios. Esta conducta gregaria puede tener costos similares a los mencionados en el párrafo anterior para las puestas de tamaño grande, pero también puede tener beneficios tales como una reducción en el ataque por parte de enemigos naturales cuando las larvas y ninfas presentan una coloración aposemática, además de que puede incrementar la conservación de calor facilitando la termorregulación. Aún cuando los estadios juveniles no sean de sabor desagradable o venenoso, la conducta gregaria puede resultar en una menor probabilidad por individuo de ser atacado por enemigos naturales gracias al “efecto de dilución” (Hamilton, 1971).

Una lista de los costos y beneficios de poner a los huevos solos o en pequeños grupos sería, al menos en parte, el inverso de la lista discutida para puestas grandes.

Cuidar o No Cuidar a los Hijos. Una vez que la hembra ha definido donde va a poner sus huevos, así como el tamaño de puesta, debe decidir si los deja solos o se queda a

cuidarlos; en el último caso, también debe decidir durante cuanto tiempo los cuidará y de qué manera. En los insectos, el cuidado "parental" es un tipo extremo de inversión "parental" que implica una conducta activa de cuidado de los huevos, larvas o ninfas que mejora las probabilidades de supervivencia y desarrollo de su progenie (Tallamy & Schaefer, 1997). Generalmente, este cuidado lo efectúa la madre, pero en algunos grupos el padre ayuda (Choe y Crespi, 1997b) o incluso puede ser el único que cuide (Smith, 1997).

El cuidado "parental" de los huevos, larvas y ninfas también trae consigo una serie de costos y beneficios para los padres. Las desventajas se relacionan con incrementos en la probabilidad de ser atacados por depredadores u otro tipo de enemigos naturales al mantenerse relativamente inmóviles en un sitio mientras cuidan; los costos energéticos del cuidado, y los costos de las oportunidades perdidas (por ejemplo, de aparearse, alimentarse o de poner más huevos) mientras se cuida (Clutton-Brock, 1991; Tallamy y Schaefer, 1997). Los costos del cuidado son tan altos que incluso las hembras de muchas especies con cuidado maternal han desarrollado estrategias alternativas para disminuir dichos costos, tales como el colocar subrepticamente sus huevos en las puestas de otras hembras para que se los cuiden, o establecer un mutualismo con hormigas, las cuales toman el papel de cuidadoras; ambas estrategias se observan en los Hemiptera (Tallamy y Schaefer, 1997; Tallamy, 1999). Los beneficios del cuidado "parental" generalmente se relacionan con un decremento en las tasas de ataque por parte de los enemigos naturales. Es interesante hacer notar que la existencia de costos de cuidado para los padres puede resultar en un conflicto de intereses entre padres e hijos sobre la existencia y duración del cuidado "parental" (Trivers, 1974).

Existe evidencia de que en los Hemiptera (y posiblemente en muchos otros taxa) el cuidado maternal es un carácter plesiomórfico muy plástico, que se ha perdido repetidamente durante la evolución, probablemente debido a que es muy costoso, lo cual

favorece que se sustituya por conductas de ovoposición menos costosas para la hembra que involucran cambios en la ubicación de las puestas y en el tamaño de las mismas (Tallamy y Schaefer, 1997; Tallamy, 1999). Las especies que ubican sus puestas en sitios muy expuestos y presentan tamaños de puesta grandes tienden a presentar cuidado materno, probablemente porque el que los huevos sean abundantes y estén agrupados los hace más atractivos a los enemigos naturales. Las especies que depositan sus huevos en sitios más o menos ocultos de los enemigos naturales (por ejemplo, dentro de la tierra o enterrados en el hospedero), ponen sus huevos de uno en uno o tienen tamaños de puesta pequeños y no presentan cuidado materno.

SELECCIÓN NATURAL Y ESTRATEGIAS DE OVOPOSICIÓN

En resumen, se espera que la ecología y las características propias de los insectos fitófagos determinen la manera en la cual la selección natural moldea los patrones de inversión "parental" dando como resultado tamaños "óptimos" de huevo y puesta, una ubicación y una defensa "óptima" de las puestas (la cual se puede alcanzar, por ejemplo, mediante compuestos químicos que eviten que los consuman sus enemigos naturales o mediante la defensa directa por parte de uno o ambos padres). El conjunto de estos patrones conductuales y de inversión de recursos, producto de la selección natural, constituyen la "estrategia de ovoposición" que maximiza el éxito reproductivo de un insecto fitófago (Jones, 1991; Tallamy y Schafer, 1997).

El "óptimo" al que se hace referencia en las líneas anteriores es un término técnico que se refiere al valor de la característica fenotípica que maximiza el éxito reproductivo bajo ciertas condiciones y dada una serie de restricciones (por ejemplo, el tamaño de la hembra podría poner un límite a la cantidad máxima de recursos que puede almacenar una hembra) (Parker y Maynard-Smith, 1990). En segundo lugar, la idea de las estrategias

óptimas de ovoposición se debe considerar una hipótesis de trabajo cuyas predicciones podrían no cumplirse cabalmente como resultado de múltiples factores (por ejemplo, el que el ambiente cambie o la evolución del tamaño de puesta podría haber sido afectada por el patrón de búsqueda de huevos por parte de sus depredadores más comunes y un incremento en la abundancia de un depredador que siempre ha presentado muy bajas densidades—es decir, que ha sido una presión de selección insignificante—podría resultar en un tamaño de puesta “maladaptativo”) (Parker y Maynard-Smith, 1990).

En esta tesis se presentan estudios acerca algunos de los componentes de la estrategia de ovoposición (abastecimiento de los huevos, tamaño de puesta y ubicación) de la chinche *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae), una especie que recientemente ha llamado la atención por el incremento explosivo que han experimentado sus poblaciones en la zona centro de nuestro país (Silvestre-Monroy -Monroy *et al.*, 2002), particularmente en las zonas urbanas y suburbanas de la Ciudad de México, a partir del año 1995 (Z. Cano, comunicación personal). En primer lugar, se hace una descripción de los patrones de ovoposición de esta especie en el Pedregal de San Ángel. En segundo lugar, se evalúan, utilizando un enfoque correlativo, las consecuencias de los patrones descritos sobre las tasas de éxito (= eclosión) y fracaso (“desaparición” y parasitismo) de los huevos.

ANTECEDENTES

Brailovski y Mayorga (1997) presentan una revisión taxonómica del género *Stenomacra* en la que mencionan que la distribución de *S. marginella* abarca los EUA, México, Guatemala, Costa Rica, Nicaragua, Panamá, Colombia, Venezuela y Brasil. En México se le reporta en los estados de Nayarit, Durango, Colima, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Morelos, Estado de México, Distrito Federal, Hidalgo, Guanajuato, Querétaro, Puebla, Veracruz, Oaxaca y Chiapas (Brailovski y Mayorga, 1997); también se presentan

en Tlaxcala (Cuatianquiz, 2002). En Tlaxcala y en el D. F. se les encuentra principalmente en jardines y zonas perturbadas (C. Cuatianquiz y C. Cordero, observación personal; Z. Cano, comunicación personal)

Los adultos de *S. marginella* miden de 12 a 15 mm de longitud, su cuerpo es oscuro con líneas anaranjadas en la parte anterior del protorax y los márgenes de los hemiélitros; el abdomen en la parte anterior y en el dorso es anaranjado rojizo; las patas son negras con excepción de las coxas y la parte anterior de los fémures que son anaranjados (Brailovski y Mayorga, 1997; Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy , 2001; Cuatianquiz, 2002). Las observaciones que se han realizado sobre su ciclo de vida indican que *S. marginella* es una especie anual, con huevos de color rojizo o naranja en forma de barril, que presenta cinco estadios ninfales con coloración negro y rojo (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy , 2001; Cuatianquiz, 2002). El primer estadio presenta el abdomen rojo, los siguientes lo tienen negro con una mancha roja en forma de rombo en el centro de la parte dorsal del cuerpo (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy , 2001; Cuatianquiz, 2002). Algunos autores sugieren que la coloración roja de *S. marginella*, es de carácter aposemático (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy , 2001; Cuatianquiz, 2002).

De acuerdo con Cibrián-Tovar (1995), *S. marginella* es una especie fitófaga. Silvestre-Monroy (2001) menciona que es polífaga y que se le observó alimentándose de excretas de aves y canibalizando huevos y ninfas; también menciona que en laboratorio tuvo una alta tasa de mortalidad cuando la alimentación se basó únicamente en flores y hojas de diferentes hospederos. Esto último es consistente con las observaciones de Cuatianquiz (2002) en el estado de Tlaxcala, quien observó que la especie es omnívora, ya que las proteínas de origen animal parecen ser fundamentales para que las hembras produzcan huevos. Esta especie no parece ser muy selectiva al escoger a la especie de hospedero (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995), ni en la parte del hospedero donde se encuentran y

ponen sus huevos (Silvestre-Monroy , 2001). Algunos de los hospederos son: *Acer negundo*, *Buddleia spp.*, *Carya illinoensis*, *Erithrina americana*, *Populus alba*, *P. deltoides*, *Psidium guajava*, *Saliz babilónica*, *S. mexicana*, *Schinus molle*, y *Ficus spp.* (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy , 2001).

Las ninfas presentan una conducta gregaria (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy , 2001; Cuatianquiz, 2002); Cibrián-Tovar *et al.* (1995) y Silvestre-Monroy (2001) reportan, sin dar mayor detalle, que los adultos cuidan las agregaciones con el fin de evitar la dispersión de las ninfas. Las agregaciones van aumentando de tamaño conforme las ninfas se van desarrollando. Estas agregaciones se dispersan mientras las ninfas buscan su alimento en las copas de los árboles y luego se reagrupan (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Cuatianquiz, 2002). Los adultos de ambos sexos se aparean más de una vez en su vida (Cuatianquiz, en preparación) y presentan una complicada conducta sexual que incluye un cortejo copulatorio muy elaborado (Eberhard, 1994; Cuatianquiz, 2002; C. Oliver, en preparación).

No se han detectado aves o reptiles depredadores de los adultos de *S. marginella*. Silvestre-Monroy (2001) encontró a la ninfa de una chinche (*Z. longipes*; Reduviidae) alimentándose de adultos de *S. marginella* y logró criar a estas chinches hasta adultos con una dieta a base de *S. marginella*. Este mismo autor también reportó una avispa parasitoide de los huevos, perteneciente a la Familia Scelionidae, que atacó una sola de las puestas estudiadas (el autor menciona que se obtuvieron 29 avispas de la puesta, pero no aclara cuantos huevos fueron parasitados). En la población de Tlaxcala se reporta un parasitismo muy escaso por una especie de avispa que sólo ataca un huevo por puesta y por moscas parasitoides (Familia Tachinidae) de los adultos y, probablemente, de ninfas grandes (Cuatianquiz, 2002).

Estas chinches son activas durante el día y se mueven con facilidad de un árbol a otro (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995), aunque los adultos raramente vuelan (Cuatianquiz, 2002). Las observaciones de la población de Tlaxcala indican que durante la noche y en periodos de baja temperatura la actividad es muy escasa.

OBJETIVOS

1. Describir cualitativamente la conducta de las hembras de *S. marginella* durante la ovoposición.
2. Describir cuantitativamente los patrones de ovoposición (ubicación de las puestas y tamaño de las puestas), su variación temporal y el efecto que tuvieron algunas de las características de la planta hospedera en dichos patrones.
3. Evaluar, utilizando un enfoque correlativo, el posible efecto de la ubicación y el tamaño de las puestas, así como de las características de la planta hospedera (altura, cobertura y densidad de puestas totales en el árbol), sobre las tasas de éxito (= eclosión) y fracaso (“desaparición” y parasitismo) de los huevos.
4. Evaluar experimentalmente el efecto de la edad del huevo en la probabilidad de ataque por avispas parasitoides.

METODOLOGÍA

El trabajo de campo se realizó en los años de 1999 y 2000 en el Pedregal de San Ángel, en los alrededores del Jardín Botánico y del Instituto de Ecología de la UNAM, áreas donde las chinches son sumamente abundantes (observación personal). Las observaciones de campo de 1999 y 2000 duraron 90 días cada año, desde principios de agosto y hasta finales de octubre. Las observaciones se realizaron exclusivamente sobre tepozánes (*Buddleia* spp., Familia Loganiaceae), árboles que son muy abundantes en la

zona (Rojo, 1994) y probablemente los hospederos más utilizados por *S. marginella* en el Pedregal de San Ángel. Además, el estudiar a las chinches de los tepozanes permitió comparar los resultados con los obtenidos en Tlaxcala, donde también se concentraron las observaciones en dichos árboles (Cuatianquiz, 2002).

El trabajo de laboratorio fue llevado a cabo en el “Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución” del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Las observaciones de laboratorio se realizaron a lo largo de la temporada reproductiva que abarca de mayo a septiembre. Los organismos estudiados en el laboratorio se mantuvieron en un insectario a temperatura ambiente (el Instituto de Ecología se encuentra en el Pedregal de San Ángel, que es el sitio donde habita la población estudiada y las condiciones de temperatura dentro del laboratorio, aunque no se encontraban controladas, eran más templadas que a la intemperie) y con un fotoperíodo de 12 h luz:12 h oscuridad. En los primeros meses del año 2000 se les proporcionó una dieta a base de agua y azúcar, posteriormente se enriqueció al añadir proteínas vegetales hidrolizadas (ver Resultados).

ZONA DE ESTUDIO

La Reserva del Pedregal de San Ángel se encuentra al sudoeste de la Cuenca del Valle de México, al pie del eje Neovolcánico Transversal, entre los paralelos 19° 20' 2" y 19° 13' 4" de latitud Norte y los meridianos 99° 08' 26" y 99° 14' 3" de longitud Este. La altitud máxima y mínima es de 3100 y 2250 m.s.n.m. respectivamente. La zona de estudio se localiza en la comunidad vegetal denominada *Senecionetum praecosis*, que es un matorral xerófilo que responde a las condiciones de aridez fisiológica originadas por la poca cantidad de suelo (Rojo, 1994). El clima del Pedregal de San Ángel es templado subhúmedo con lluvias de verano; y presenta una estación de lluvias muy marcada que

comienza entre fines de mayo y principios de junio, y termina hasta finales de septiembre (Rojo, 1994). Es una zona que presenta una precipitación promedio anual de 800 mm, y una temperatura promedio anual de 15°C.

CONDUCTA DE OVOPOSICIÓN

Durante los estudios de campo se realizaron varias observaciones de hembras en el proceso de poner huevos. Se describió detalladamente la conducta de dos hembras que fueron encontradas en el campo poniendo huevos. Además, se hizo una grabación en video de una hembra poniendo huevos en el laboratorio.

PATRONES DE OVOPOSICIÓN

Para determinar estos patrones se seleccionaron 15 árboles de Tepozán al azar en 1999 y cinco en 2000, en los cuales se realizó un muestreo en búsqueda de puestas.

Densidad de Puestas a lo Largo de la Temporada Reproductiva. Para determinar los cambios en el número de puestas a través de la temporada reproductiva se realizaron tres muestreos que tuvieron lugar a lo largo de la etapa de reproducción que va de junio a septiembre de 1999 en los cuales se contó el número de puestas totales en aproximadamente el 25% de la copa de cada árbol (muestreando siempre en la parte inferior del mismo).

Efecto de las Características del Árbol en el Destino de las Puestas. Este estudio se realizó únicamente en la temporada de 1999. Para obtener medidas del tamaño de los árboles, a cada uno de los 15 árboles muestreados se les estimó el área de cobertura de su follaje midiendo el diámetro máximo del mismo y el diámetro perpendicular que cortaba al primero en su parte media con una cinta graduada de 10 metros de longitud; el área de cobertura se aproximó multiplicando ambos diámetros. Utilizando una varilla de un metro

que se colocó sobre el piso junto al tronco de cada árbol, se tomó una fotografía digital a partir de la cual se calculó la altura del árbol con el programa Windias.

En cada uno de los 15 árboles se marcaron individualmente, con etiquetas Dymo amarradas al lado de la puesta con hilo de cáñamo, 12 puestas en agosto y tres más en septiembre, para un total de 225 puestas. Se contó el número de huevos de cada puesta y se registró si la puesta se encontraba sobre la hoja, el tronco o una rama. Las puestas se revisaron diariamente durante la época de reproducción para conocer el destino de los huevos. Si la puesta desaparecía de un día para otro y no era posible determinar la causa de su desaparición se le consideró una puesta “Desaparecida”. Se cuantificó el número de huevos que eclosionaron (ya que las ninfas de primer estadio se quedan junto a la puesta durante varios días) y se cuantificó el número de huevos que estuvieron parasitados los cuales se distinguen por el tipo de agujero que dejan las avispas al eclosionar y por la coloración oscura distintiva que toman como indicador de la presencia de parasitoides. En varios de los análisis se comparan las distribuciones de tamaño o de ubicación de las puestas con las distribuciones de las puestas en las que eclosionó al menos un huevo (a estas les llamamos puestas “Eclosionadas”) y en las que al menos un huevo fue parasitado (a estas les llamamos puestas “Parasitadas”).

EFFECTO DE LA EDAD DEL HUEVO EN LA PROBABILIDAD DE PARASITISMO

Con el fin de evaluar si la edad de los huevos afecta la probabilidad de ser atacados por parasitoides se realizó un experimento de campo utilizando huevos puestos en el laboratorio. Se colocaron grupos de huevos de diferentes categorías de edad sobre ramas más o menos horizontales de tepozanes durante 24 horas y posteriormente fueron recogidas y almacenadas en el laboratorio para poder revisarlas frecuentemente con el fin de determinar si habían sido parasitadas.

En un experimento piloto realizado el año 2000 se pusieron un total de 12 puestas (tres grupos de cuatro puestas cada uno) de ocho categorías de edad entre 0 (es decir, expuestos el mismo día que los pusieron las hembras) y 27 días después de haber sido puestos, cuyos tamaños de puesta fueron de 15 (N = 4 puestas) ó 25 huevos (N = 8), dependiendo de la disponibilidad de huevos de las distintas edades en nuestro laboratorio. Las puestas se colocaron sobre pequeñas tiras de plástico transparente muy delgado, que normalmente se utiliza para cubrir o envolver alimentos (*Plastipack*®), y fueron amarradas a la rama seleccionada utilizando hilo de cáñamo. Se homogeneizó el número de huevos de cada una de las cuatro puestas que se colocaron juntas quitando o añadiendo huevos de algunas puestas cuando fue necesario. Aunque los tamaños de puesta utilizados en el experimento son menores al tamaño de puesta promedio, sus valores se encuentran dentro del rango de tamaños de puesta observados en distintas localidades (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy 2001; Cuatianquiz, 2002; ver sección de resultados). Este experimento piloto tuvo lugar a finales de la época reproductiva, es decir, a principios de septiembre.

El experimento definitivo se realizó en junio de 2002, al principio de la temporada de reproducción. Se pusieron un total de 60 puestas (15 grupos de cuatro puestas cada uno) de nueve categorías de edad entre 0 (es decir, expuestos el mismo día que los pusieron las hembras) y 11 días después de haber sido puestos, cuyos tamaños de puesta fueron de 10 a 30 huevos y el número total de réplicas por edad de 2 a 15. El método para exponer las puestas a los parasitoides en el campo fue distinto al del experimento piloto. Se colocaron las puestas de cuatro edades en una caja de petri de plástico de 5 cm. de diámetro. Las puestas de distintas edades se removieron de las cajas de petri originales con un pedazo de cartulina en forma de espátula, dentro de la caja se les asignó de manera aleatoria un lugar y se marcó este lugar con un número, posteriormente se les dejó caer una gota de agua para

que se adhirieran a la nueva caja. Las puestas se homogenizaron quitando huevos cuando fue necesario. Las réplicas se colocaron sobre una rama más o menos horizontal de Tepozán y se pegó la caja de petri a la rama con una pistola eléctrica de pegamento (PIPE-5/6 TRUPER ®).

RESULTADOS

OBSERVACIONES GENERALES

En la **Fig. 1** se ilustran las diferentes fases del ciclo de vida de *S. marginella* en el Pedregal de San Ángel. El ciclo de vida es anual y el periodo de reproducción comienza a mediados de mayo y termina hacia fines de septiembre. La ovoposición tiene lugar desde junio hasta finales de septiembre (**Fig. 1a**). Se pueden observar ninfas de primer estadio hasta mediados de octubre. Las ninfas de quinto estadio mudan para convertirse en adultos aproximadamente a finales de marzo y principios de abril, pero permanecen sexualmente inactivos hasta las primeras semanas de mayo cuando empiezan a aparearse (**Fig. 1b, c y d**). Las hembras son más largas que los machos, los cuales además son más delgados. Las ninfas y los adultos forman agregaciones muy numerosas sobre los hospederos, aunque también se les observa caminando solos.

El huevo (**Fig. 1e**) tiene forma cilíndrica (similar a un barril alargado) con corion liso anaranjado brillante durante las primeras horas después de haber sido puesto. Conforme va madurando su color se torna cada vez más rojo, hasta llegar a un tono rojo ladrillo en aproximadamente una semana. El pseudopérculo es liso y está rodeado de entre 6 y 12 procesos micropilares en forma de media esfera de color blanco, la unión entre cada proceso micropilar y el corion es de color negro. Una vez que los huevos han eclosionado pierden la coloración roja característica y al observarlos bajo el microscopio se pueden ver los huevos vacíos y con los procesos micropilares rotos de forma irregular (**Fig. 1f**).

También se observa gran cantidad de filamentos de color blanco alrededor de los huevos, los cuales pueden hacer difícil distinguir la identidad de cada “cascarón” a simple vista. Los huevos son atacados por una o más especies de avispas parasitoides (**Fig. 1g**) y cuando están parasitados presentan un color café oscuro; al salir la avispa del huevo produce un corte circular perfecto sin filamentos de color blanco alrededor del pseudopérculo (**Fig. 1h**).

La forma de las puestas de huevos es variable y depende de la cantidad de huevos y de la superficie sobre la cual hayan sido colocados (**Fig. 1i y j**). Se pueden encontrar varias puestas juntas (a juzgar por sus tamaños y por el hecho de que se han observado hembras poniendo junto a puestas previamente identificadas), e incluso puestas con dos capas de huevos (una sobre la otra) (**Fig. 1k**). Los huevos se pueden encontrar en varias partes del hospedero (**Fig. 1l**): hojas (tanto en el haz como en el envés), ramas, sobre el tronco, se les encuentra también en las hojas de pasto y otras plantas de jardín, así como en piedras y en superficies de materiales artificiales tales como bardas y paredes, varillas metálicas, etiquetas Dymo y plástico. Aunque los huevos generalmente se encuentran expuestos, recientemente (fines de 2002) se encontraron puestas debajo la corteza de algunos tepozanes y eucaliptos (en años anteriores no se buscaron huevos en estos sitios).

Cuando las ninfas acaban de salir del huevo (**Fig. 1m y n**) la cabeza, el tórax y las patas son amarillas translúcidas y conforme pasa el tiempo (aproximadamente dos días) se tornan café oscuro y luego negras. El abdomen es rojo desde el momento de la eclosión y hasta la primera muda.

Los adultos son parasitados por una larva de mosca (probablemente de la familia Tachinidae) que crece dentro del adulto hasta que emerge para pupar (**Fig. 1ñ y o**), poco tiempo después de que esto ocurre la chinche adulta muere. Aunque no realizamos un

estudio específico al respecto, de nuestras observaciones no se desprende ninguna evidencia de cuidado “parental” de los adultos sobre los huevos o estadios ninfales.

DIETA Y MADURACIÓN DE LOS HUEVOS

Cuando se realizó esta investigación no existía ningún trabajo publicado que especificara la manera de criar en el laboratorio a *S. marginella*, por lo que, se procedió a desarrollar un método (Cuatianquiz, 2002). De acuerdo con la información proporcionada por Cibrián-Tovar *et al.* (1995), *S. marginella* es una especie fitófaga, chupadora, que succiona la savia de las plantas. Debido a esto, los individuos recolectados en marzo del año 2000 (en su mayoría ninfas de quinto estadio) fueron alimentados inicialmente con una dieta constituida por hojas frescas de Tepozán, que se cambiaban cada tercer día, y una solución de 20 g de azúcar en 100 ml de agua potable embebida en una bolita de algodón que se colocó dentro de la caja petri, la cual también se cambió cada tercer día para evitar que se llenara de hongos; la mayoría de estos individuos se volvieron adultos y se aparearon, pero ninguna de las 54 hembras puso huevos mientras se les mantuvo esta dieta. Disecciones realizadas por C. Cuatianquiz con chinches de Tlaxcala mostraron que estas hembras no habían madurado sus huevos al ser comparadas con hembras recolectadas en el campo; lo mismo fue observado en las chinches del Pedregal de San Ángel por C. Oliver (comunicación personal).

Nuestras observaciones de campo nos sugirieron que este efecto podría deberse a una deficiencia nutricional en la dieta, particularmente una falta de proteínas, ya que vimos que los adultos se alimentan de las excretas de pájaros y otros animales, de los huevos de su propia especie y de los cadáveres de artrópodos pequeños, incluidos los de su misma especie (aunque no podemos estar seguros de que no maten—o terminen de matar a individuos moribundos, como sospechamos en algunos casos—al menos a algunas de sus

“presas”). En vista de lo anterior, decidimos agregar en el mes de agosto (hacia el final de la temporada reproductiva) a la solución de agua y azúcar ocho gotas de Jugo *Maggi*®, el cual está compuesto de proteínas de origen vegetal hidrolizadas, por cada 100 ml de la solución de azúcar y se llevó a cabo el mismo procedimiento que con la dieta anterior. De esta forma se logró que algunas hembras (6 de las 54, 11%) pusieran huevos, lo que sugirió que la dieta seguía siendo insuficiente o que el largo periodo de tiempo que se mantuvieron con una dieta pobre (5-6 meses) había causado un daño irreversible en muchas de ellas. Posteriormente, C. Cuatianquiz y C. Oliver incrementaron significativamente la proporción de hembras que ponían huevos (inclusive que ponían varias puestas) agregando a esta última dieta clara de huevo como fuente de proteínas animales.

CONDUCTA DE OVOPOSICIÓN

Una vez que la hembra elige el lugar de ovoposición (ver siguiente sección), permanece inmóvil y saca su ovopositor, el cual tiene la apariencia de un delgado tubo translúcido que presenta contracciones y con el cual toca el sustrato en repetidas ocasiones. Con las contracciones del ovopositor el huevo va avanzando hacia fuera; a medida que avanza el huevo, el ovopositor se distiende a su paso. El huevo se observa claramente a través de la pared translúcida del ovopositor gracias a su color anaranjado brillante. Cuando el huevo sale está cubierto de una sustancia pegajosa de aspecto lechoso. Es probable que esta sustancia sea la responsable de que los huevos se mantengan pegados al sustrato y unidos entre sí lateralmente; en las zonas de unión con el sustrato y entre huevos esta sustancia se torna de color café oscuro con el tiempo. Una vez que el huevo está afuera, pero todavía pegado a la hembra, ésta retrae el ovopositor y mueve el abdomen varias veces hasta que coloca un huevo junto al huevo puesto previamente y el proceso comienza de nuevo. El comportamiento de ovoposición puede dividirse en las siguientes

acciones, las cuales se describen en el orden temporal en que ocurren: “Ubicación” (movimientos para colocar el abdomen en el punto donde va a poner un huevo) → “Inmóvil” (permanece quieta después de ubicar su abdomen en el punto donde va a poner un huevo) → “Contracción” (contrae rítmicamente el ovopositor y el huevo empieza a desplazarse hacia afuera) → “Expulsión” (esto ocurre en el momento en que el huevo, que ya se encuentra totalmente fuera del ovopositor, es colocado sobre el sustrato). Cuando ha terminado de poner todos los huevos de una puesta, la hembra permanece inmóvil unos minutos y después se va.

UBICACIÓN DE LAS PUESTAS

En 1999 se encontraron más puestas sobre la corteza del tronco y las ramas (63.9%) del árbol hospedero (*Buddleia* spp.) que sobre las hojas (36.1%) (Chi-Cuadrada = 16.65, g.l. = 1, $p < 0.000045$; N = 202 puestas) (**Fig. 2**). Para ver si hubo diferencias en la ubicación de las puestas en distintos momentos del periodo de reproducción, se comparó la ubicación de las puestas en los meses de agosto y de septiembre de 1999. Se encontró que en agosto hubo una proporción significativamente mayor de puestas en la corteza que en la hoja (63.9% vs. 36.1%; Chi-Cuadrada = 12.25 g.l. = 1, $p > 0.000465$; N = 158), mientras que en septiembre se encontró una tendencia marginalmente significativa, probablemente debido al tamaño de muestra (63.6% vs. 36.4%; Chi-Cuadrada = 3.27, g.l. = 1, $p > 0.07$; N = 44) (**Fig. 2**).

TAMAÑO DE PUESTA

Variación Temporal en el Tamaño de Puesta. El tamaño de puesta promedio (\pm error estándar; N) fue de 31.3 (\pm 1.1; 202) en 1999 y de 29.9 (\pm 1.7; 72) en el año 2000; en ambos años la distribución del tamaño de puesta fue normal (Prueba de Normalidad de

Kolmogorov-Smirnov: $D = 0.59$ para 1999 y $D = 0.09$ para el año 2000, $p > 0.20$ en ambos casos) (**Fig. 3**). No se encontraron diferencias significativas entre años en el tamaño de puesta promedio (Prueba de t para muestras independientes: $t = 0.6$, $p = 0.49$) (**Fig. 3**). Se hizo una comparación de la proporción de puestas en las diferentes categorías de tamaño entre los años de 1999 y 2000, utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras y no se encontraron diferencias significativas ($D = 0.71$, $p > 0.10$) (**Figs. 3 y 4a**).

Con el fin de evaluar si hubo un cambio en el tamaño de puesta a través de la temporada de reproducción, se compararon los tamaños de puesta de agosto (promedio \pm error estándar = 32 ± 1.4 ; $N = 158$) y de septiembre (29 ± 1.9 ; $N = 44$) del año 1999 utilizando una Prueba de U de Mann-Whitney (no se utilizó una prueba de t debido a que no se cumplió el requisito de homogeneidad de varianzas: $p < 0.02$) y no se encontró una diferencia significativa ($U = 3179.5$, $p = 0.38$); la misma comparación para el año 2000 tampoco fue significativa (agosto: 31.3 ± 2 , $N = 54$; septiembre: 25.7 ± 2.6 , $N = 18$; $t = 1.46$, $p = 0.15$). También se hizo una comparación de la distribución de puestas en las diferentes categorías de tamaño entre los muestreos de agosto y septiembre utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras sin encontrar diferencias significativas en la distribución de tamaños de puesta ($D = 0.71$, $p > 0.10$) (**Fig. 4b**); la misma comparación para el año 2000 tampoco mostró diferencias significativas ($D = 0.66$, $p > 0.10$) (**Fig. 4c**).

Efecto de la Ubicación en el Tamaño de las Puestas en 1999. Se comparó el tamaño de puesta en función de la ubicación y se encontró que eran significativamente menores ($t = 2.08$, $p = 0.039$) las que se encontraban sobre la corteza (29.57 ± 1.4 , $N = 129$) que las encontradas sobre las hojas (34.49 ± 1.91 , $N = 72$).

Variación Temporal en la Proporción de Puestas de Diferente Tamaño “Desaparecidas”, “Eclosionadas” y “Parasitadas”. Se comparó la proporción de puestas “Desaparecidas” entre años y se encontró que fue mas del doble (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p < 0.0001$) en 1999 ($110/202 = 54.5\%$) que en 2000 ($18/72 = 25\%$). Se hizo una comparación de la proporción de puestas “Desaparecidas” en las diferentes categorías de tamaño de puesta, entre los años 1999 y 2000, utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras y se encontró una diferencia significativa entre las distribuciones de ambos años ($D = .85$, $p > 0.02$) (**Fig. 4a**). Se comparó la proporción de puestas “Desaparecidas” entre los dos muestreos de 1999 (agosto $82/158 = 51.9\%$; septiembre $28/44 = 63.6\%$) y no se encontró una diferencia estadísticamente significativa (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p = 0.18$), la misma comparación para el año 2000 (agosto $12/54 = 22.2\%$; septiembre $6/18 = 33.3\%$) dio un resultado similar ($p = 0.36$). Se comparó la proporción de puestas “Desaparecidas” en las diferentes categorías de tamaño de puesta, entre el muestreo de agosto y el de septiembre del año 1999 utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras y no se encontraron diferencias significativas ($D = 0.71$, $p > 0.10$) (**Fig. 4b**); la misma comparación para el año 2000 tampoco mostró diferencias significativas ($D = .33$, $p > 0.10$) (**Fig. 4c**).

Se comparó la proporción de puestas donde eclosionó al menos un huevo (“Eclosionadas”) entre años y se encontró que fue significativamente menor (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p < 0.0001$) en 1999 ($87/202 = 43.1\%$) que en 2000 ($54/72 = 75\%$). Se comparó la proporción de puestas “Eclosionadas” entre los dos muestreos de 1999 (agosto $72/158 = 45.6\%$; septiembre $15/44 = 34.1\%$) y no se encontró una diferencia significativa (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p = 0.23$), la misma comparación para el año 2000 (agosto $43/54 = 79.6\%$; septiembre $11/18 = 61.1\%$) dió un resultado similar ($p = 0.13$). Se comparó la proporción de puestas “Eclosionadas” en las diferentes

categorías de tamaño de puesta entre los años 1999 (porcentaje “global” de eclosión: $87/202 = 43.1\%$) y 2000 (porcentaje “global” de eclosión: $54/72 = 75\%$) (**Fig. 4a**), utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras y se encontró que no difiere significativamente entre años ($D = 0.42, p > 0.10$). Se comparó la proporción de puestas “Eclosionadas” en las diferentes categorías de tamaño de puesta, entre el muestreo de agosto y el de septiembre del año 1999 y no se encontraron diferencias significativas ($D = 0.71, p > 0.10$) (**Fig. 4b**); la misma comparación para el año 2000 si mostró diferencias significativas ($D = 0.83 p > 0.05$) (**Fig. 4c**).

En relación a las puestas que tuvieron al menos un huevo parasitado (“Parasitadas”), en 1999 se encontró que 40 de las 202 puestas revisadas (19.8%) estuvieron parasitadas, mientras que en 2000 ninguna de las 72 puestas estudiadas fue atacada (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p < 0.0001$). Porcentaje promedio de huevos parasitados \pm E.E; rango, (47.87 ± 6.04 ; 2.1 - 97.5 %). Se comparó la proporción de puestas “Parasitadas” entre los dos muestreos de 1999 (porcentaje en agosto: $28/40 = 70\%$; porcentaje en septiembre: $12/40 = 30\%$) y se encontró una tendencia marginalmente significativa ($p = 0.0625$) a una mayor proporción en agosto ($28/158 = 17.7\%$) que en septiembre ($12/44 = 27.3\%$). Se comparó la proporción de puestas “Parasitadas” de las diferentes categorías de tamaño de puesta, entre el muestreo de agosto y el de septiembre del año 1999 y no se encontraron diferencias significativas ($D = 0.42, p > 0.10$) (**Fig. 4b**).

EFFECTO DE LAS CARACTERÍSTICAS DEL ÁRBOL EN EL TAMAÑO Y UBICACIÓN DE LAS PUESTAS EN 1999

Características de los Árboles. El resumen estadístico de las características medidas en los 15 árboles estudiados en 1999 (no se midieron en los cinco árboles de 2000) se presenta en el **Cuadro 1**.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

Cuadro 1. Características de los árboles estudiados en 1999. Densidad promedio de puestas: Promedio del número de puestas observado en los tres muestreos. El tamaño de muestra es de 15 árboles.

	Promedio	Error Estándar	Mínimo	Máximo
Altura	4.80	0.50	1.5	9.2
Cobertura	35.35	5.14	4.1	72.4
Tamaño Promedio de Puesta	32.13	1.64	21.85	48.8
Porcentaje de Puestas en Hoja	33.00	0.08	0	100
Porcentaje de Puestas en Corteza	67.00	0.08	0	100
Densidad Promedio de Puestas	16.6	5.15	2	81
Porcentaje Promedio de Eclósión	83.38	3.60	50	100
Porcentaje Promedio de Parasitismo	18.83	3.26	0	50
Proporción de Puestas "Perdidas"	0.56	0.05	0.29	0.85
Proporción de Puestas "Eclósionadas"	0.42	0.04	0.08	0.71
Proporción de Puestas "Parasitadas"	0.19	0.03	0	0.43

Altura del Árbol. La altura del árbol no mostró una correlación significativa con el tamaño promedio de las puestas encontradas en el mismo ($r_s = 0.14$, $p = 0.62$), pero mostró una correlación positiva significativa con la proporción de puestas en las hojas ($r_s = 0.58$, $p = 0.022$) y, por consiguiente, de manera negativa con la proporción de puestas en la corteza ($r_s = -0.58$, $p = 0.022$) (Fig. 5).

Cobertura del Árbol. La cobertura del árbol mostró una relación significativa negativa con el tamaño promedio de las puestas encontradas en el mismo ($r_s = -0.58$, $p = 0.02$) (Fig. 6), pero no con la proporción de puestas en las hojas o en la corteza ($r_s = 0.17$, $p = 0.54$) o en la corteza ($r_s = -0.17$, $p = 0.54$).

Densidad de Puestas Promedio en el Árbol. La densidad de puestas promedio (promedio del número de puestas de los tres muestreos) en el árbol no mostró una relación significativa con el tamaño promedio de las puestas encontradas en el mismo ($r_s = -0.03$, $p = 0.88$) ni con la proporción de puestas en las hojas ($r_s = 0.19$, $p = 0.48$). Tampoco se encontraron correlaciones significativas con el tamaño promedio de las puestas (todas las $p > 0.81$) ni con la proporción de puestas en las hojas (todas las $p > 0.33$) cuando se analizaron por separado las densidades de puestas encontradas en cada uno de las tres fechas de muestreo (3 de agosto, 28 de agosto y 19 de septiembre).

EFFECTO DE LA UBICACIÓN DE LAS PUESTAS EN LA “DESAPARICIÓN”, ECLOSIÓN Y PARASITISMO DE LOS HUEVOS EN 1999

Se comparó la proporción de puestas “Desaparecidas” en función de la ubicación de la puesta (corteza vs. hoja) en el año 1999 (**Fig. 2**), tanto globalmente (porcentaje en hoja: $43/73 = 58.9\%$; porcentaje en corteza $67/129 = 51.9\%$) como en cada uno de los dos muestreos (agosto: porcentaje en hoja $34/57 = 59.64\%$, porcentaje en corteza $48/101 = 47.52\%$; septiembre: porcentaje en hoja $9/16 = 56.2\%$, porcentaje en corteza $19/28 = 67.8\%$) utilizando una Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher y no se encontró una diferencia significativa en ningún caso ($p = 0.38, 0.41, 0.52$). Se comparó la proporción de puestas “Parasitadas” en función de la ubicación de la puesta en el año 1999 (**Fig. 2**) y se encontró una diferencia significativa ($p = 0.02$) con un mayor porcentaje de puestas parasitadas en la corteza ($32/129 = 24.8\%$) que en las hojas ($8/73 = 11\%$); la misma comparación para cada uno de los muestreos (agosto: porcentaje en hoja $6/57 = 10.52\%$, porcentaje en corteza $22/101 = 21.8\%$; septiembre: porcentaje en hoja $2/16 = 12.5\%$, porcentaje en corteza $10/28 = 35.71\%$) no mostró una diferencia significativa ($p = 0.09, 0.16$). En ambos sitios eclosionaron todos los huevos de las puestas que no se perdieron ni fueron parasitadas (**Fig. 2**). Sólo en 5 de las 202 puestas estudiadas en 1999 fue parasitado el 100% de los huevos (2 de hoja y 3 de corteza); en las puestas parasitadas restantes el porcentaje de huevos parasitados fue en promedio \pm EE (rango, N) de 37.9 ± 16.7 (5.8–97.5 %, 6) en hoja y 40.9 ± 34.3 (2.1—97.1%, 29) en corteza.

EFFECTO DEL TAMAÑO DE PUESTA EN LA “DESAPARICIÓN”, ECLOSIÓN Y PARASITISMO DE LOS HUEVOS

Se comparó la proporción de puestas “Desaparecidas” en función del tamaño de puesta mediante un análisis de varianza de Kruskal-Wallis, agrupando los tamaños de puesta en seis categorías, y no se encontró un efecto significativo ni en 1999 ($H = 8.12$, $p = 0.15$) ni en 2000 ($H = 1.3$, $p = 0.87$) (**Fig. 4a**). También se compararon las distribuciones del tamaño de puesta y del tamaño de las puestas “Desaparecidas” y no se encontraron diferencias significativas en el año 1999 ($D = 0.57$, $p < 0.10$) ni en el año 2000 ($D = 0.99$, $p < 0.10$) (**Fig. 4a**).

No se encontró una correlación significativa entre el tamaño de puesta y el porcentaje de eclosión ni en el año 1999 ($r_s = 0.13$, $p = 0.21$, $N = 92$) ni en el 2000 ($r_s = -0.007$, $p = 0.96$, $N = 54$). Se comparó la distribución del tamaño de puesta con la distribución del tamaño de las puestas “Eclosionadas”, encontrándose que no había una diferencia significativa en el año 1999 ($D = 0.57$, $p > 0.10$) ni en el 2000 ($D = 0.43$, $p < 0.10$) (**Fig. 4a**).

Una correlación entre el tamaño de puesta y el porcentaje de parasitismo en el año 1999, que incluyó a las puestas no parasitadas que presentaron un 100% de eclosión, no mostró una relación significativa entre ambas variables ($r_s = -0.13$, $p = 0.18$, $N = 100$); la misma correlación, pero excluyendo a las puestas no parasitadas que presentaron un 100% de eclosión, mostró una relación negativa significativa ($r_s = -0.31$, $p = 0.049$, $N = 40$) (**Fig. 7**). En el año 2000 no se observó parasitismo. Se comparó la distribución del tamaño de puesta y la distribución del tamaño de las puestas “Parasitadas” en el año 1999 y no se encontraron diferencias significativas ($D = 0.71$, $p > 0.10$) (**Fig. 4a**).

EFFECTO DE LAS CARACTERÍSTICAS DEL ÁRBOL EN LA “DESAPARICIÓN”, ECLOSIÓN Y PARASITISMO DE LOS HUEVOS EN EL AÑO 1999

Se correlacionó la proporción de puestas “Desaparecidas” con la altura del árbol ($r_s = 0.28$, $p = 0.31$, $N = 15$), con su cobertura ($r_s = -0.12$, $p = 0.68$, $N = 15$) y con la densidad de puestas promedio en el árbol ($r_s = -0.33$, $p = 0.23$, $N = 15$), sin encontrarse ninguna relación significativa.

Se correlacionó la proporción de puestas “Ecllosionadas” con la altura del árbol ($r_s = -0.26$, $p = 0.36$, $N = 15$), con su cobertura ($r_s = 0.05$, $p = 0.87$, $N = 15$) y con la densidad promedio de puestas en el árbol ($r_s = 0.3$, $p = 0.3$, $N = 15$), sin encontrarse ninguna relación significativa. Se correlacionó el porcentaje promedio de huevos ecllosionados con la altura del árbol ($r_s = 0.16$, $p = 0.56$, $N = 15$) y con su cobertura ($r_s = 0.40$, $p = 0.13$, $N = 15$) sin encontrarse ninguna relación significativa; sin embargo, la correlación con la densidad promedio de puestas en el árbol fue significativamente negativa ($r_s = -0.62$, $p = 0.01$, $N = 15$) (**Fig. 8**).

Se correlacionó la proporción de puestas “Parasitadas” con la altura del árbol ($r_s = -0.44$, $p < 0.1$, $N = 15$), con su cobertura ($r_s = -0.15$, $p = 0.59$, $N = 15$) y con la densidad promedio de puestas en el árbol ($r_s = 0.17$, $p = 0.54$, $N = 15$), sin encontrarse ninguna relación significativa. Se correlacionó el porcentaje promedio de huevos parasitados con la altura del árbol y no se encontró una relación significativa ($r_s = -0.32$, $p = 0.23$, $N = 15$). El porcentaje promedio de huevos parasitados se correlacionó significativamente de manera negativa con la cobertura ($r_s = -0.56$, $p = 0.03$, $N = 15$) (**Fig. 9**) pero no con la densidad promedio de puestas en el árbol ($r_s = 0.36$, $p = 0.18$, $N = 15$).

Efecto de la Variación Temporal en la Densidad de Puestas en los Árboles sobre la “Desaparición”, Ecllosión y Parasitismo de los Huevos. Se correlacionó la proporción de puestas “Desaparecidas” con la densidad de puestas en el árbol en tres

fechas: 3 de agosto ($r_s = -0.30$, $p = 0.27$), 28 de agosto ($r_s = -0.48$, $p = 0.07$) y 19 de septiembre ($r_s = -0.39$, $p = 0.15$; $N = 15$ en las tres fechas), sin encontrar ninguna relación significativa.

Se correlacionó la proporción de puestas “Ecllosionadas” con la densidad de puestas en el árbol en tres fechas: 3 de agosto ($r_s = 0.27$, $p = 0.32$), 28 de agosto ($r_s = 0.37$, $p = 0.16$) y 19 de septiembre ($r_s = 0.37$, $p = 0.16$, $N = 15$ en las tres fechas), sin encontrar ninguna relación significativa. El porcentaje promedio de huevos ecllosionados se correlacionó negativamente con la densidad de puestas en el árbol en las dos primeras fechas, mientras que en la tercera la correlación, aunque también fue negativa, no fue significativa: 3 de agosto ($r_s = -0.56$, $p = 0.03$), 28 de agosto ($r_s = -0.51$, $p = 0.05$) y 19 de septiembre ($r_s = -0.37$, $p = 0.17$).

Se correlacionó la proporción de puestas “Parasitadas” con la densidad de puestas en el árbol en tres fechas: 3 de agosto ($r_s = 0.11$, $p = 0.68$), 28 de agosto ($r_s = 0.22$, $p = 0.42$) y 19 de septiembre ($r_s = 0.27$, $p = 0.32$), sin encontrar ninguna relación significativa. Se correlacionó el porcentaje promedio de huevos parasitados con la densidad de puestas en el árbol en tres fechas: 3 de agosto ($r_s = 0.29$, $p = 0.29$), 28 de agosto ($r_s = 0.28$, $p = 0.30$) y 19 de septiembre ($r_s = 0.36$, $p = 0.17$), sin encontrar ninguna relación significativa.

EFFECTO DE LA EDAD DEL HUEVO EN LA PROBABILIDAD DE PARASITISMO

En el experimento piloto del año 2000 se encontró parasitismo sólo en una de las tres puestas de “edad cero” (es decir, huevos puestos el mismo día que se expusieron a enemigos naturales); en dicha puesta tres de los 25 huevos (12%) fueron parasitados. En las otras 11 puestas (91.7%) que no presentaron parasitismo ecllosionó el 100% de los huevos. El experimento del año 2002 mostró cero parasitismo por avispas, aunque una gran proporción de los huevos ($427/1472 = 29\%$) fueron atacados por hongos antes de

eclosionar (**Cuadro 2**). Se encontraron unos pocos huevos vacíos ($39/1427 = 2.7\%$) que probablemente fueron consumidos por las ninfas de primer estadio.

Cuadro 2. Efecto de la edad del huevo en la probabilidad de parasitismo.

Edad del Huevo (Días)	N	Tamaño de Puesta (Núm. de Puestas) ¹	Puestas Parasitadas	Comentarios
Experimento Piloto (Año 2000)				
0	3	15; 25 (2) T = 65	1	Tres huevos parasitados de la puesta de 25
1	3	15; 25 (2) T = 65	0	
5	1	15	0	
8	1	25	0	
12	1	15	0	
13	1	25	0	
20	1	25	0	
27	1	25	0	
Experimento (Año 2002)				
0	15	30 (9); 10; 23; 19; 12; 16; 18 T = 368	0	68 (18.5%) con hongos; 10 (2.7%) vacíos
1	15	30 (9); 10; 23; 19; 12; 16; 18 T = 368	0	97 (26.4%) con hongos; 6 (1.6%) vacíos
2	15	30 (9); 10; 23; 19; 12; 16; 18 T = 368	0	114 (31%) con hongos
5	3	30 (2); 23 T = 83	0	13 (15.7%) con hongos; 23 (27.7%) vacíos
6	4	30 (3); 18 T = 108	0	52 (48.1%) con hongos
7	2	16; 30 T = 46	0	41 (89.1%) con hongos
8	2	12; 30 T = 42	0	42 (100%) con hongos
9	2	10; 30 T = 40	0	
11	2	19; 30 T = 49	0	

¹T = Número total de huevos.

DISCUSION

HISTORIA NATURAL DE LA OVOPOSICIÓN DE *STENOMACRA MARGINELLA* EN EL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL: COMPARACIÓN CON OTRAS LOCALIDADES

Se han realizado estudios de la ovoposición de *S. marginella* en dos localidades del Estado de México y dos de Tlaxcala, lo que permite hacer una comparación con la población del Pedregal de San Ángel (**Cuadro 3**). En las cinco localidades los adultos pasan por un periodo de inmadurez sexual de mes y medio aproximadamente. En el Pedregal de San Ángel y en las dos localidades de Tlaxcala los apareamientos comienzan en las primeras semanas de mayo y las últimas cópulas se observan hacia finales de septiembre; en Iztacala se reporta un periodo de apareamiento que inicia más temprano y es más corto (de abril a julio).

A diferencia de las otras localidades estudiadas donde la ovoposición inicia en mayo (**Cuadro 3**), en el Pedregal de San Ángel las puestas de huevos se empiezan a observar hasta principios de junio. Al igual que en Iztacala (EM) y Tlaxcala (**Cuadro 3**), las últimas puestas se observan a finales de septiembre, mientras que Cibrián-Tovar *et al.* (1995) reportan un periodo de ovoposición mucho más corto que termina en julio. Tal vez la diferencia más notable que existe entre las poblaciones de las distintas localidades es en el tiempo que tardan en eclosionar los huevos, el cual es similar en Tlax. y el Pedregal de San Ángel (aproximadamente 20 días), mientras que para Iztacala se reporta un tiempo de entre 5 y 9 días (**Cuadro 3**); no tenemos una hipótesis para explicar esta diferencia.

En todas las localidades se han encontrado bajos niveles de parasitismo de huevos y el valor más alto corresponde al 19.8% de las puestas reportado en este trabajo para el año 1999 (**Cuadro 3**). En todos los casos los parasitoides fueron avispas. En Iztacala Silvestre-Monroy (2001) reporta a un miembro de la familia Scelionidae, mientras que los parasitoides de Tlaxcala y el Pedregal de San Ángel aún no han sido identificados. Sin

embargo, es posible que en estas últimas localidades los parasitoides pertenezcan a distintas especies, ya que en Tlaxcala las avispas parasitaron un solo huevo de los más de 30 que tenían cada una de las cuatro puestas parasitadas en 1999, mientras que en el Pedregal de San Ángel los parasitoides atacaron entre el 2% y el 100% de los huevos de cada una de las 40 puestas atacadas en 1999. Tanto en Tlaxcala como en el Pedregal de San Ángel el parasitismo de huevos estuvo virtualmente ausente en el año 2000 (0% de puestas parasitadas en Tlaxcala y sólo una puesta, del experimento acerca del efecto de la edad del huevo sobre la probabilidad de parasitismo, en el Pedregal de San Ángel).

ABASTECIMIENTO DE LOS HUEVOS

Cibrián-Tovar *et al.* (1995) mencionan que *S. marginella* es fitófaga. Sin embargo, tanto nuestras observaciones de campo, como las de Cuatianquiz (2002) en Tlaxcala, indican que se trata de una especie omnívora, que obtiene proteínas y otras sustancias de origen animal, al alimentarse de artrópodos pequeños (incluidos individuos de su propia especie) muertos (o, tal vez, moribundos o débiles, como parecen indicar algunas de nuestras observaciones), excretas (principalmente de pájaros) y huevos de sus coespecíficos, además de las proteínas y carbohidratos de origen vegetal provenientes de las plantas hospederas.

Las proteínas de origen animal parecen ser fundamentales para el abastecimiento y maduración de los huevos a juzgar por el hecho de que las hembras alimentadas con las dos dietas iniciales utilizadas en el laboratorio, las cuales carecían de proteínas de origen animal, no fueron capaces de madurar huevos o maduraron muy pocos; mientras que al agregar a la dieta la clara de huevo (proteína de origen animal) (C. Cuatianquiz y C. Oliver, comunicación personal) se incrementó significativamente la proporción de hembras que pusieron huevos (inclusive algunas pusieron varias puestas).

Cuadro 3. Comparación de algunos aspectos de la biología reproductiva de *S. marginella* en varias localidades del centro de México.

Autor	Localidad	Tamaño de Puesta ²	Periodo de Ovoposición	Periodo de Eclosión (Duración del Huevo)	Avispas Parasitoides de los Huevos	Periodo con Adultos Presentes	Periodo de Apareamiento
Cibrián-Tovar <i>et al.</i> (1995)	Estado de México	30–50	Mayo–Julio	Junio–Julio		Fin del Invierno – Medios del Verano	
Silvestre-Monroy (2001)	Iztacala, Estado de México	1997: 26.3 (± 4.08) 1998: 31.9 (± 13.74)	Mayo–Septiembre	Mayo–Septiembre (5-9 días)	•Familia Scelionidae •Una sola puesta atacada (emergieron 29 avispas)	Febrero–Fin de Julio	Abril–Julio
Cuatianquiz (2002)	Tlaxcala y SMT ¹ , Tlaxcala	1999: 30.5 (± 2.38) 2000: 41 (3–132) 2001: 34 (2–88)	Mayo–Septiembre	Mayo–Septiembre (20 días)	•Cuatro puestas (16%) atacadas en 1999 (0% en 2000 y 2001) •Un huevo parasitado por puesta	Fin de Marzo–Septiembre	Mayo–Septiembre
Muñoz (este estudio)	Pedregal de San Ángel, D. F.	1999: 31.3 (± 1.14) 2000: 29.9 (± 1.68)	Junio–Septiembre	Mayo–Septiembre (20 días)	•40 puestas (19.8%) atacadas en 1999 (una en 2000) •Parasitan 2.1%–100% de los huevos de cada puesta	Finales de Marzo–Septiembre	Mayo–Septiembre

¹ SMT: San Matías Tepetomatitlán.

² Mínimo–Máximo, Promedio (± error estándar) o Mediana (Mínimo–Máximo).

Otro factor importante para la ovoposición podría ser el número de apareamientos, ya que estos pueden estimular la oviposición (Cordero, 1995; Eberhard y Cordero, 1995) o representar una ganancia nutricional en el caso de que los machos transfieran un “regalo nupcial seminal” (Cordero, 1996). Los posibles beneficios de la poliandria para las hembras de *S. marginella* están siendo estudiados actualmente (Cuatianquiz y Cordero, datos no publicados y experimentos en marcha).

CONDUCTA DE OVOPOSICIÓN

Aunque las pautas conductuales observadas en el Pedregal de San Ángel son muy similares a las reportadas para Tlaxcala por Cuatianquiz (2002), la secuencia en que se presentan en un evento de ovoposición muestran una diferencia para la cual no tenemos ninguna explicación. En Tlaxcala se presenta la siguiente secuencia: “Inmóvil” → “Contracción” → “Ubicación” → “Expulsión”; sin embargo, no se espera que la hembra se inmovilice antes de haber ubicado el lugar donde pondrá su primer huevo y se espera que como consecuencia de las contracciones quede debilitada y su movimiento sea escaso, por lo que con base en las observaciones se propone la siguiente secuencia de eventos para el Pedregal de San Ángel: “Ubicación” → “Inmóvil” → “Contracción” → “Expulsión”.

EFFECTO DE LA UBICACIÓN DE LA PUESTAS EN EL ÉXITO Y FRACASO DE LOS HUEVOS

Autores previos han reportado que *S. marginella* pone sus huevos en varias especies de hospederos (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy, 2001) y que no parece ser muy selectiva al escoger la parte del hospedero donde pone sus huevos (Silvestre-Monroy, 2001). Este estudio se enfocó en árboles de *Buddleia* spp. (Tepozán) por lo que se observó la elección del hospedero por las hembras a nivel de individuo (altura, cobertura y densidad de puestas de cada árbol estudiado) y de sus partes (hoja y

corteza). Las características del árbol hospedero (altura y cobertura) pueden influenciar la elección de las hembras al determinar las condiciones micro climáticas bajo las cuales están los huevos, afectando la probabilidad de que la puesta desaparezca, eclosione o sea parasitada.

Nuestras observaciones sugieren que la desaparición puede estar asociada a la lluvia (datos no explorados) por lo que se esperaría que árboles con mayor cobertura presentaran menos puestas desaparecidas. Sin embargo, nuestros resultados no muestran diferencias estadísticamente significativas en la proporción de puestas desaparecidas por árbol.

Las condiciones micro climáticas en cada hospedero parecen no afectar la eclosión, pero en árboles con mayor densidad de puestas, una característica del árbol hospedero que afecta el grado de agregación de la progenie, se observa un promedio menor de huevos eclosionan por puesta. Esto puede deberse a que los sitios óptimos de ovoposición son un recurso limitante o a que tienen mayor probabilidad de ser canibalizados por las ninfas.

La cobertura de los árboles se relacionó negativamente con el parasitismo, lo cual puede indicar que el parasitoide está restringido a condiciones micro climáticas asociadas a esta variable.

A pesar de que este estudio se realizó en un solo tipo de árbol, también se observaron puestas en muchas partes de los tepozanes (haz y envés de las hojas, ramas de todos los gruesos, distintas partes del tronco), e incluso se registraron puestas de huevos en muchos otros sustratos asociados a los tepozanes, algunos de los cuales ni siquiera eran de origen vegetal (hojas de pasto y otras plantas de jardín cercanas a los tepozanes, piedras, bardas y paredes, varillas metálicas, etiquetas Dymo, plástico, incluso ponen huevos sobre la ropa de las personas. Aunque los huevos generalmente se encuentran en sitios muy

expuestos, recientemente se encontraron puestas debajo de la corteza de algunos tepozanes y eucaliptos, sitios donde en años anteriores no se buscaron huevos.

El hecho de que pongan sus huevos en sitios tan diversos puede tener al menos dos explicaciones. En primer lugar, podría ser que la falta de selectividad de sitio de ovoposición sea un resultado de que los huevos y las ninfas tienen grandes habilidades para sobrevivir y desarrollarse adecuadamente en condiciones muy diversas, lo que hace innecesario y desventajoso invertir recursos y tiempo en ser selectivas. Esta capacidad para enfrentar condiciones muy diversas podría explicar la explosión poblacional que han experimentado estas chinches en años recientes en muchas zonas urbanas del centro de México. Cabe aclarar que esto no significa que esta especie no tenga restricciones, como lo demuestra el hecho de que en el Pedregal de San Ángel y en Tlaxcala esta especie parece estar restringida a zonas perturbadas (jardines aledaños al Pedregal de San Ángel, orillas del Pedregal, árboles dentro de poblados y de jardines Públicos, etc.) y casi no se le encuentra dentro del área relativamente poco perturbada.

La segunda posible explicación, podría ser que en realidad si existen diferencias en la tasa de éxito de los huevos puestos en distintos sustratos, pero que las elevadas densidades poblacionales provoquen que los sitios de alta calidad sean rápidamente ocupados y que el resto de las hembras deba empezar a poner sus huevos en sitios "subóptimos". En un animal que solo tiene una temporada de reproducción en su vida la selección debe favorecer el no quedarse con un solo huevo sin poner, incluso si esto significa tener que poner huevos en sitios de baja o media calidad. En apoyo a esta hipótesis tenemos el hecho de que, a pesar de que solo se muestrearon dos tipos de sustratos (corteza de troncos y ramas y hoja), se encontraron diferencias significativas en las proporciones de puestas en las que hubo al menos un huevo parasitado (fue mayor en la corteza, 24.8%, que en las hojas, 11%). Esta hipótesis también nos permite entender la

paradoja de que se haya encontrado una mayor cantidad de puestas sobre la corteza del tronco y las ramas (63.9%) que sobre las hojas (36.1%), esta diferencia se ve acentuada por el hecho de que la superficie de ovoposición que ofrecen las hojas debe de ser mucho mayor que la que ofrece la corteza de ramas y tronco. A diferencia de la primera, esta hipótesis deja sin explicación las elevadas densidades poblacionales observadas en esta especie.

Debido a que solo se evaluó el efecto de la ubicación hasta el momento en que las puestas eclosionaron, en este trabajo no se pueden explorar los efectos de la ubicación de las puestas en el éxito de las ninfas que emergen de las mismas. Es posible que las diferencias en éxito que encontramos se amplifiquen, nulifiquen o, incluso, se reviertan, al analizar el destino de las ninfas provenientes de huevos puestos en distintos sitios.

EFFECTO DEL TAMAÑO DE LA PUESTAS EN EL ÉXITO Y FRACASO DE LOS HUEVOS

Los tamaños de puesta registrados en este estudio son comparables *grosso modo* a los observados en otras localidades (**Cuadro 3**). El tamaño de puesta se distribuyó normalmente en ambos años de estudio (**Fig. 3**). Una hipótesis es que en esta especie el tamaño de puesta promedio es el tamaño óptimo de puesta (es decir, el que maximiza el éxito reproductivo). Se pierden menos las puestas cuyo tamaño es cercano al tamaño de puesta promedio (**Fig. 4a**). Sin embargo, la correlación negativa entre el tamaño de puesta y el porcentaje de parasitismo, (**Fig. 7**) sugiere que el tamaño óptimo de puesta debería ser mayor.

En una amplia revisión de los patrones de ovoposición de los Heteroptera, Tallamy y Schaefer (1997) mencionan que la familia Largidae pone sus huevos en pequeños grupos y los entierra en el suelo. Esto indica que la ovoposición de *S. marginella* es atípica, ya que pone sus huevos en grupos relativamente grandes (generalmente de entre 30 y 40 huevos;

Fig. 3) y muy expuestos en la superficie de troncos, ramas, hojas y otras estructuras (aunque recientemente se encontró que también los ponen ocultos debajo de la corteza exfoliante de los eucaliptos y tepozanes). No existen estudios detallados de los patrones de ovoposición de otras especies de la familia Largidae por lo que es difícil entender por qué razón se aparta *S. marginella* del patrón típico de su familia. Cuatianquiz (2002) plantea la hipótesis de que la coloración anaranjada brillante de los huevos (**Fig. 1**) es aposemática o de advertencia (esto también lo mencionan Cibrián-Tovar *et al.* [1995] y Silvestre-Monroy [2001]) y que esto ha favorecido la evolución de puestas de huevos relativamente grandes y expuestas que incrementan la magnitud de la señal aposemática, lo cual podría resultar en una disminución de las tasas de ataque por parte de los parasitoides y depredadores. La hipótesis del aposematismo también permite entender por qué las hembras ponen sus huevos junto a otras puestas: para incrementar la magnitud de la señal aposemática. Si esta hipótesis es cierta, la coloración aposemática de los huevos podría ser parte de una estrategia muy eficiente en contra de los enemigos naturales de los huevos, como lo demuestran las altas tasas de eclosión y las muy bajas tasas de parasitismo observadas en el campo en este y otros trabajos (**Cuadro 3**).

Debido a que solo se evaluó el efecto del tamaño de puesta hasta el momento en que las puestas eclosionaron, en este trabajo no se pueden explorar los efectos sobre el éxito de las ninfas que emergen de las mismas. Es posible que las diferencias en éxito que encontramos se amplifiquen, nulifiquen o, incluso, se reviertan, al analizar el destino de las ninfas provenientes de puestas de huevos de distintos sitios. El tamaño de puesta puede tener un efecto importante sobre el desarrollo de las ninfas al favorecer la conducta gregaria, la cual parece ser fundamental para su desarrollo. En todas las poblaciones de *S. marginella* que se han estudiado (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995; Silvestre-Monroy, 2001; Cuatianquiz, 2002; este estudio) se reporta que las ninfas de todos los estadios de

desarrollo presentan una conducta gregaria. Nuestras observaciones sugieren que el que las ninfas de primeros estadios se mantengan agregadas les confiere ventajas de supervivencia pues la ninfas que se mantuvieron aisladas en condiciones de laboratorio sufrieron una alta mortalidad (Silvestre-Monroy , 2001; Cuatianquiz, 2002; cuadro 3) a pesar de que se les dió una dieta rica en proteínas, se les mantuvo en condiciones ambientales más benignas y estuvieron libres de parasitoides y depredadores potenciales (Cuatianquiz, 2002). Es posible que las ventajas de la conducta gregaria de las ninfas hayan sido uno de los factores que favorecieron el incremento en el tamaño de puesta.

EFFECTO DE LA VARIACIÓN TEMPORAL EN EL ÉXITO Y FRACASO DE LOS HUEVOS

Nuestros resultados reflejan variación en la desaparición, eclosión y parasitismo de las puestas entre años. Esto puede deberse a que las condiciones ambientales variaron de forma importante. Un estudio que comparara la precipitación entre años durante la temporada reproductiva podría proporcionar información sobre la variación de puestas desaparecidas.

La eclosión está afectada por el parasitismo y los resultados muestran que el año en el que se observó parasitismo la eclosión fue menor. Sin embargo, no tenemos una hipótesis para explicar la fluctuación drástica de parasitismo de un año a otro, aunque podría estar asociado a cambios climáticos.

La variación entre muestreos no es significativa probablemente por que el segundo muestreo no se tomó al final de la temporada reproductiva, ya que se esperaría que el tamaño de puesta promedio disminuyera hacia el final de la misma. Sin embargo, el parasitismo parece aumentar conforme avanza la temporada reproductiva (tendencia no significativa) lo cual podría ser un factor favoreciendo a las primeras puestas.

EFEECTO DE LA EDAD DEL HUEVO EN LA PROBABILIDAD DE PARASITISMO

Desgraciadamente el experimento se realizó en un año en el que aparentemente no hubo parasitismo. En el estudio piloto los únicos huevos parasitados correspondieron a una puesta de "edad cero" (es decir, huevos puestos el mismo día que se expusieron a enemigos naturales), lo cual coincide con lo encontrado en otros estudios con insectos, donde se ha mostrado que los parasitoides atacan preferentemente huevos recién puestos (Berti y Marcano, 1991; Navarro y Marcano, 1999; Sousa y Spence, 2001; W. G. Eberhard, comunicación personal). Sin embargo, es necesario repetir este experimento en años en los que los parasitoides estén presentes para poder saber si la edad del huevo influye en la probabilidad de que lo parasiten. Cuatianquiz (2002) también reporta dos experimentos similares, realizados en San Matías Tepetomatitlán, Tlaxcala, en los años 2000 y 2001, que fracasaron debido, al parecer, a la ausencia de parasitoides. En estos dos experimentos Cuatianquiz (2002) observó parasitismo en una sola puesta (de dos días de edad) de las 110 puestas experimentales.

¿CUIDADO MATERNAL DE LOS HUEVOS EN *S. MARGINELLA*?

Las observaciones de campo reportadas en este trabajo (al igual que por Cuatianquiz [2002] en poblaciones de Tlaxcala) muestran que las hembras de *S. marginella* no cuidan sus huevos. Tallamy y Schaefer, (1997) señalan que en los insectos el cuidado materno de huevos (y estadios inmaduros) es una característica ancestral que se ha perdido en muchos taxones debido a sus elevados costos. En particular en los Heteroptera existe evidencia de que el cuidado maternal es un carácter plesiomórfico ("primitivo") que se ha perdido en aproximadamente el 95% de las especies (Tallamy y Schaefer, 1997). En los hemípteros se han identificado dos características que favorecen el cuidado maternal (Tallamy y Schaefer, 1997): (1) puestas con un gran número de huevos

que son sumamente atractivas para los parasitoides y depredadores (Mappes y Kaitala, 1994; Tallamy y Schaefer, 1997), y (b) puestas de huevos en zonas muy expuestas y, por lo tanto, relativamente fáciles de encontrar por sus enemigos naturales. Estas dos características se presentan en *S. marginella*. Sin embargo, las hembras no se mantienen sobre sus huevos (que es la actitud típica de las hembras cuidando sus huevos; Wilson, 1971; Tallamy y Schaefer, 1997; Tallamy, 1999) ni siquiera cuando los están poniendo, y los abandonan poco tiempo después de haberlos puesto.

¿Por qué no hay cuidado materno de huevos en *S. marginella*? Dos factores podrían explicar la ausencia de cuidado maternal en esta especie. Primero, las tasas de ataque de los parasitoides son muy bajas y las observaciones realizadas en cultivos de laboratorio sugieren que también la incidencia de canibalismo es baja (aunque esto último requiere ser estudiado). Segundo, como ya se mencionó, los huevos de *S. marginella* presentan una coloración posiblemente aposemática, lo que nos sugiere que estos organismos que son tóxicos para sus enemigos naturales, lo que hace innecesaria la existencia de cuidado maternal.

LITERATURA CITADA

- Awmack, C. S. y Leather, S. R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817-844.
- Berti, J. y Marcano, R. 1991. Preferencia de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) por huevos de diferentes edades de varios hospederos. *Boletín de Entomología Venezolana, Nueva Serie* 6: 77-81.
- Brailovski, H. y Mayorga, C. 1997. An analysis of the genus *Stemnomacra* Stål with description of four new species, and some taxonomic rearrangements (Hemiptera; Heteroptera; Largidae). *Journal of the New York Entomological Society* 105: 1-14.
- Choe, J. C. y Crespi, B. J. (eds.). 1997a. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- Choe, J. C. y Crespi, B. J. (eds.). 1997b. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- Cibrián Tovar, D., Mendez Montiel, J. T., Campos Bolaños, R., Yates III, H. O. Y Flores Lara, J. E. 1995. *Insectos Forestales de México/Forest Insects of Mexico*. Universidad Nacional Autónoma de Chapingo, Publicación #6.
- Clutton-Brock. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, pp. 352. New Jersey, EUA.
- Cordero, C. 1995. Ejaculate Substances that Affect Female Insect Reproductive Physiology and Behavior: Honest or Arbitrary Traits? *Journal of Theoretical Biology* 174: 453-461.
- Cordero, C. 1996. On the evolutionary origin of nuptial seminal gifts in insects. *Journal of Insect Behavior* 9: 969-974.

- Cuatianquiz, C. 2002. *Aspectos Conductuales de la Biología Reproductiva de la Chinche Stenomacra marginella (Hemiptera: Heteroptera: Largidae)*. Tesis de Licenciatura, Departamento de Agrobiología, Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-733.
- Eberhard, W. G. and Cordero, C. (1995) Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 493-496
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish heard. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311.
- Jones R. E. 1991. Host location and oviposition on plants. En Bailey W. J. & Ridsdill-Smith J. (eds.), *Reproductive Behaviour of Insects. Individuals and populations*, pp. 108-138. Chapman and Hall, Londres Inglaterra.
- Lesells, C. M. 1991. The evolution of life histories. En Krebs & Davies. (eds.), *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*. pp.32-68. 3ra edición. Blackwell Scientific Publications, Londres Inglaterra.
- Mappes, J. y Kaitala, A. 1994. Does a female parent bug lay as many eggs as she can defend; experiments with *Elasmucha grisea* (Heteroptera; Acanthosomatidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 35: 314-317.
- Navarro, R. y Marcano, R. 1999. Preferencia de *Trichogramma pretiosum* Riley y *T. atopovirilia* Oatman y Platner por huevos de *Helicoverpa zea* (Boddie) de diferentes edades. *Boletín de Entomología Venezolana, Nueva Serie* 14: 87-93.
- Parker, G. A. y Maynard-Smith, J. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348: 27-33 .

- Rajo A. (ed). 1994. *El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. Pp. 410. UNAM. México.
- Silvestre-Monroy -Monroy, J. M. 2001. *Contribución al Conocimiento Bioecológico de la Chinche Roja *Stenomacra marginella* Erich-Schaeffer (Hemiptera: Largidae) en Tres Especies del Arbolado del Campus Iztacala, México: *Acer negundo* L., *Eritrina coralloides* D. C. y *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Ling.* Tesis de Licenciatura. F. E. S. Iztacala, UNAM, México.
- Silvestre-Monroy -Monroy, J. M., Sánchez-Vázquez, R. I. y Muñoz-Viveros, A. L. 2002. Ciclo de vida de la "chinche roja" *Stenomacra marginella* Eric-Schaeffer (Hemiptera: Largidae) en el arbolado de la FES Iztacala, UNAM, Tlalnepantla, Estado de México. *Entomología Mexicana* **1**: 404-407.
- Smith, R. 1997. Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). En Choe, J. C. y Crespi, B. J. (eds.). 1997. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- Sousa, J. M. y Spence, J. R. 2001. Host Age and Parasitism by *Tiphodytes gerriphagus* (Hymenoptera: Gerridae). *Annals of the Entomological Society of America*. 94(5): 681-685.
- Tallamy, D. W. 1999. Child care among the insects. *Scientific American*. January: 50-55
- Tallamy, D. W. y Schafer, C. 1997. Maternal care in Hemiptera: ancestry, alternatives and current adaptive value. In Choe, J. C. y Crespi, B. J. (eds.). 1997. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Harvard.

- Trivers, R. L. 1971. Parental investment and sexual selection. Reeditado en Clutton-Brock y Harvey, P. H. (eds.), *Readings in Sociobiology*, pp. 52-114. W. H. Freeman and Company Limited, EUA.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. Reeditado en Clutton-Brock y Harvey, P. H. (eds.), *Readings in Sociobiology*, (1978) pp. 233-257. W. H. Freeman and Company Limited, EUA.
- Wheeler, D. W. 1996. The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology* 41: 407-431.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press (Harvard University Press), Cmbridge, Mass., E.U.A.

AGRADECIMIENTOS

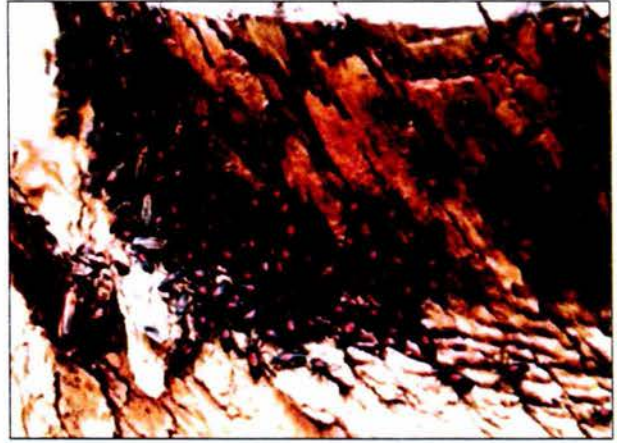
Agradezco a Carlos Cordero por guiarme a través de la búsqueda del conocimiento. A Armando López, Guadalupe Andraca, Miguel Moreno y Raúl Cueva, quienes hicieron de mano de obra para la toma de datos de este trabajo. A Carlos Ramírez cuyos besos me hacen feliz. A mis padres y a mi hermana quienes me apoyaron incondicionalmente. A mi parte irracional: Cristina, Patricia, y Leonora, y a mis partes racionales Carla y Gabriela. A la Universidad Nacional Autónoma de México por enseñarme el significado del conocimiento y de la ciencia.

Fig. 1. Fases del ciclo de vida de *S. marginella* en el Pedregal de San Ángel.

a) Hembra en proceso de ovoposición sobre una hoja de agavacea en el campo. b) Agregación de ninfas de quinto estadio de las cuales algunas ya mudaron a adultos sobre la corteza de Tepozán en el campo. c) Pequeña agregación de adultos en parejas copulando sobre hojas de Tepozán en el campo. d) Pareja en cópula sobre una hoja de Tepozán en el campo, la hembra de lado izquierdo presenta un mayor tamaño que el macho a la derecha. e) Acercamiento a un huevo, se observan los procesos micropilares. f) Acercamiento a una puesta de la cual eclosionaron ninfas en la mayoría de los huevos los cuales están vacíos, rotos de forma irregular y presentan filamentos de color blanco. g) Avispa parasitoide nacida en el laboratorio. h) Puesta de *S. marginella* de la cual nacieron avispas. i) Varias puestas sobre una hoja de agavacea en el campo. j) Puesta sobre una hoja de agavacea en el campo. k) Puestas unas sobre otras sobre la superficie de una hoja de pino seca en el campo. l) Puesta sobre la corteza de una rama de Tepozán en el campo. m) Agregación de ninfas de primer estadio. n) Ninfa de primer estadio recién salida del huevo, aún no obtiene su coloración característica. ñ) Pupa de la mosca parasitoide de los adultos obtenida en el laboratorio. o) Mosca parasitoide de los adultos obtenida en el laboratorio.



a



b



c



d



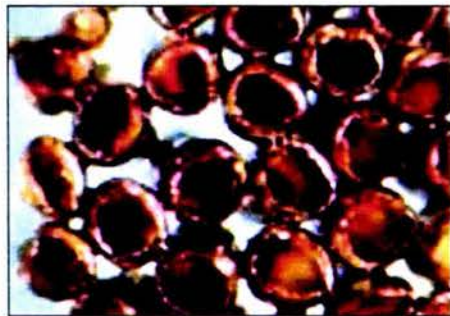
e



f



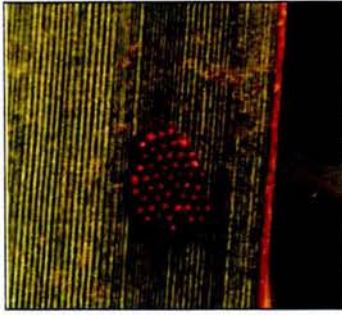
g



h



i



j



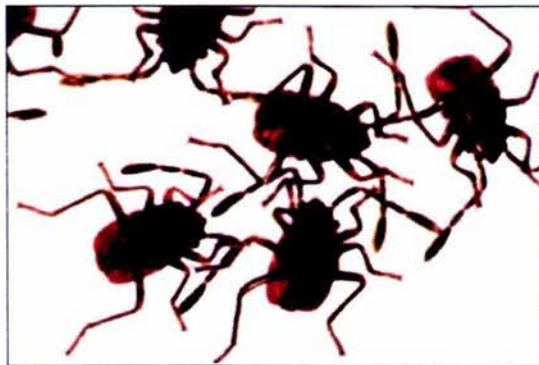
k



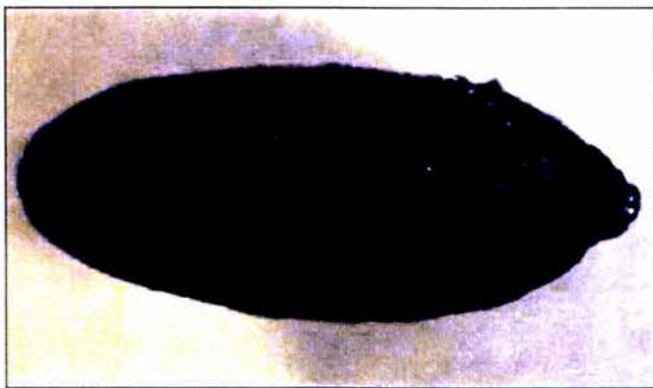
l



n



m



ñ



o

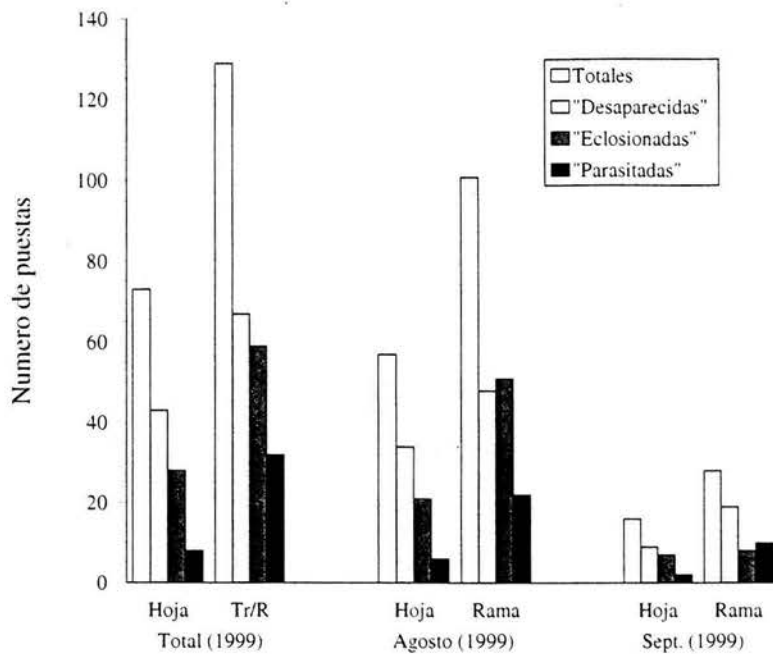


Fig. 2. Número de puestas totales, puestas desaparecidas antes de ecllosionar ("Desaparecidas"), puestas donde ecllosionó al menos un huevo ("Ecllosionadas") y puestas donde al menos un huevo fue parasitado ("Parasitadas"), en distintas partes del hospedero (*Buddleia* sp) en el año 1999 (se presentan los datos globales y por cada uno de los dos muestreos). En cinco puestas fueron parasitados el 100% de los huevos; tres de ellas estaban en Tr/R y dos en Hoja; salvo cinco puestas, en el resto de las "parasitadas" ecllosionó al menos un huevo, por lo que estas también se incluyen en la columna "ecllosionadas". Clave: Tr/Ra: sobre la corteza del tronco o de las ramas; Hoja: sobre la superficie de las hojas; Sept.: septiembre.

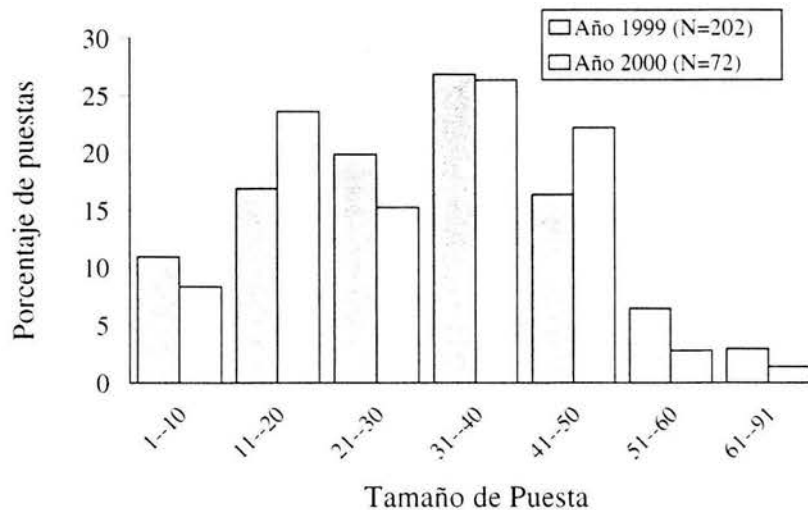


Fig. 3. Distribución de frecuencias del número de huevos por puesta observadas en el campo en los años 1999 y 2000. N= Número total de puestas.

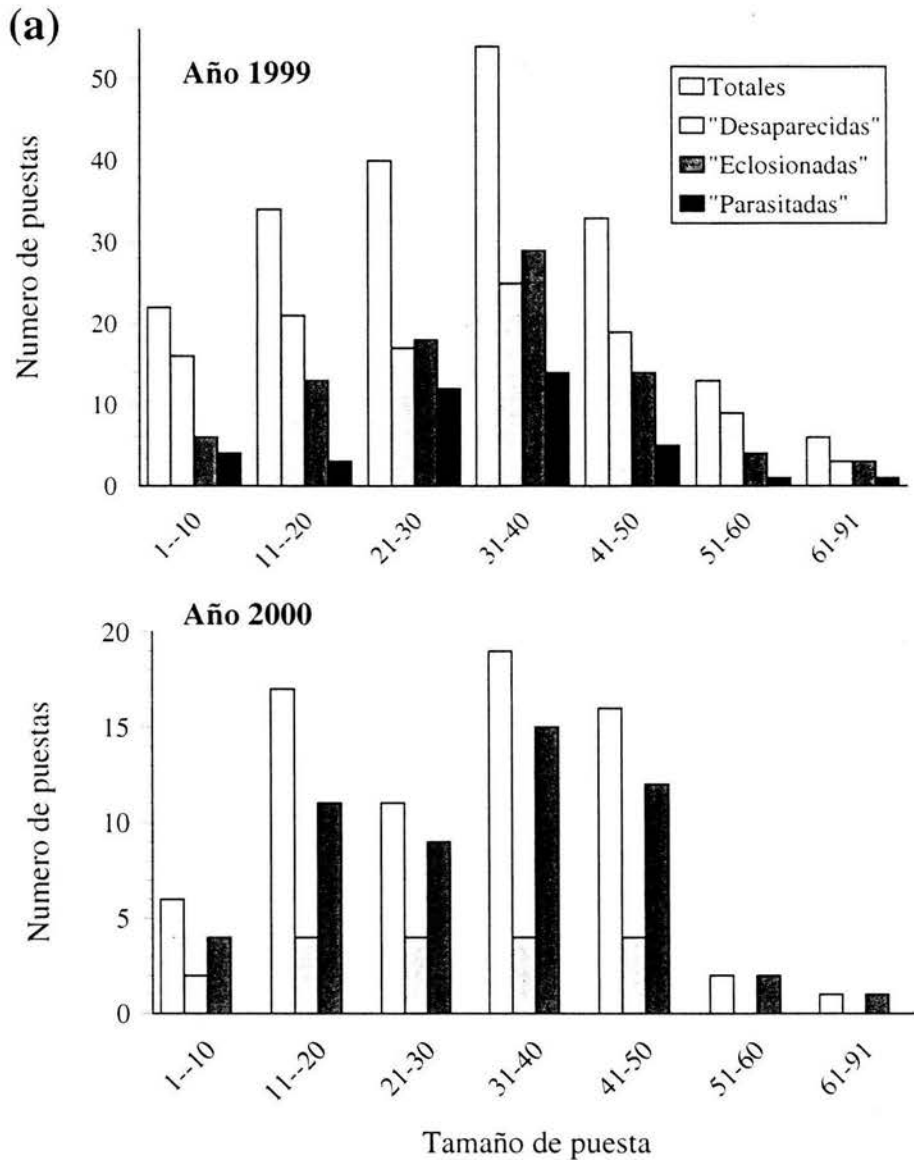


Fig. 4. Número de puestas totales, puestas desaparecidas antes de eclosionar ("Desaparecidas"), puestas donde eclosionó al menos un huevo ("Ecllosionadas"), y puestas donde al menos un huevo fue parasitado ("Parasitadas"), en función del tamaño de puesta, observados en el campo durante: (a) los años 1999 y 2000; (b) en cada uno de los muestreos de 1999, y (c) en cada uno de los muestreos de 2000. En la categoría 21-30 de 1999 en cinco puestas estuvieron parasitados el 100% de los huevos, en el resto de los casos las parasitadas están incluidas en las puestas eclosionadas. Salvo en este último caso, en todas las demás categorías el número de puestas totales es igual a la suma de los huevos eclosionados y los huevos desaparecidos. En el año 2000 no se observó parasitismo.

(b)

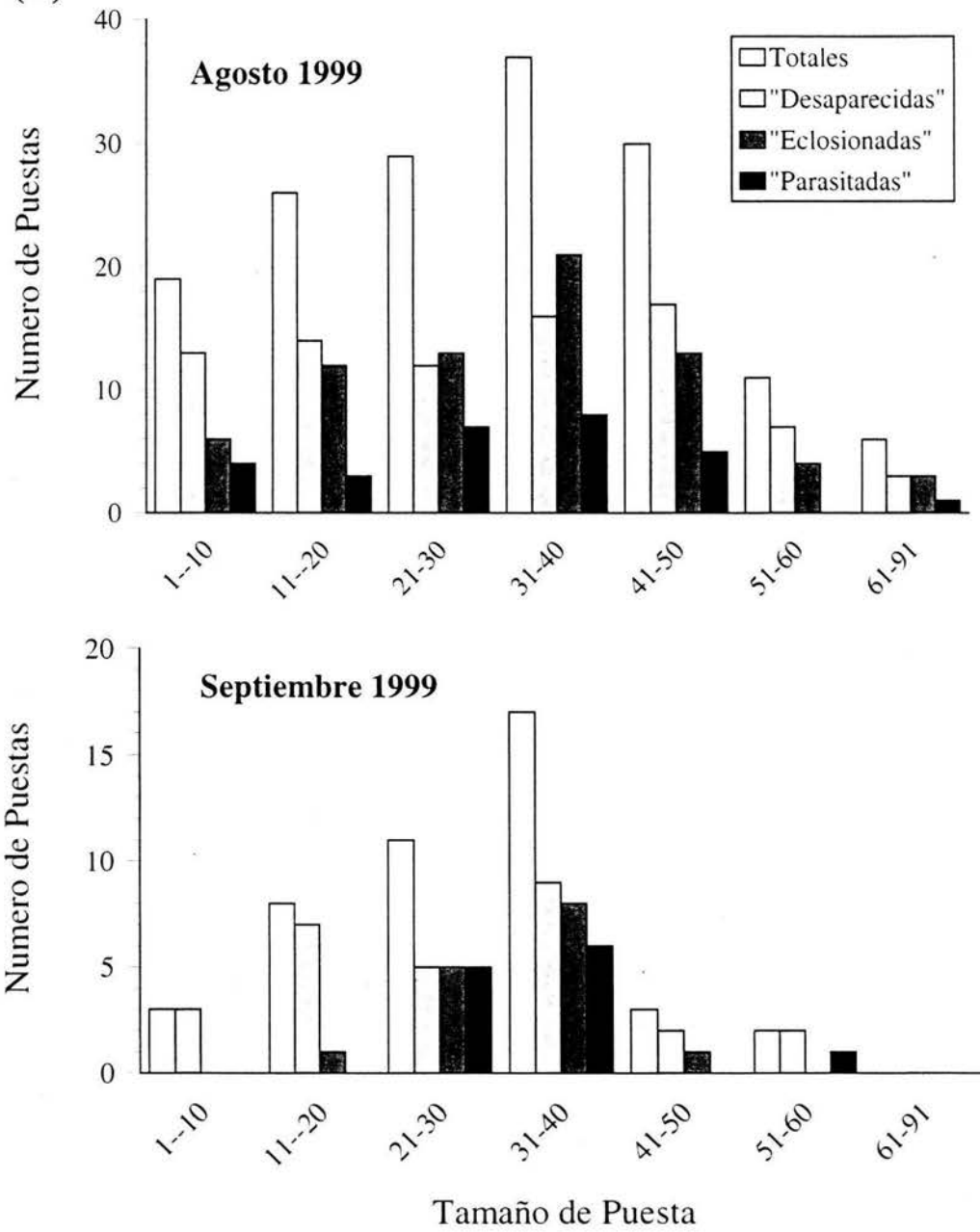


Fig. 4. Continuación.

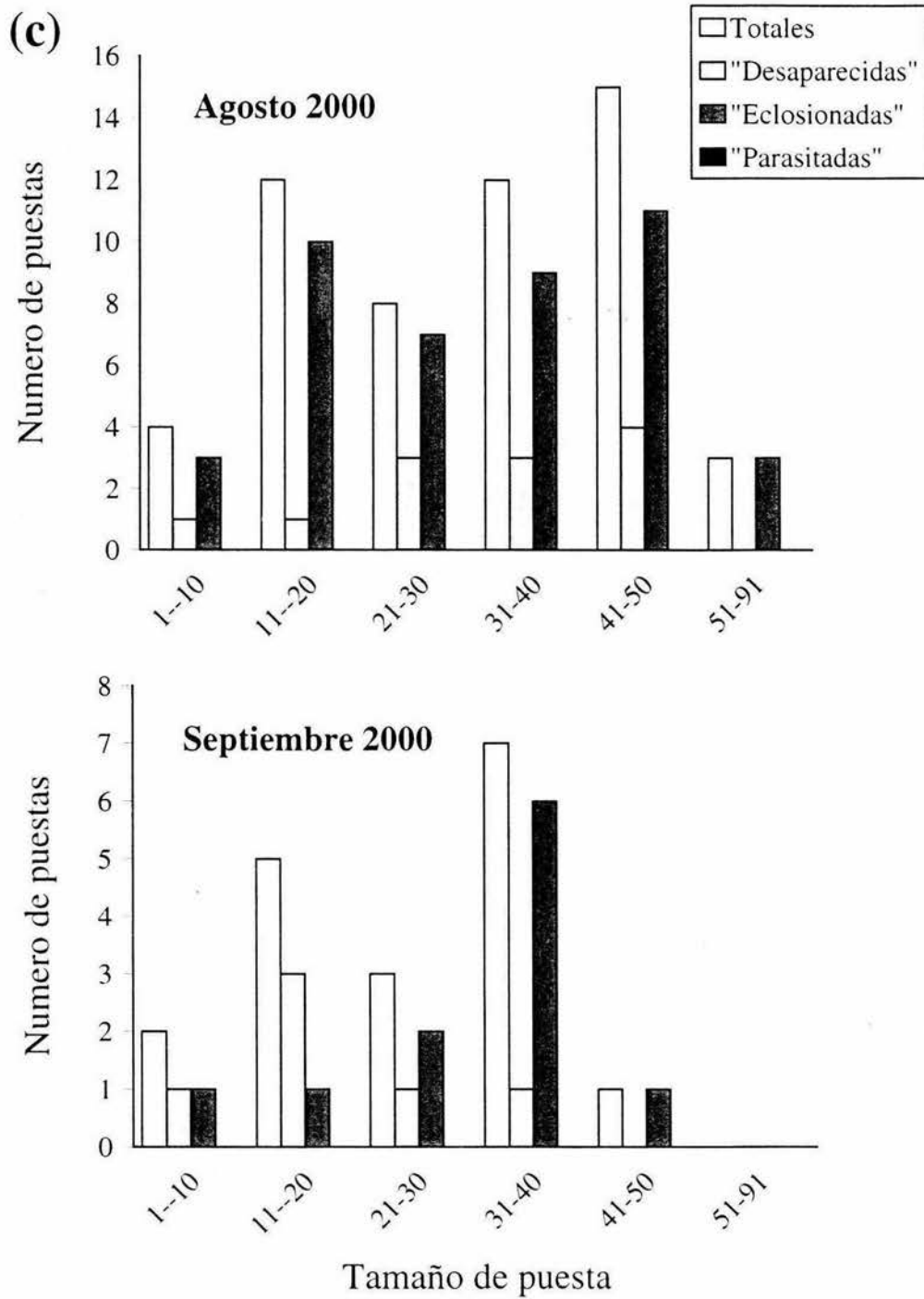


Fig. 4. Continuación.

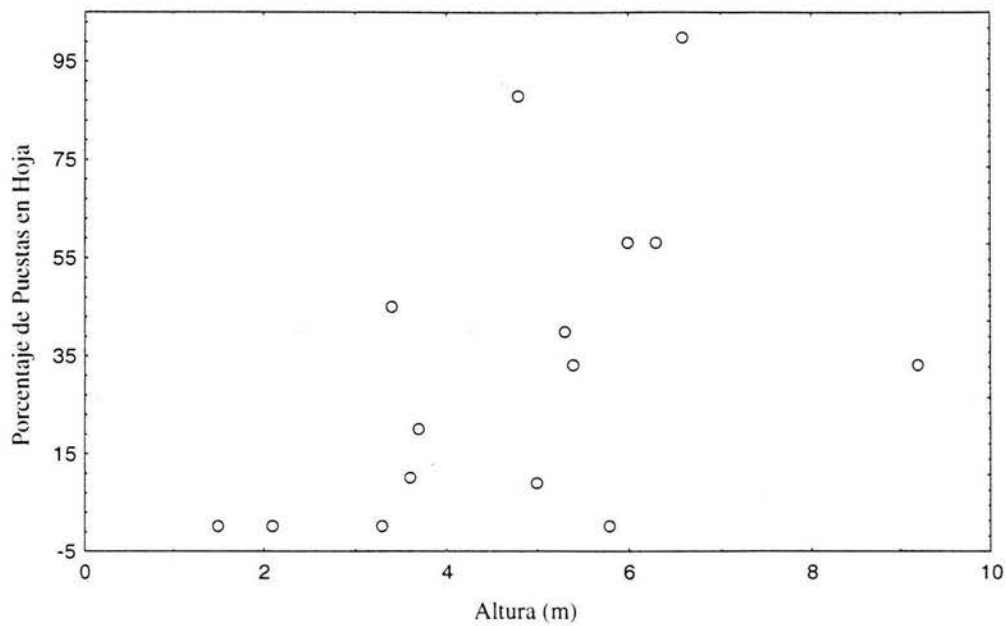


Fig. 5. Correlación entre la altura del árbol y el porcentaje de puestas en hoja en el año 1999: $r_s = 0.58$, $p = 0.02$, $N = 15$ árboles.

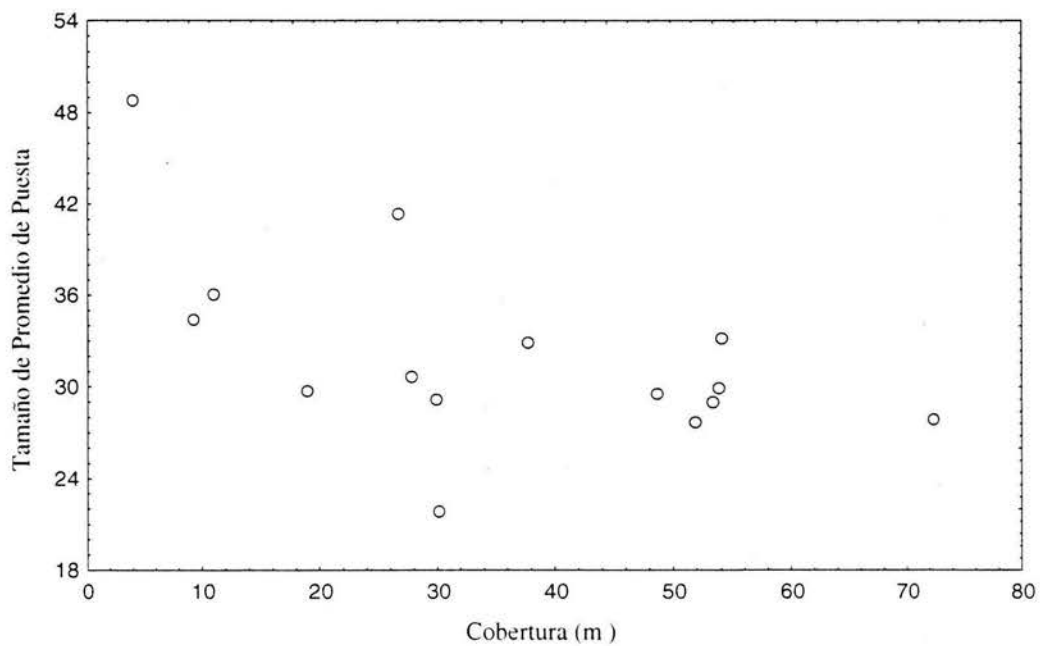


Fig. 6. Correlación entre la cobertura del árbol y el tamaño de puesta promedio en el mismo en el año 1999 : $r_s = -0.59$, $p = 0.02$, $N = 15$ árboles.

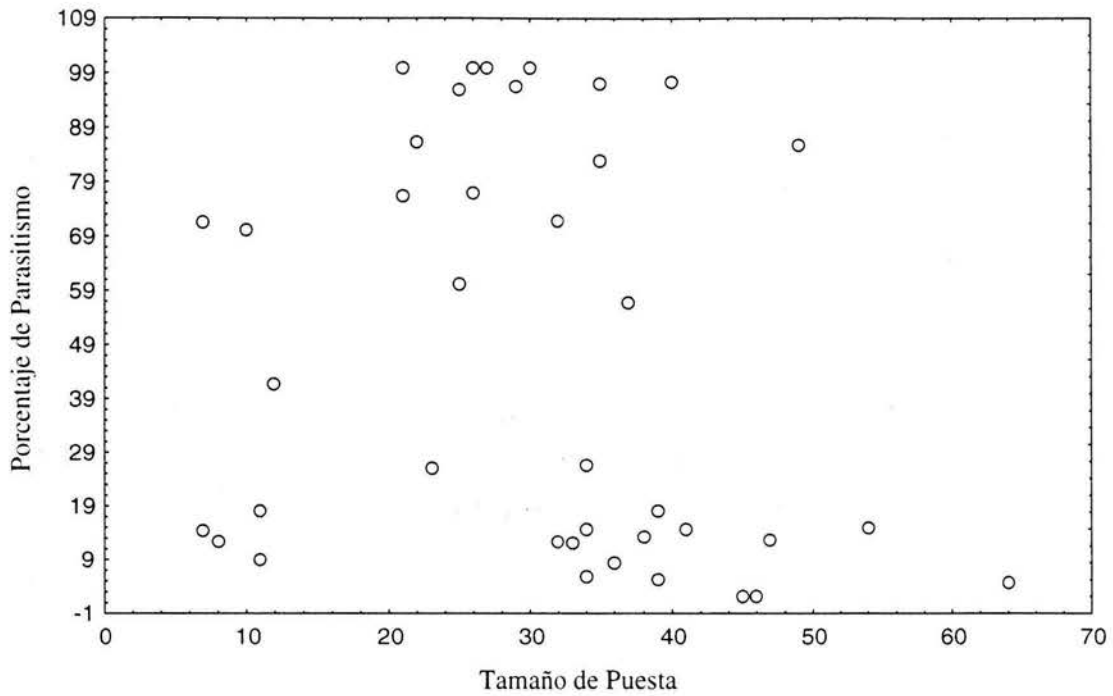


Fig. 7. Correlación entre el tamaño de puesta y el porcentaje de parasitismo en el año 1999 : $r_s = -0.31$, $p = 0.049$, $N = 40$ puestas.

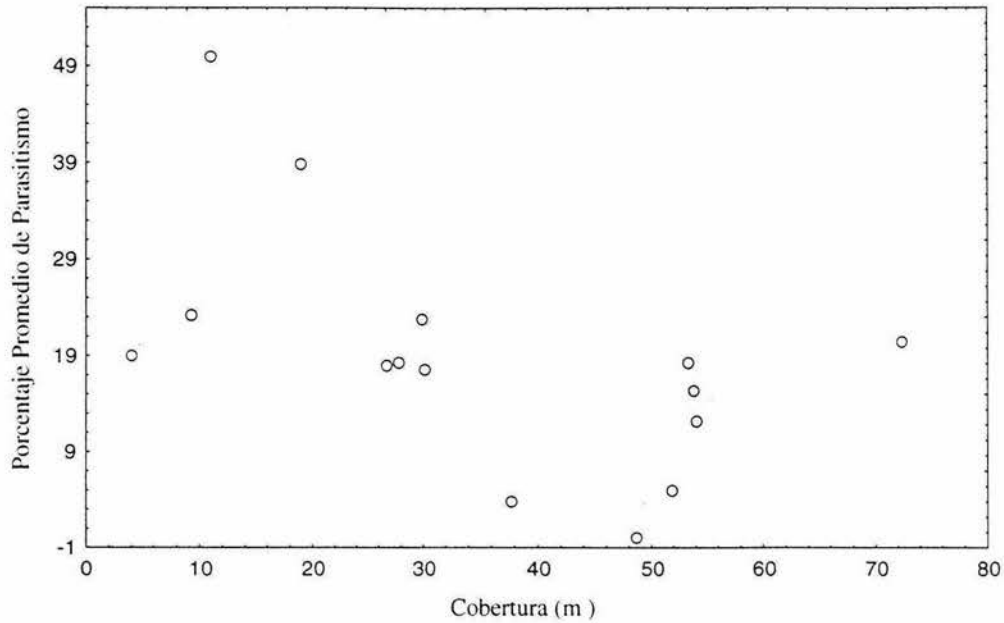


Fig. 8. Correlación entre la cobertura del árbol y el porcentaje promedio de parasitismo en el mismo, en el año 1999: $r_s = -0.63$, $p = 0.013$, $N = 15$ árboles.

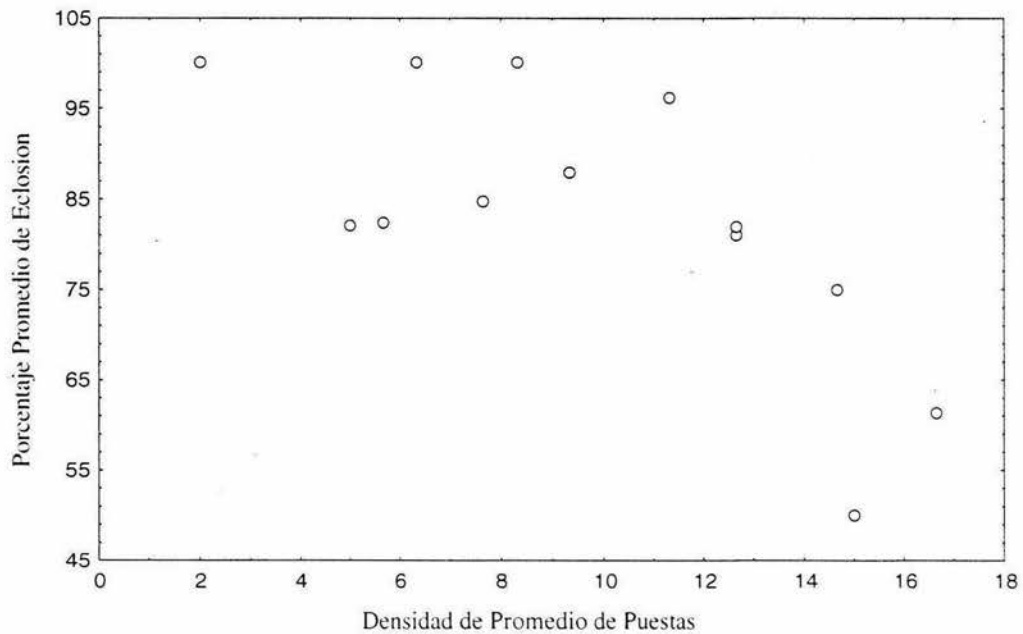


Fig. 9. Correlación entre la densidad promedio de puestas por árbol en los tres muestreos de 1999 (3/VIII, 28/VIII, 19/IX) y el porcentaje promedio de eclosión: $r_s = -0.56$, $p = 0.03$, $N = 15$ árboles. En la gráfica, pero no en la correlación, se excluyen dos árboles cuyas densidades promedio eran muy altas (81, 40.6; porcentajes de eclosión 80.6 y 87.8, respectivamente) pues deformaban la gráfica.