

PATRONES DE PARASITISMO POR *Trichogramma pretiosum*
(HYMENOPTERA) EFECTO SOBRE LA DINAMICA POBLACIONAL
DE LA MARIPOSA *Sandia xami*

Tesis que para obtener
el grado de Maestria
presenta
Betty Benrey Boguslavsky

1984



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

AGRADECIMIENTOS.

Esta tesis de maestria es mas el producto del trabajo de un grupo, que la sola creacion individual o el esfuerzo solitario, por lo que antes que nada quiero reconocer a todos los miembros del Departamento de Ecologia del Instituto de Biologia de la UNAM, quienes se constituyeron, durante la elaboracion de este trabajo, en excelentes companeros y amigos, permitiendome el impulso necesario para la realizacion de esta investigacion.

Agradezco al Dr. Jorge Soberon asesor de esta tesis, el tiempo y esfuerzo empleados en el diseno, discusion y correccion de la tesis. Su experiencia y amistad fueron una ayuda invaluable.

Al Dr. Rodolfo Dirzo, quien fue parte importante de mi formacion durante la maestria, agradezco sus enseñanzas y disposicion.

La ayuda, el constante apoyo y las enseñanzas del Dr. Daniel Pinero durante toda mi maestria, fueron imprescindibles.

El trabajo de campo, habitualmente dificil y cansado se aligero gracias a la ayuda de Pola, Gaby, Gerardo, Alfonso, Alfredo, Luis y Lalo. No olvido a Carlos Cordero con quien discuti el diseño y conceptos fundamentales de la tesis y quien se convirtio en mi tercer brazo en el trabajo de campo.

Agradezco a los miembros de mi jurado: Dr. Jorge Soberón, Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Daniel Piñero, M. en C. Jorge LLorente, M. en

C. Enrique Gonzalez. M. en C. Alfredo Chozas y M. en C. Valeria Souza, con quienes discuti aspectos del diseno y desarrollo de la investigacion.

Al Dr. A Gomez Pompa y al Dr. John D. Pinto, por la determinacion del parasitoide.

A Tere y Martina por su amistad y constante apoyo.

Finalmente, mi mas profundo agradecimiento a mis padres, por su apoyo, interes y cariño; y a Mauricio quien pacientemente me apoyo e impulso en los momentos mas dificiles por los que atravece al elaborar este trabajo.

A todos, muchas gracias.

RESUMEN.

Se estudio la interaccion de un herbivoro especialista, Sandia xami (Lepidoptera, Lycaenidae) y un parasitoide generalista Trichogramma pretiosum (Hymenoptera, Trichogrammatidae). El estudio se llevo a cabo en la zona del Jardin Botanico de la UNAM.

Sandia xami es poco abundante en relacion a su recurso, Echeveria gibbiflora (Crassulaceae). El grado de agregacion de la distribucion de huevos por planta, tiende a ser alto a lo largo de todo el ano.

Algunas características externas de la planta estan correlacionadas con la probabilidad de oviposicion y con la probabilidad de tener cargas altas de huevos.

T. pretiosum parasita los huevos de S. xami durante las primeros 48 a 72 horas de haber sido puestos, las larvas del parasitoide se alimentan de la larva del hospedero y los parasitoides adultos emergen alrededor del quinceavo dia.

En dos anos consecutivos se realizaron muestreos semanales de plantas registrando, el numero de huevos y el destino de estos.

Se encontro una relacion entre densidad de huevos y porcentaje de parasitismo que sugeria denso-dependencia a una escala local (por planta). Para corroborar esto, se realizaron dos experimentos de campo a diferentes escalas espaciales y se manipulo la densidad de hospederos.

Se discuten los mecanismos subyacentes a los patrones de parasitismo observados, y se discute el papel de los parasitoides en la regulacion de la poblacion del herbivoro.

INTRODUCCION.

Las poblaciones de insectos herbivoros varian en tamaño y estabilidad, desde densidades bajas y estables como es el caso de Heliconius ethila (Lepidoptera), en Costa Rica (Ehrlich y Gilbert, 1973), hasta poblaciones como la de la palomilla Zeiraphera diniana, cuya densidad poblacional ha oscilado entre cuatro y treinta mil individuos en los ultimos 50 años (Baltensweiler et al., 1977).

En los ultimos años se han estudiado muchas especies de insectos con el objeto de entender los patrones de abundancia, fluctuacion y distribucion de sus poblaciones. A pesar de la gran cantidad de datos con la que se cuenta, a la fecha no se ha logrado concretar una teoria que integre todos los aspectos de la Ecologia de Poblaciones de insectos herbivoros. El poder de prediccion, derivado del entendimiento de la accion de los factores abioticos y bioticos que producen dichos patrones, es aun una meta que se observa distante.

Durante la decada de los cincuentas, los argumentos giraban alrededor de la importancia relativa de los factores bioticos y abioticos, en la determinacion de los tamanos caracteristicos y de las fluctuaciones en las poblaciones de insectos. Algunos sostenian que las poblaciones de insectos estaban reguladas por interacciones denso-dependientes entre conespecificos (competencia), o entre herbivoros y sus enemigos naturales (Smith, 1953; Nicholson, 1954, 1958); mientras que otros argumentaban que la mortalidad denso-independiente, deprimia a las poblaciones de herbivoros hasta un punto en el que las

interacciones entre los organismos se volvian insignificantes (Andrewartha y Birch, 1954).

Para la decada de los sesentas, surgio un nuevo debate entre los defensores de la regulacion denso-dependiente. La pregunta ahora estaba enfocada hacia cuales interacciones troficas habia que dirigir la atencion. Se discutió la importancia de la regulacion de enemigos tales como parasitos, depredadores y patogenos (Hairston et al., 1960; Slobodkin et al., 1967), y de la regulacion por la limitacion de recursos alimenticios (la planta hospedera) (Murdoch, 1966; Ehrlich y Birch, 1967). Como resultado de lo anterior, los niveles troficos se examinaron por pares, como relaciones planta hospedera-herbivoro o como dinamica depredador/parasito-presa y la teoria alrededor de estas interacciones se consolido a medida que el trabajo experimental fue aumentando.

Regulacion por la Planta Hospedera.

La presencia de recursos alimenticios no necesariamente indica que el material esta disponible para el consumo por parte del herbivoro. Caracteristicas morfologicas o conductuales del herbivoro, asi como algunas caracteristicas fisicas del habitat como diferencias en el grado de aislamiento, pueden limitar el acceso al alimento y provocar que los recursos no sean totalmente utilizados (Clark et al., 1967; Rausher, 1979; Soberon, 1986). Los estudios de campo han mostrado que aun cuando la planta hospedera parece ser abundante, el acceso individual a los recursos puede ser denso-dependiente, y aun en los mismos sistemas la relacion

con los enemigos naturales puede también ser denso-dependiente (McClure, 1977; Stiling, 1980). McClure (1979), encontró que la tasa de desarrollo, la sobrevivencia y la fecundidad, estaban negativamente correlacionadas con las densidades naturales de Fiorinia externa. Cuando las densidades fueron reducidas experimentalmente con insecticidas, la fecundidad y el desarrollo se incrementaron (McClure, 1977). Baltensweiler, et al., (1977), mostraron que los efectos denso-dependientes pueden ocurrir aun antes de que la planta de alimentación haya llegado a un nivel bajo de abundancia, demostraron que el 80% de las larvas de Zeiraphera diniana en un árbol, llegan a dispersarse aun antes de la defoliación.

Una razón del porque se encuentran efectos denso-dependientes cuando el recurso por el que los herbívoros compiten parece estar lejos de un nivel limitante, puede encontrarse en experimentos realizados en los últimos 10 años, los cuales demuestran que arreglos aparentemente uniformes de hojas, tallos y raíces, pueden variar en calidad.

La calidad puede medirse directamente, obteniendo tablas de vida y datos fisiológicos de los herbívoros al usar diferentes partes de una planta, o indirectamente, midiendo nutrientes (nitrogeno, carbohidratos, etc.), agua, o metabolitos secundarios (fenoles, taninos, alcaloides, glucosinatos, etc.). Se supone que tales medidas indirectas correlacionan con los principales parámetros demográficos de los herbívoros.

Esta variación dentro de la planta, puede resultar en una distribución no uniforme de los herbívoros a lo largo de la planta y de los tejidos de esta, creando competencia localizada entre los individuos (Witham, 1981). Otros autores (Feeny, 1968; Hough y Pimentel, 1978; Rausher, 1981; Raupp y Denno, 1983), han observado que plantas individuales y partes de estas, cambian en calidad durante la etapa de crecimiento. La variación en calidad nutricional y defensas dentro y entre plantas en un tiempo, también puede afectar la abundancia de los herbívoros (Rhoades y Cates, 1976; Dirzo, 1984; Whitham, 1981, 1983; Raupp y Denno, 1983). Los cambios en la calidad de las plantas pueden ser densodependientes, como ha demostrado Haukioja (1987), en experimentos donde los aumentos en la producción de metabolitos secundarios están correlacionados con un incremento en la acción de los herbívoros.

Regulación por Enemigos Naturales.

Existen evidencias de campo en relación a que la efectividad de depredadores e insectos parásitos depende de la densidad del hospedero. La mayor parte de estas provienen del análisis de tablas de vida realizadas a lo largo de varias generaciones y sobre varias densidades poblacionales. Stubbs (1977), revisó trabajos de tablas de vida y encontró que ocho de los diez estudios revisados mostraban que las tasas de depredación o parasitismo eran densodependientes.

Cuando se estudia la mortalidad de insectos dentro de una sola generación, la metodología utilizada más frecuentemente

densidades de los insectos hospederos que varían naturalmente en el espacio, entre habitats, en plantas individuales o en partes de la planta. En un estudio clásico, Holling (1959) encontró que el porcentaje de depredación de la pupa de Neodiprion sertifer por mamíferos pequeños, se incrementaba conforme aumentaba la densidad del hospedero. McClure (1977), mostró que el parasitismo por himenopteros de la familia Eulophidae sobre Fiorina externa (Homoptera), estaba correlacionado con la densidad de adultos del insecto. Sin embargo, la densidad del herbívoro también variaba con la altura en la copa del árbol, por lo que se debilita el argumento de que los parasitoides respondían específicamente a la densidad del hospedero. Varley, Gradwell y Hassell (1974), analizaron los datos de 18 años de tablas de vida de la palomilla Operophtera brumata y demostraron la existencia de mortalidad densodependiente debida a la acción del parasitoide Cyzenis albicans (Diptera).

Los experimentos de campo sobre la mortalidad de insectos herbívoros son escasos. Stiling (1980), en un estudio sobre dos especies de homópteros, Eupteryx cyclops y Eupteryx urticae, demostró parasitismo denso-dependiente. Este, es uno de los pocos estudios que proveen evidencias inequívocas acerca del papel de los enemigos naturales como reguladores de las poblaciones de insectos. Frecuentemente los estudios de control de plagas de insectos por enemigos naturales, introducidos en

sistemas agrícolas, se citan como evidencia de que los enemigos regulan a su presa. De hecho, mientras que los enemigos introducidos pueden reducir hasta un 97% a las poblaciones de sus presas (Beddington, et al., 1978), existen pocos estudios a largo plazo que examinen si la forma de acción de estas especies es de tipo denso-dependiente.

Actualmente se cree que tanto las plantas como los enemigos naturales contribuyen a la regulación de las poblaciones de insectos herbívoros. La resolución de sus papeles respectivos y su importancia en sistemas naturales y agrícolas, se investiga via dos puntos de vista muy diferentes. En uno, se examinan las interacciones entre dos niveles tróficos en un tiempo. Desde el otro, se cuestiona la forma en que las plantas y enemigos naturales interactúan para reducir y regular a las poblaciones de herbívoros.

Enfoque a dos Niveles Tróficos.

En este enfoque se enfatiza la pregunta de cual de los niveles tróficos, la planta o el enemigo natural, es el más importante. Para responder a esta pregunta, uno debe asumir que los efectos de cada uno en la amplitud de la fluctuación y en el tamaño de la población de los herbívoros, son "separables" y por lo tanto aditivos. Pueden ser aislados y comparados en cuanto a magnitud. Nicholson y Bailey (1935), desarrollaron lo que se ha convertido en el modelo más comúnmente utilizado para describir cambios discretos en poblaciones de insectos. La estructura de su modelo para cambios en la población del hospedero puede ser utilizada

heurísticamente para mostrar como el enfoque de dos niveles tróficos relaciona ambos niveles a los procesos de cambios poblacionales.

En este modelo, el tamaño poblacional en el tiempo $t+1$ depende del tamaño de la población de la presa en el tiempo t , $n(t)$ es la tasa de incremento poblacional y $\exp[-ap(t)]$, es un término de mortalidad;

$$N(t+1) = N(t)\exp[-ap(t)]$$

P es el número de enemigos y a es un término que describe la eficiencia de búsqueda del depredador o parasitoide.

En el enfoque de dos niveles tróficos se asume que el impacto de la planta ocurre solo en , la tasa de incremento del herbívoro. Este impacto puede ser denso-independiente, mediante la disminución o el aumento del desarrollo o fecundidad, o denso-dependiente, mediante la competencia por alimento o defensas inducidas. Los efectos de los enemigos sobre los herbívoros, se incluyen en un término aparte, el exponente $-ap(t)$. Tanto como $-ap(t)$, primer y tercer niveles tróficos, en parte determinan la dinámica de la población del herbívoro. Pero lo hacen de forma separada.

Lawton y Strong (1981) proponen que ni la competencia intraespecífica, ni la depredación, pueden explicar completamente la dinámica de las poblaciones de herbívoros. Sin embargo, la revisión que hacen lleva a la conclusión de que mientras no se cuente con experimentos de campo críticos que apoyen las diversas

hipótesis, los efectos de los enemigos naturales son probablemente de primer orden. Rhoades (1983) por otro lado, discute la teoría de los "brotes de las poblaciones de herbívoros", que propone un papel menor de los enemigos naturales. Desde su punto de vista, el estrés sobre la planta inicia los brotes y las defensas inducidas controlan la fase de disminución poblacional con mortalidad debida a enemigos que aceleran la caída.

Enfoque a tres Niveles Tróficos.

Actualmente existen muchas evidencias de que no solo las plantas y los enemigos naturales actúan independientemente y aditivamente sobre las poblaciones de herbívoros, sino que también interactúan (Lawton & McNeill, 1979; Price et al., 1980). Un enfoque de este tipo asume, que la evolución, distribución y regulación de los herbívoros depende de la eficiencia del enemigo natural que está condicionada a los atributos de la planta, y viceversa.

Los primeros trabajos sobre interacciones entre plantas y enemigos naturales, fueron hechos en cultivos y en sistemas manejados por el hombre. Se realizaron y compararon estimaciones sobre la eficiencia de los enemigos naturales en sistemas agrícolas y generalmente utilizando un enfoque experimental (De Bach, 1974; Huffaker et al., 1976). Price et al. (1980), hicieron una revisión de los estudios que demostraban la importancia de interacciones a tres niveles tróficos en sistemas naturales y manejados por el hombre. Enfatizan sobre un nuevo enfoque que conteste preguntas evolutivas, acerca de la adaptación de las

plantas a la herbivoria. Particularmente, en la necesidad de considerar los requerimientos nutritivos de los enemigos naturales así como su conducta de eficiencia de búsqueda, como fuerzas selectivas que "moldean" la evolución de las características fenológicas, morfológicas y químicas de las plantas.

Adoptando la suposición de que las plantas y enemigos naturales interactúan, los tamaños y los procesos de regulación de las poblaciones de herbívoros, pueden ser mejor entendidos (Lawton & McNeill, 1979). La variabilidad entre y dentro de las plantas hospederas, también puede proveer un marco de trabajo para el entendimiento de la regulación de herbívoros por enemigos naturales (Schultz, 1983; Whitham, 1983).

Finalmente, además de responder a las preguntas acerca de las características de la planta y la regulación de poblaciones de herbívoros, se han intentado entender las presiones de selección subyacentes a los patrones de preferencia que exhiben las poblaciones de insectos herbívoros (Smiley, 1978; Courtney y Courtney, 1982; Soberon et al., 1986).

El estudio que aquí se presenta forma parte de un proyecto general acerca del "Efecto del Uso y la Calidad de los recursos sobre la Dinámica Poblacional de Sandia xami (Lepidoptera, Lycaenidae)", a cargo del Dr. Jorge Soberon del Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la UNAM.

Las evidencias de campo sobre interacciones a tres

niveles tróficos y la forma en como estas influyen sobre la regulación de las poblaciones de herbívoros en sistemas naturales, son escasas. Especialmente, se carece de estudios que examinen la forma en la que los enemigos naturales responden a los patrones espaciales del herbívoro, generados por la variación entre plantas y por los patrones de oviposición, a pesar de que la teoría sugiere que los patrones espaciales son de gran importancia para la dinámica poblacional (Hassell, 1978).

En un trabajo anterior, Soberon (1986) explica la forma en la que el uso y la calidad de los recursos interactúan para determinar el tamaño y en las poblaciones de insectos herbívoros. El uso que una población hace del recurso depende de las tasas de búsqueda y encuentro con los recursos y de la tasa de oviposición una vez que el recurso ha sido encontrado. La calidad se define como la suma de los efectos que produce el uso de un recurso sobre la fecundidad y sobrevivencia de los consumidores. Como ya se dijo, la calidad de un recurso tiene varios componentes; aquellos relacionados a la calidad del alimento per se, como nitrógeno disponible, contenido de agua, etc., aquellos relacionados a las características físicas y ambientales del recurso como microhábitat de la planta y características físicas de esta y aquellas relacionadas al recurso, como flora y fauna asociadas. Los enemigos naturales se encuentran dentro de este grupo, y su efecto sobre la dinámica de la población del herbívoro debe verse dentro de este contexto de tres niveles tróficos: planta - herbívoro - enemigo natural.

ANTECEDENTES

Para que los depredadores y parasitos regulen la densidad de las poblaciones de herbivoros dentro de una sola generacion, se deben cumplir dos condiciones. Primero, los enemigos naturales deben mostrar una respuesta funcional (Solomon, 1949) ante cambios en la densidad de presas, en segundo lugar, debe existir un patron de parches de hospederos con densidad variable para que la respuesta funcional pueda manifestarse.

La mayoría de los modelos clasicos depredador-presa, asumen que la frecuencia de mortalidad por enemigos naturales esta aleatoriamente distribuida entre la poblacion de la presa (Lotka, 1925; Volterra, 1926;; Nicholson y Bailey, 1935; Hassell y Varley, 1969). Sin embargo, en la ultima decada un tema primordial en la ecologia de depredadores ha sido la optimizacion en la asignacion del tiempo de busqueda en presas distribuidas en forma de parches (Krebs, 1978; Pyke et al., 1977). Una serie de modelos han indicado que el consumo de alimentos es mayor, cuando el esfuerzo de busqueda se concentra en areas de altas densidades de presas (Murdoch y Daten, 1975; Charnov, 1976; Lewis et al., 1976; Cook y Hubbard, 1977; Waage, 1979).

El nivel de densidad al que responden los depredadores dependera de su tipo de busqueda, las distancias que viajan para encontrar a la presa y las claves que utilizan para localizarla. Un parasitoide "buscando", generalmente se encuentra con una distribucion agregada o "parchada" de hospederos potenciales

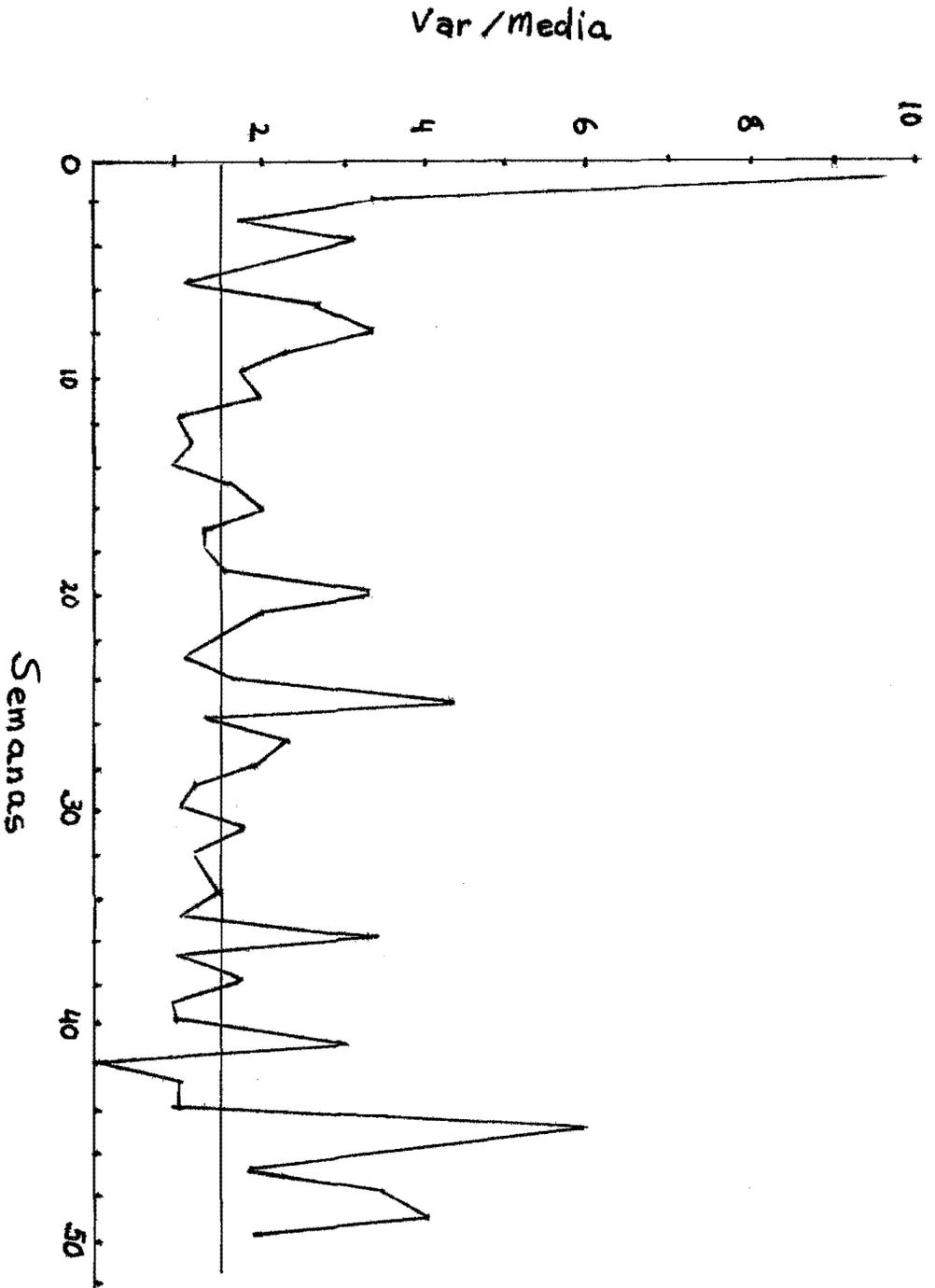


figura 1 Varianza/promedio de huevos por planta

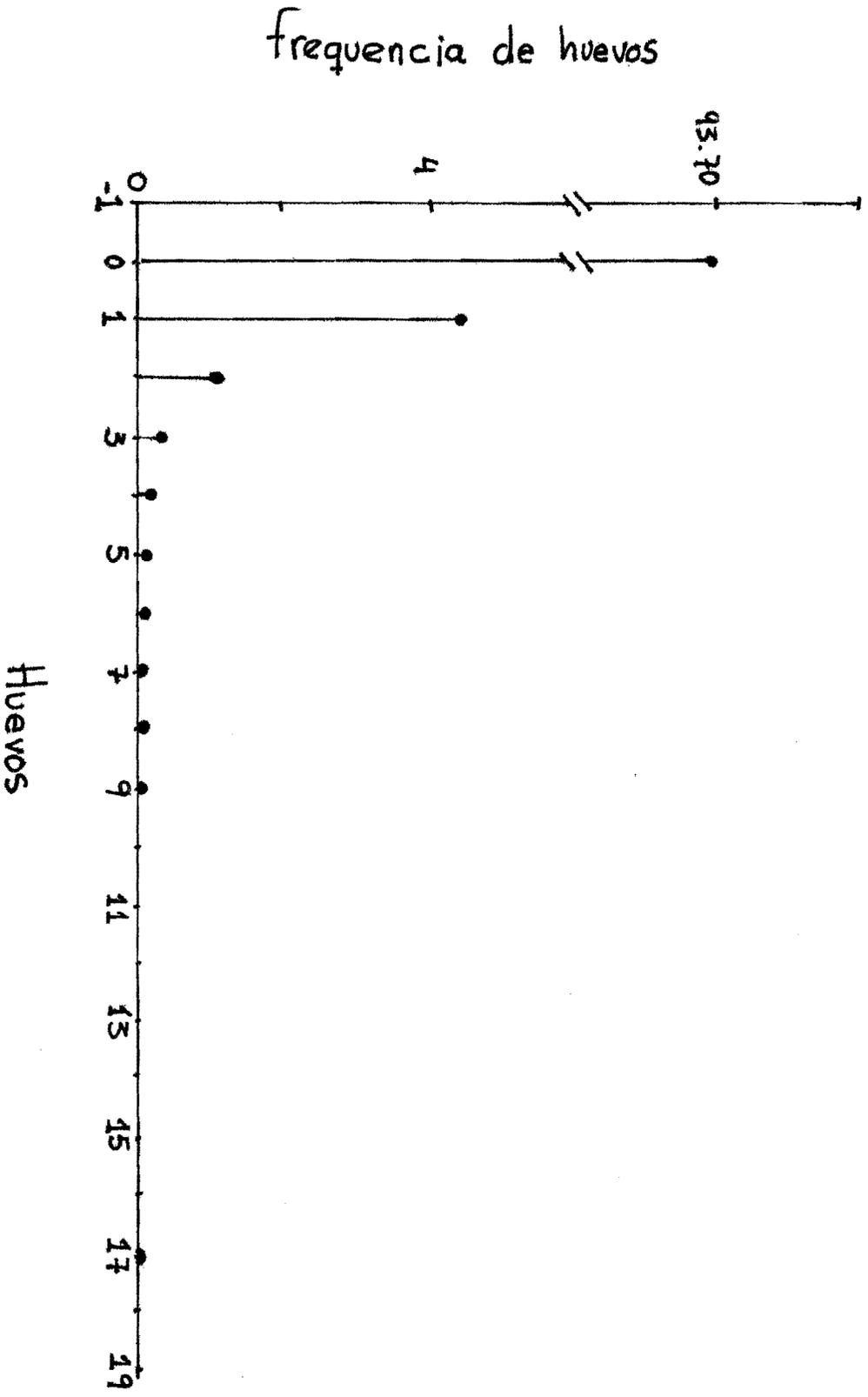


Figura 2 Distribución promedio de huevos

(Hassell y May, 1974; May, 1978; Morrison y Strong, 1981). Hassell (1966), sugirió el término "respuesta agregada" para describir a los mecanismos conductuales que aseguran a los depredadores, asignar mayor cantidad de tiempo a la búsqueda de presas en áreas de mayor abundancia de estas. Los resultados esperados de una respuesta agregada son un incremento en la eficiencia de forrajeo y tasas de mortalidad denso-dependientes positivas entre las presas (Hassell, 1978), siempre y cuando la respuesta sea lo suficientemente fuerte (Oaten, 1977). Distribuciones no aleatorias de parasitismo, pueden tener impactos considerables sobre la dinámica poblacional de las especies interactuantes (Hassell et al., 1985; Hassell y May, 1973, 1974).

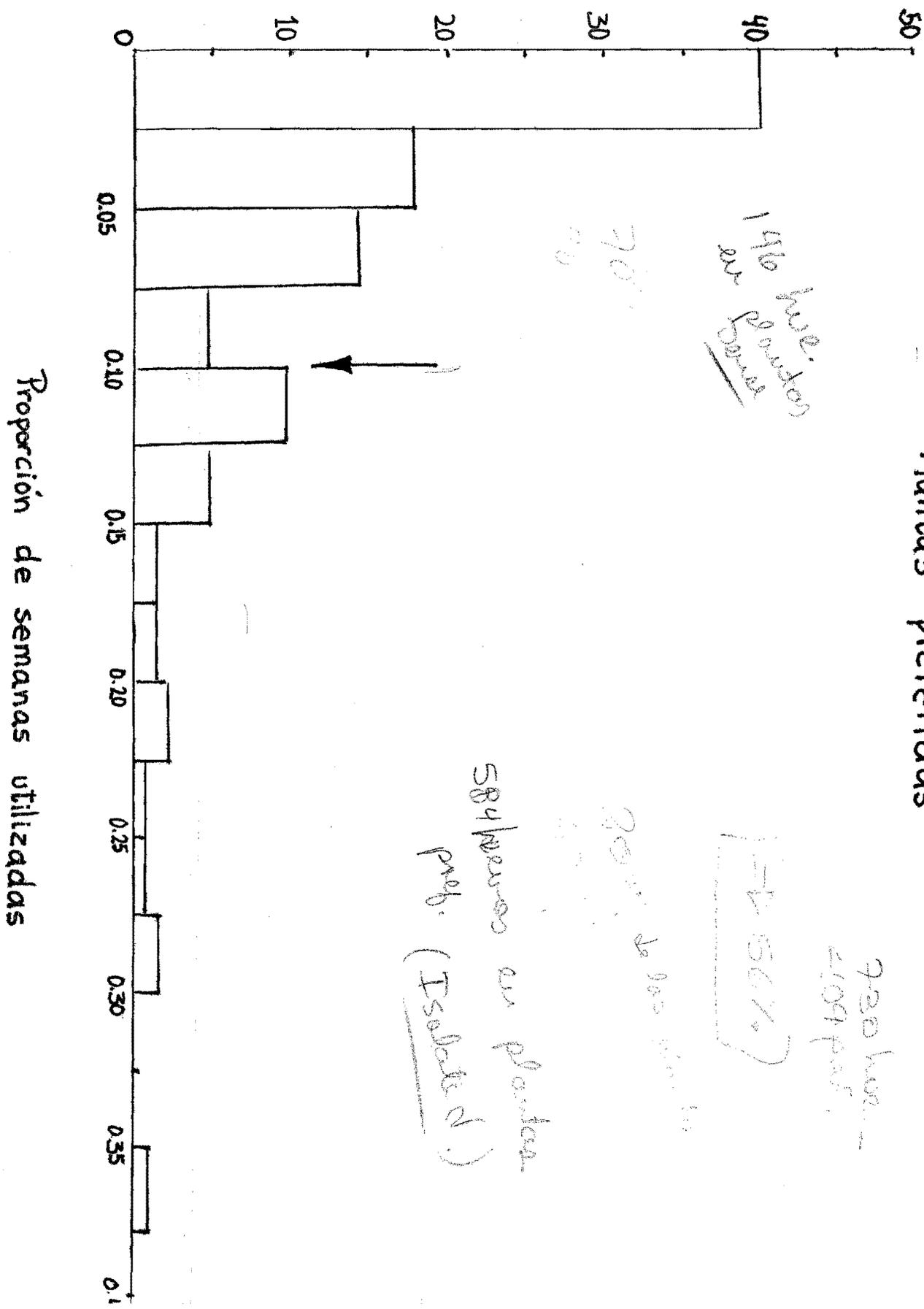
Patrones de oviposición de *Sandia xami*, en relación a su planta de alimentación.

En un trabajo antecedente, Soberón et al. (1986⁸) investigaron los patrones de oviposición de la mariposa, con el fin de describir el uso que esta hace de su recurso y discuten las hipótesis que explican los patrones de oviposición observados. Se encontró que la distribución espacial de los huevos de *S. xami* es agregada a lo largo de todo el año (ver fig. 1). La distribución de los huevos por planta, también resultó ser agregada (ver fig. 2). Esto es debido al hecho de que pocas plantas reciben una carga desproporcionada de huevos, resultando esto en la existencia de plantas con una mayor probabilidad de recibir huevos que otras. Estas plantas reciben el nombre de "plantas preferidas", y se definen como aquellas con una proporción de .1 o más de semanas

con huevos (fig. 3). Así mismo, se probó que la preferencia está asociada con características físicas de la planta, como: altura, grado de aislamiento y densidad de conspecificos en un diámetro de un metro (figs. 4, 5 y Soberon et al, enviado).

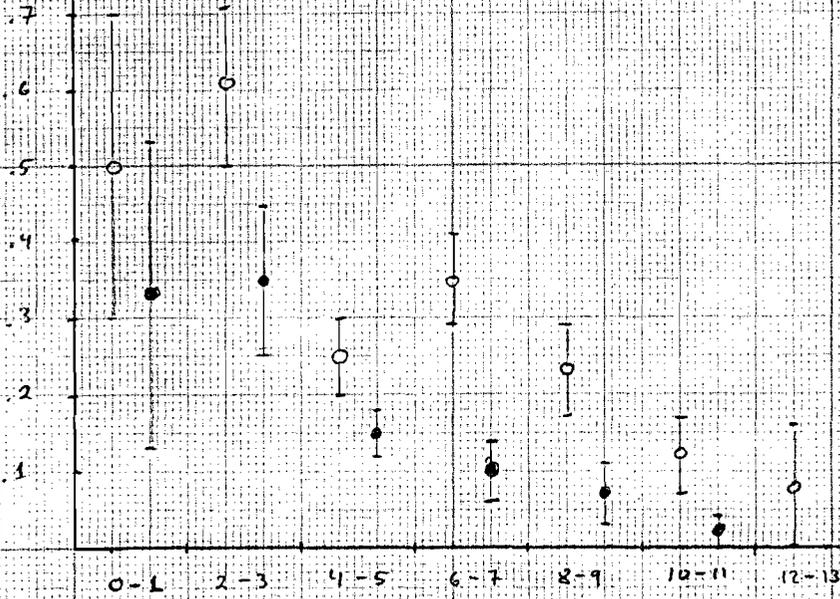
% de frecuencia relativa

Plantas preferidas

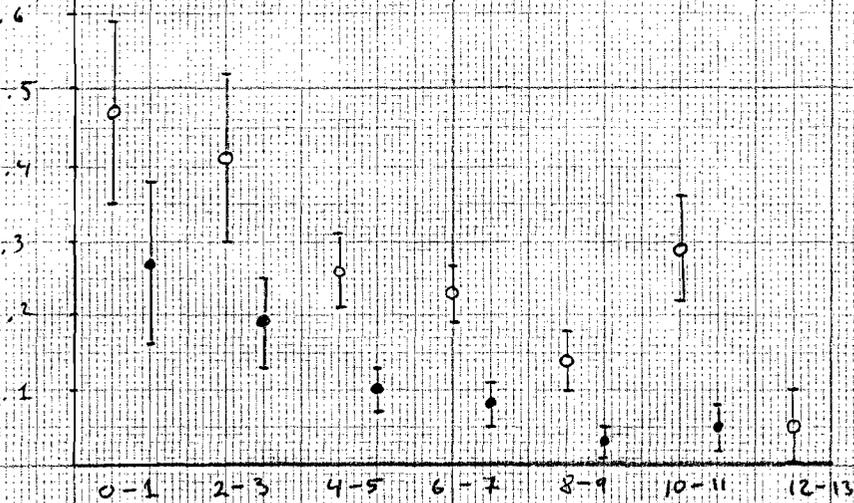


1984

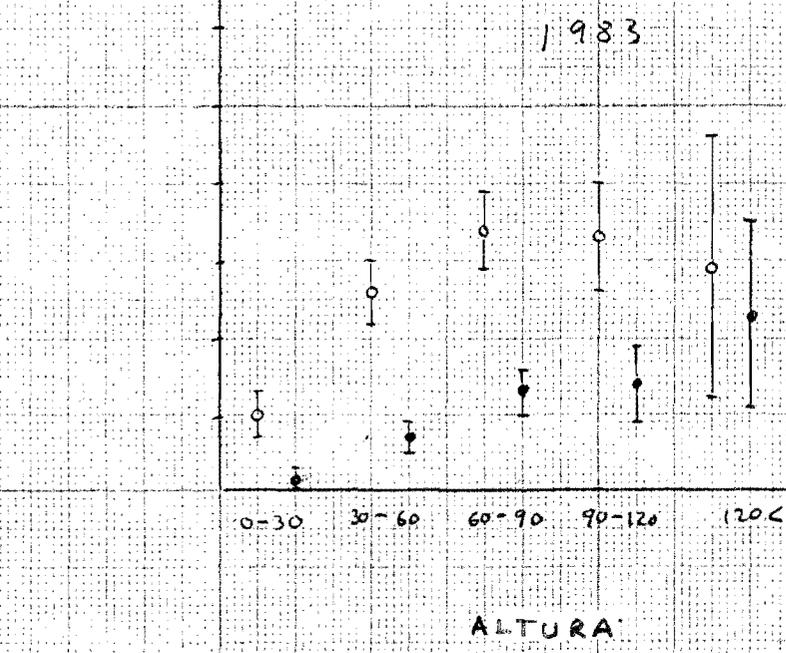
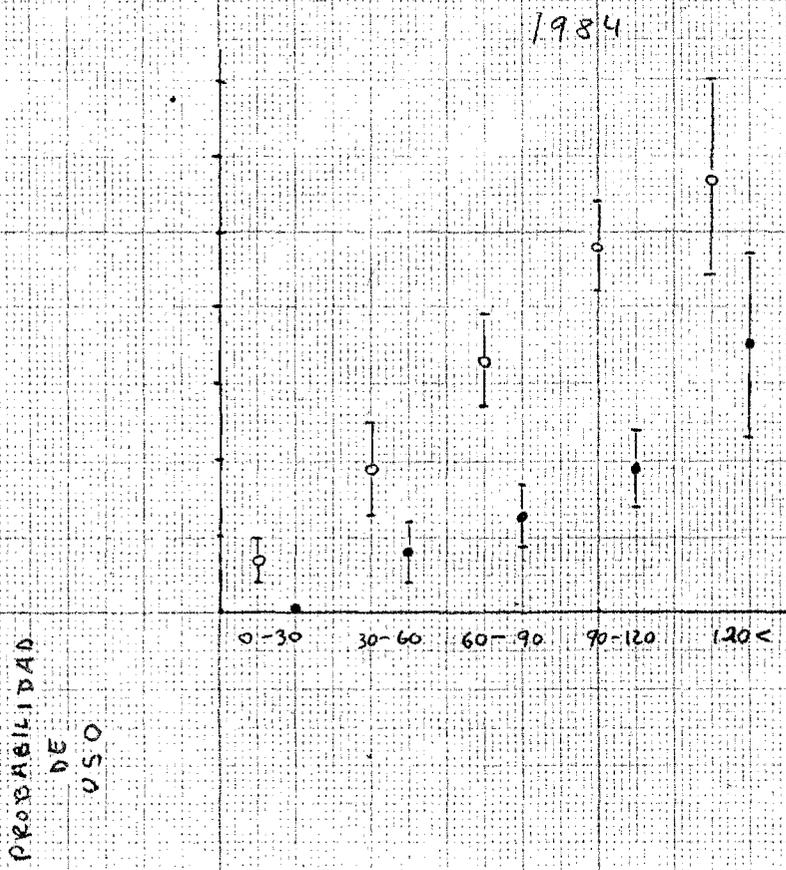
PROBABILIDAD
DE
USO



1983



PROBABILIDAD



OBJETIVOS

El primer objetivo de este trabajo fue el de investigar, en un sistema natural que consiste en una planta Crasulacea, Echeveria gibbiflora, un herbivoro especialista, Sandia xami y un parasitoide generalista, Trichogramma pretiosum, los patrones de oviposición del parasitoide dada la distribución espacial agregada de los huevos del hospedero.

El segundo objetivo, y el mas específico, fue el de probar si la interacción encontrada, podría ser importante en la regulación de los números poblacionales del herbivoro. Se probó la hipótesis de que la mortalidad de los huevos del herbivoro es denso-dependiente y de que esta mortalidad, se debe al parasitismo.

MATERIALES Y METODOS.

El trabajo se realizo en 4 etapas:

Etapa 1.- Octubre de 1983 a Octubre de 1984 y

Etapa 2.- Octubre de 1984 a Octubre de 1985, patrones de parasitismo en el campo.

Etapa 3.- Noviembre de 1985 y Febrero de 1986, experimentos de denso-dependencia.

Etapa 4.- Abundancia relativa y Distribucion de los parasitoides en el area de estudio.

1.- Patrones de Parasitismo en el Campo.

En Octubre de 1983 se marcaron 415 plantas en un area de dos hectareas, de estas se eligio una muestra al azar de 140 plantas. Durante un ano se examinaron las plantas una vez por semana registrando el numero de huevos recién puestos, numero de sobrevivientes y numero de huevos parasitados. La edad y condicion de los huevos se detecto facilmente por el color que presentaban. Huevos recién ovipositados presentan una coloracion verde clara, durante las primeras 48 horas cambian a un color blanco y si han escapado al parasitismo, despues del octavo dia aproximadamente, emerge la larva, dejando un orificio relativamente grande a la altura del micropilo

(Parlange, Llorente y Soberon, en prep.). En caso de haber sido atacados por parasitoides, a partir del dia 5, van adquiriendo un color grisaceo que se va tornando cada vez mas oscuro hasta que alrededor del dia 15 emergen los parasitoides dejando un orificio mas pequeno que el dejado por la larva y generalmente en posicion lateral. Por cada huevo parasitado

emergen en promedio cinco parasitoides. Aun despues de haber emergido los parasitoides, el huevo conserva el color grisaceo. Como los huevos no fueron marcados, no es posible saber con certeza absoluta si un huevo registrado como recién puesto en una semana es el mismo que se registro como parasitado en una semana posterior. Por lo tanto, para realizar los analisis estadisticos, unicamente fueron considerados aquellos huevos de los que habia constancia de su destino. Desgraciadamente, esto reduce bastante el numero de datos utilizables.

En Octubre de 1984 se eligio una muestra de 360 plantas a lo largo de un transecto de 175 metros de largo y 2 metros de ancho. Se siguió el mismo procedimiento de muestreo que en el año anterior. Para ambos años los datos se analizaron en relacion a:

- a) patrones de oviposicion de Sandia xami (Soberon, et al., 1986)
- b) patrones de parasitismo de Trichogramma pretiosum
- c) porcentaje de parasitismo en el tiempo
- d) porcentaje de parasitismo en diferentes escalas espaciales.

2.- Experimentos de Denso-Dependencia.

En Noviembre de 1985 se eligieron y marcaron 34 plantas con características físicas similares a lo largo de toda la zona de estudio. Se colectaron alrededor de 300 huevos verdes (recién ovipositados), y se llevaron al laboratorio para su revision bajo un microscopio de diseccion. Los huevos se manipularon con pinceles y alfileres entomologicos, se removieron de la muestra todos aquellos que presentaron algun tipo de dano mecanico (producido por algun depredador), y aquellos en los que el color

verde no fuera evidente. Al día siguiente se colocaron los huevos a lo largo de la inflorescencia de las plantas marcadas siguiendo un patrón previamente elegido mediante una tabla de números al azar. Las densidades colocadas fueron: (el número de replicas entre parentesis), 3(5), 5(5), 7(5), 9(5), 11(3), 13(3), 15(3), 20(3). Las densidades se eligieron de acuerdo a experimentos previamente reportados en la literatura (Waage y Lane, 1984; Morrison et al., 1980; Hassell, 1982), y a las densidades máximas y mínimas observadas en los dos años de muestreos previos. El número de replicas se determinó con base en la cantidad de huevos disponibles para el experimento. S. xami es una especie escasa (Soberon et al., 1986), y a pesar de que los brotes poblacionales se registran en esta época del año, obtener gran número de huevos pertenecientes a la misma cohorte representa un problema metodológico.

Los huevos se pegaron a la inflorescencia mediante un pegamento sintético (Pritt), nunca en contacto directo con la superficie de estos sino sobre una capa delgada de epidermis disectada de las hojas de E. gibbiflora. El muestreo se realizó a lo largo de nueve días, dos veces por día; una vez al día se registró el número de huevos desaparecidos, el número de huevos con daño ocasionado por algún otro depredador diferente al parasitoide (por lo general daño de tipo mecánico como mordidas), el cambio de color en cada uno de los huevos y el número de huevos con orificio de eclosión de la larva (registrados como sobrevivientes). Dos veces al día se removían los huevos recién ovipositados manteniendo así, la densidad original de huevos sobre las plantas, excepto en los casos en los que se registraron

perdidas, las cuales solamente se subsanaron el primer día. Al noveno día se colectaron todos los huevos y se llevaron nuevamente al laboratorio para su observación bajo el microscopio. Los que presentaban orificio de eclosión de la larva (sobrevivientes), se removieron y el resto se colocaron en celdas individuales de acrílico donde se mantuvieron por diez días, registrando el día de eclosión de los parasitoides, el número de parasitoides emergidos por hospedero y la proporción sexual. Para sexar a los parasitoides se colocaron en alcohol al 70% y se hicieron preparaciones para observación bajo el microscopio óptico. Los machos presentan antenas largas aproximadamente una vez el tamaño de su cuerpo, y peludas. Las hembras en cambio presentan antenas cortas y de forma globosa (Askew, 1971).

En febrero de 1986 se llevó a cabo un experimento similar al anterior. Dos características importantes de esta época que definieron en parte el experimento realizado, son la ausencia de inflorescencia y la poca abundancia de *S. xami* y por lo tanto, la baja disponibilidad de huevos verdes.

Se marcaron 20 plantas con características similares a las de la muestra de Noviembre de 1985 (con excepción de la presencia de inflorescencia). Se colocaron densidades de 2, 4, 6 y 8 huevos por planta, cinco replicas por densidad. Los huevos se colocaron sobre la hoja más expuesta de acuerdo a un arreglo hexagonal y utilizando como sustancia adhesiva una resina vegetal (Tanglefoot), que se emplea comúnmente para capturar insectos. Se siguió el mismo procedimiento de muestreo que en el experimento

anterior. Los huevos se colectaron al noveno día de haber sido puestos, y se registro el porcentaje de parasitismo y proporción sexual.

Con el fin de obtener un mejor conocimiento de la abundancia relativa y distribución de los parasitoides en el área de estudio, de Enero a Junio de 1986 se colocaron una vez al mes 20 balisas en cuatro sitios diferentes del área de estudio; sitio de alta densidad del recurso del herbívoro (E.gibbiflora) y baja visibilidad alta densidad y alta visibilidad baja densidad y alta visibilidad baja densidad y baja visibilidad (ver Soberon, et al., 1986 para más detalles acerca de la descripción de los diferentes sitios). Las balisas de 1 metro de alto y con una superficie de 20 x 20 cm. (Southwood, 1978; Lambert y Franklin, 1967; Williams, 1973), se pintaron de amarillo y se les colocó una capa de sustancia adhesiva (Tanglefoot), se colocaron cinco balisas en cada uno de los sitios, cada una con diferente orientación y se dejaron en el campo durante 48 horas después de las cuales se llevaron al laboratorio para registrar el número de Tricogramas atrapadas por sitio.

- ① Epocas del año \neq parte br. def. de DD
 ② \neq parte de control \rightarrow \neq cost. p' pagar los

Tabla I. Ubicacion taxonomica de *Sandia xami*.

Familia: Lycaenidae

Subfamilia: Theclinae

Tribu: Eumæini

Subtribu: Callophryna

Genero: *Sandia*

Grupo: "macfarlandi"

Especie: *Sandia xami*

Subespecie: *Sandia xami xami* Reakirt, [1867].

DESCRIPCION DEL SITIO Y ESPECIES DE ESTUDIO.

El estudio se llevo a cabo en el Pedregal de San Angel, en el Jardin Botanico Exterior de la UNAM, que actualmente forma parte de la Reserva Ecologica que pertenece a la Universidad.

El area ha sido descrita extensamente por Rzedowsky (1954). De acuerdo con este autor, la asociacion vegetal de esta zona es un Matorral Xerofilo de Senecio praecox y como especies dominantes se encuentran Senecio, Verbecina, Eupatorium y Budleja.

El Pedregal de San Angel se encuentra ubicado al Sur de la Cuenca del Valle de Mexico o al pie del Eje Neovolcanico entre los paralelos 19 20'22" y 19 13'14" de latitud Norte y los meridianos 99 08'26" y 99 14'3" de longitud Este. Sus limites altitudinales inferior y superior son 2250 y 3100 m.s.n.m. respectivamente (en Cordero, 1986).

El area experimenta un ciclo muy marcado de lluvias, con una epoca humeda que comienza en Mayo y termina en Septiembre y el clima del pedregal de San Angel se clasifica como templado subhumedo, con lluvias de verano, verano fresco y largo y poca oscilacion termica (Garcia, 1964).

El Herbivoro.

La tabla 1 muestra la ubicacion taxonomica de S. Xami. Habita areas secas y rocosas que van desde Mexico al sur de Texas y en el norte, hasta el sur del condado de Yanapi en Arizona (Pyle,

1981). En Mexico se localiza a lo largo de la Sierra Madre Occidental, en los estados del centro de la Republica, el Valle de Mexico y de Tehuacan, en las montanas de Veracruz y en la Sierra Madre del Sur (Beutelspacher 1980).

El ciclo de vida ha sido descrito por Ziegler y Escalante, 1964) y mas recientemente por Parlange (1986, en preparacion).

La duracion del ciclo de vida promedio es de 50 a 60 dias siendo la fase de pupa la mas variable. El estadio de huevo tiene una duracion de aproximadamente 8 dias y la fase larvaria consta de 4 estadios con una duracion total promedio de 23 dias. S. xami es una especie rara que se encuentra presente en el area de estudio a lo largo de todo el ano pero se observa mas comunmente de Octubre a Enero. La hembra adulta oviposita sobre plantas de la familia Crassulaceae, que constituyen el recurso alimenticio de todas las larvas. En el area de estudio se alimenta de E. gibbiflora y Sedum dendroideum, sin embargo esta ultima es una planta cultivada y no es muy comun en el area de estudio.

El Parasitoide.

La tabla II muestra la ubicacion taxonomica de Trichogramma pretiosum. Doutt y Viggiana (1968), hacen un estudio de revision de la familia Trichogrammatidae, de acuerdo a ellos, las tricogramas son unicas en que ocupan todo tipo de habitats, desde

Tabla II. Ubicacion taxonomica de *Trichogramma pretiosum*.

Superfamilia: Chalcidoidea

Familia: Trichogrammatidae

Subfamilia: Trichogrammatinae

Tribu: Trichogrammatini

Genero: *Trichogramma*

Grupo: "minutum"

Especie: *Trichogramma pretiosum*

areas pantanosas hasta desiertos y ocurren tanto en vegetación baja como en habitats estrictamente arbóreos. El género Trichogramma fue descrito por Westwood y la descripción de la especie, pretiosum, la hace Riley (Nagarkatty y Nagaraja, 1977).

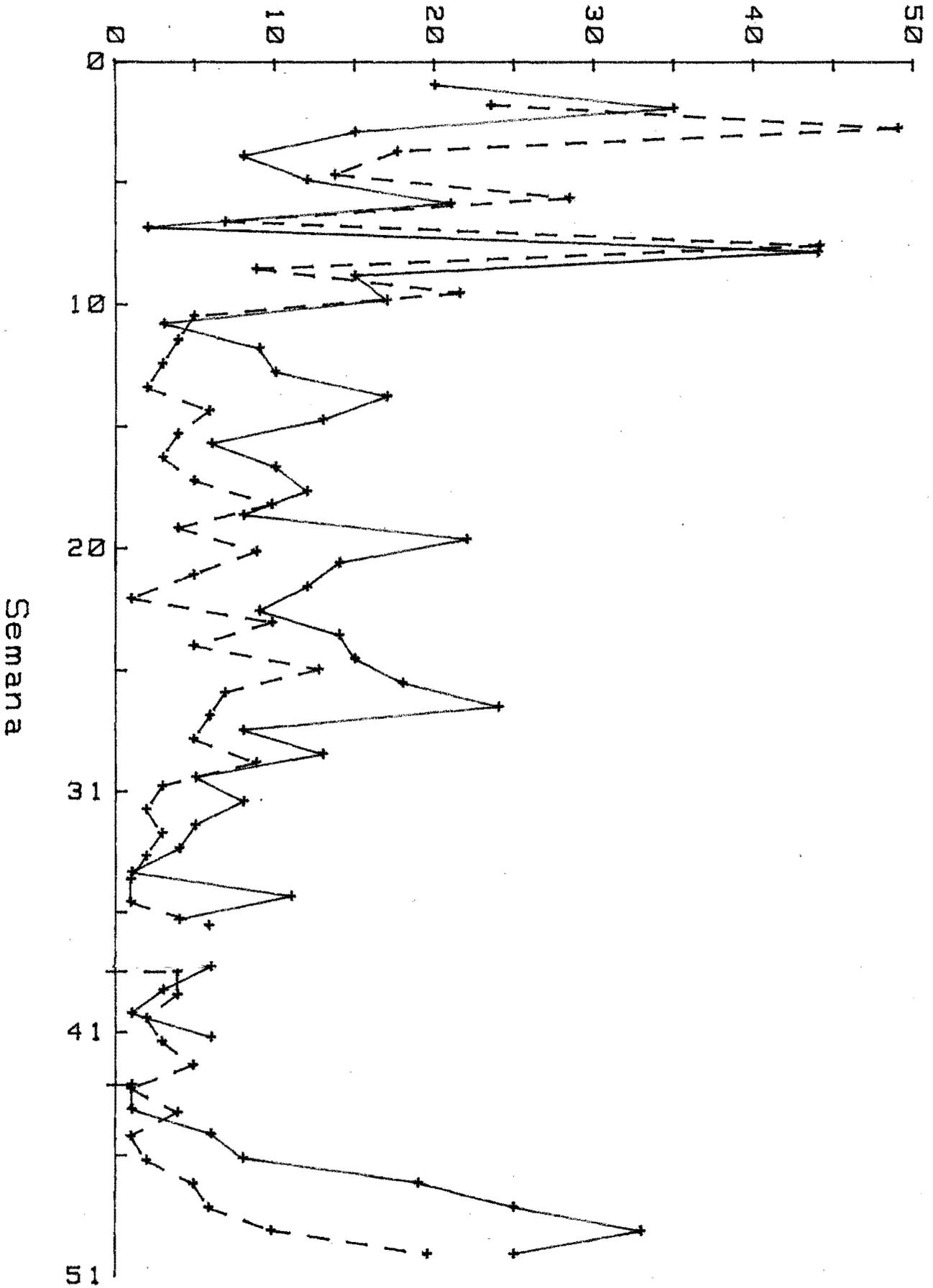
Ya que las tricogramas son lo suficientemente pequeñas como para ser transportadas por el viento, es difícil determinar sus rangos naturales de distribución. Además por su utilización en control biológico, se les ha transportado de un lugar a otro. Nagarkatty y Nagaraja (1977), hacen una revisión geográfica del género Trichogramma. Para México reportan tres especies, con sus hospederos y plantas de alimentación respectivas; T. fasciatum, hospedero: H. zea, planta de alimentación: maíz; T. semifumatum, hospedero: H. zea, planta de alimentación: maíz y T. perkinsi, hospedero: H. zea y planta de alimentación: maíz. No reportan T. pretiosum, sin embargo, cabe señalar que esta descripción está hecha para especies de importancia económica.

La familia Trichogrammatidae representa a un grupo de himenópteros parasitoides que explotan huevos de insectos que se encuentran dispersos, ya sea individualmente o en grupos. La estrategia reproductiva de las hembras parasitoides involucra dos decisiones: cuántos huevos poner por parche y qué proporción sexual producir (Waage y Sook Ming, 1984). Estas ⁵decisiones se expresan mediante la liberación durante la oviposición de un número específico de huevos y la fertilización de una proporción de estos. Las larvas del parasitoide se desarrollan dentro del hospedero y emergen como adultos. Para el caso particular de la

interaccion S. xami y I. pretiosum, emergen por hospedero un promedio de 4 a 5 parasitoides adultos y la proporción sexual esta fuertemente sesgada hacia las hembras, produciendo en promedio de 4 hembras por cada macho.

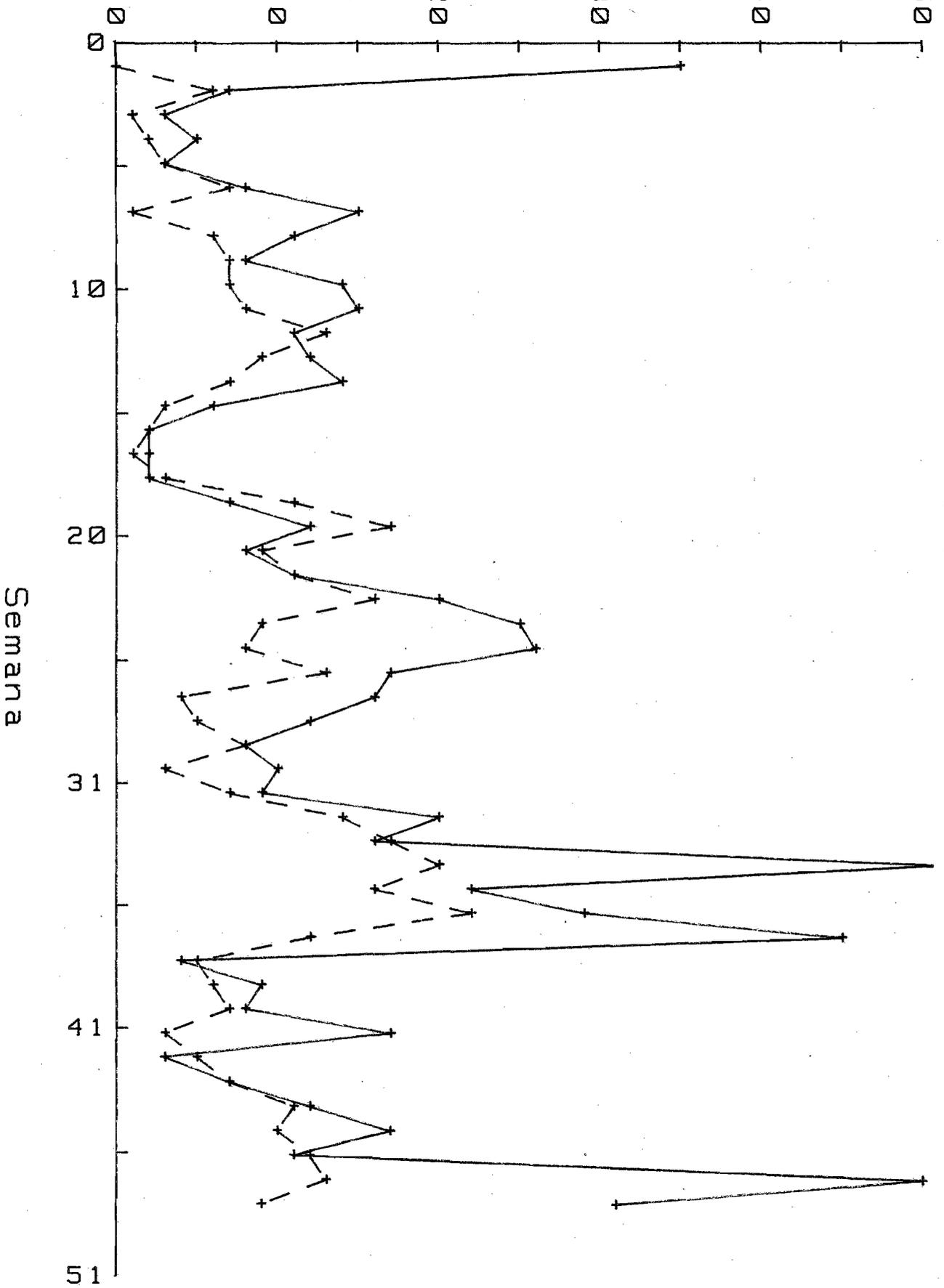
Densidad

Densidad y parasitismo 1984



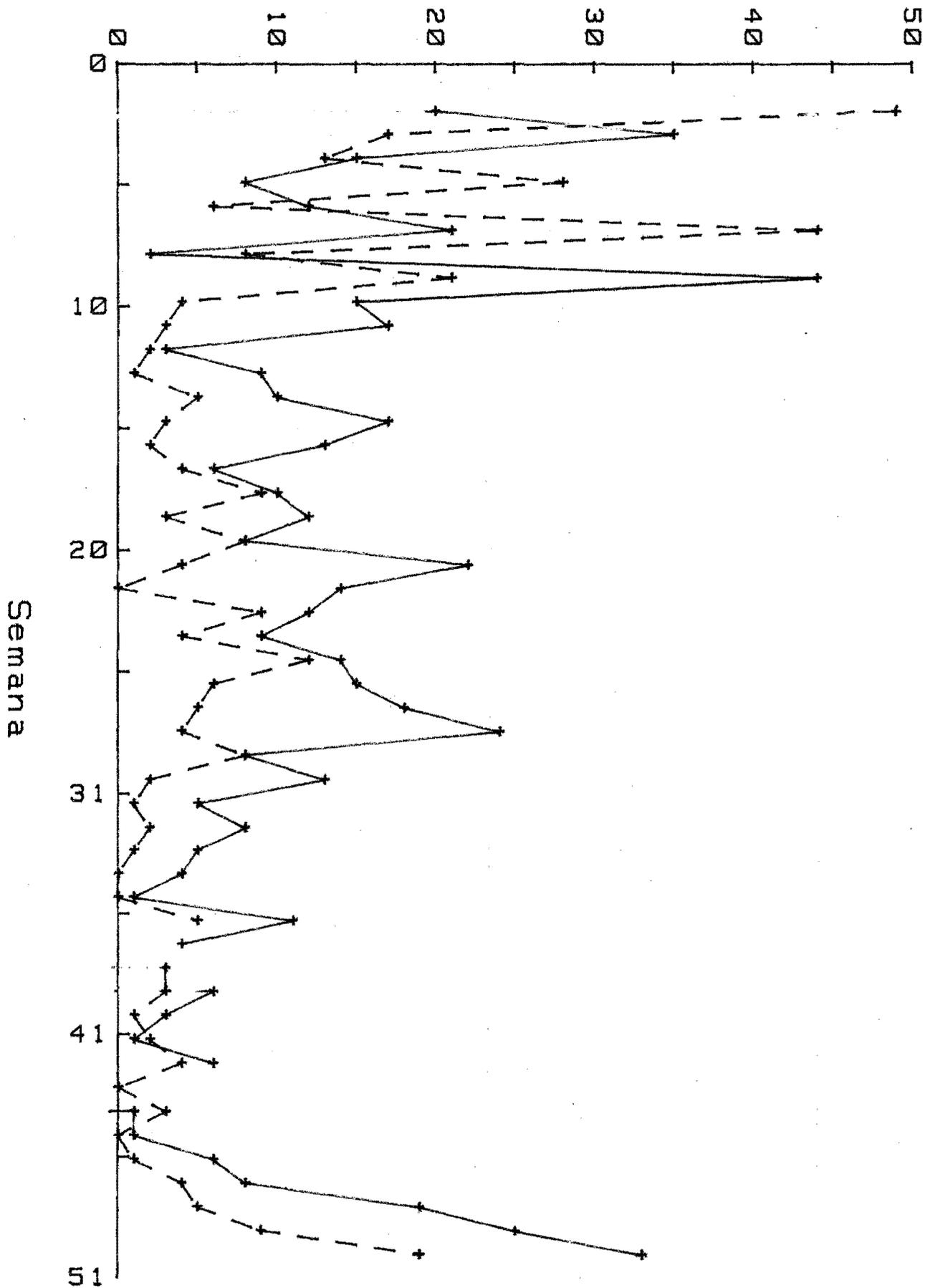
Densidad

Densidad y parasitismo 1985



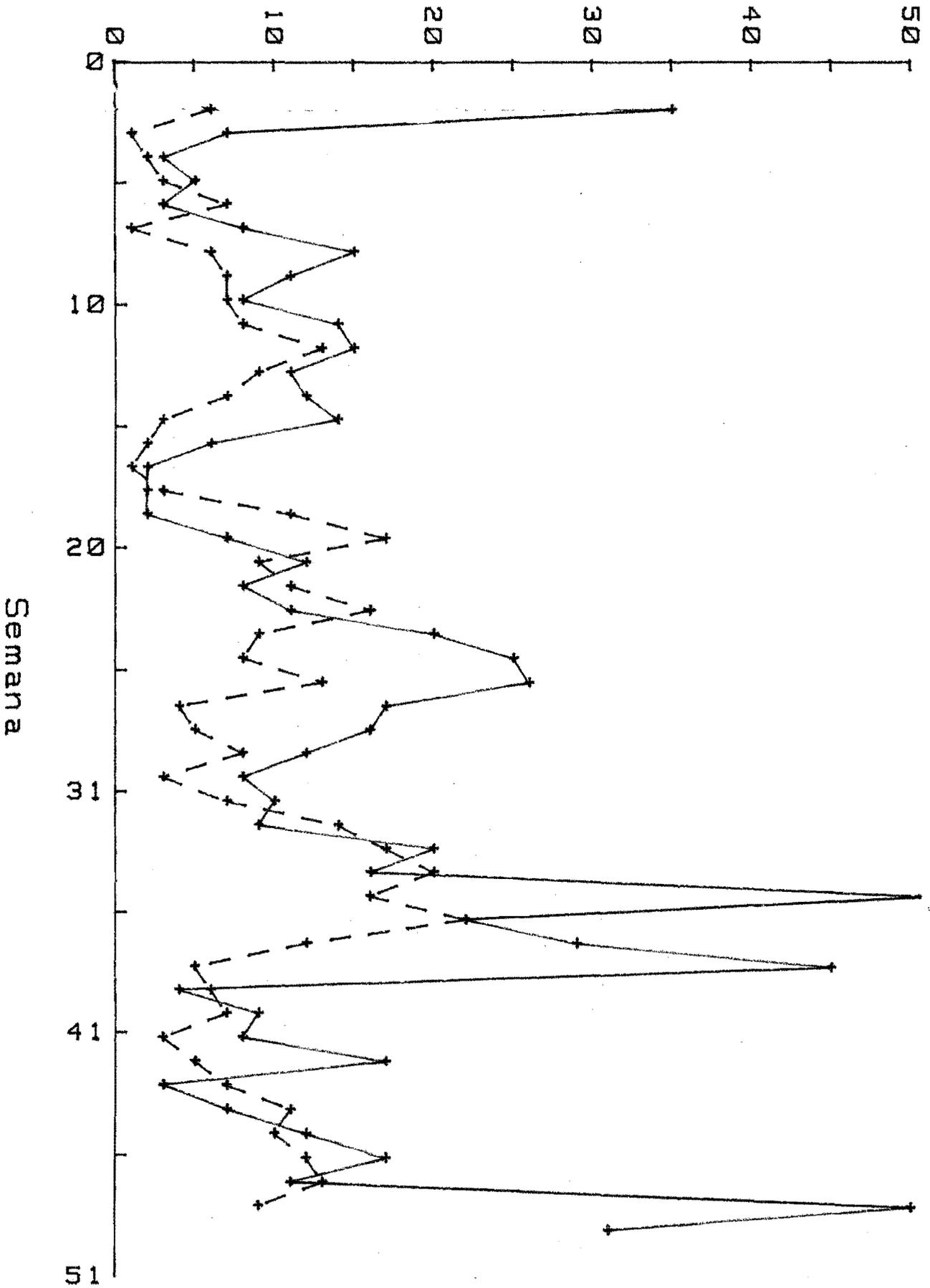
Dens-1

Densidad y parasitismo 1984



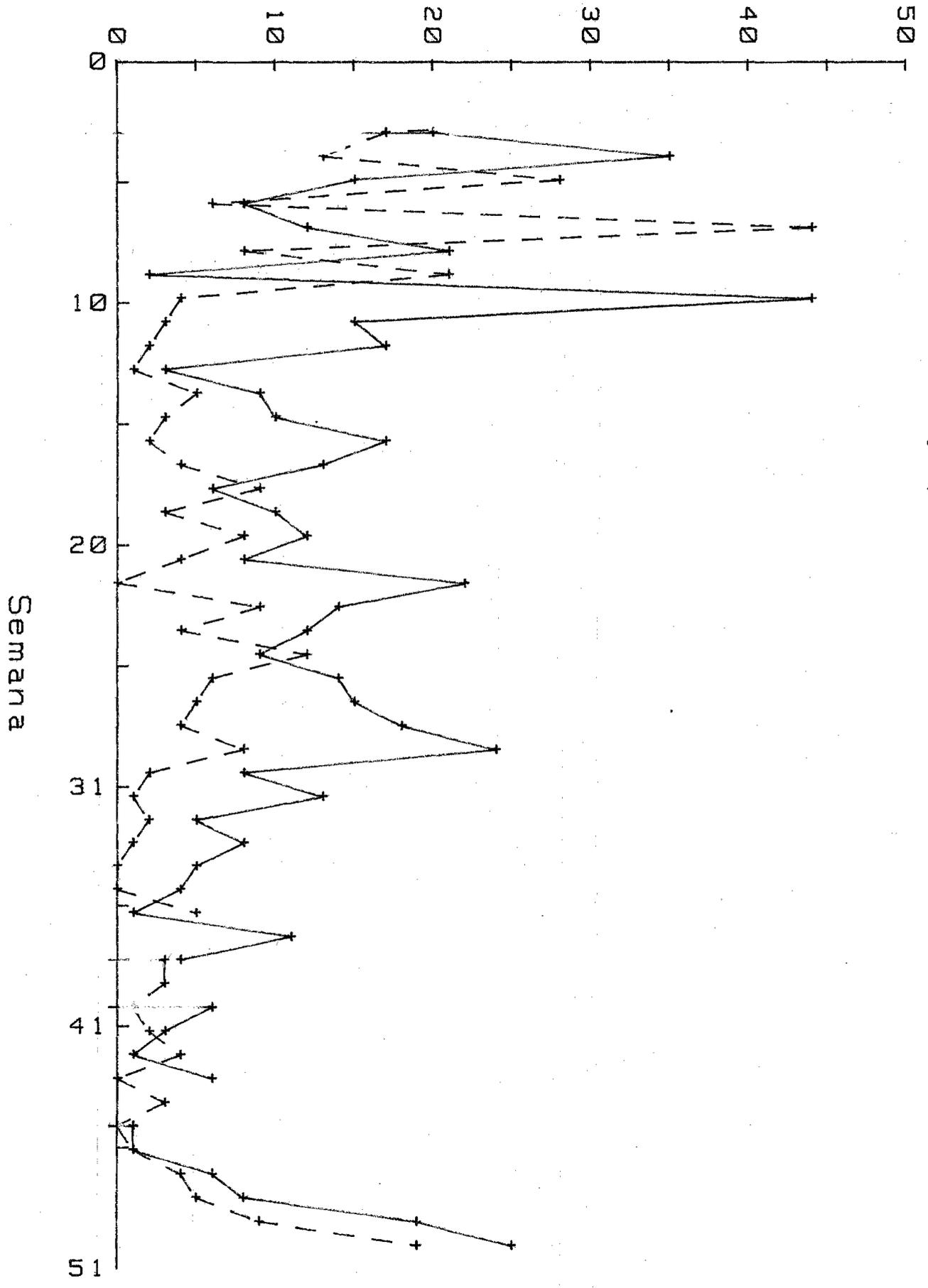
Dens-1

Densidad y parasitismo 1985



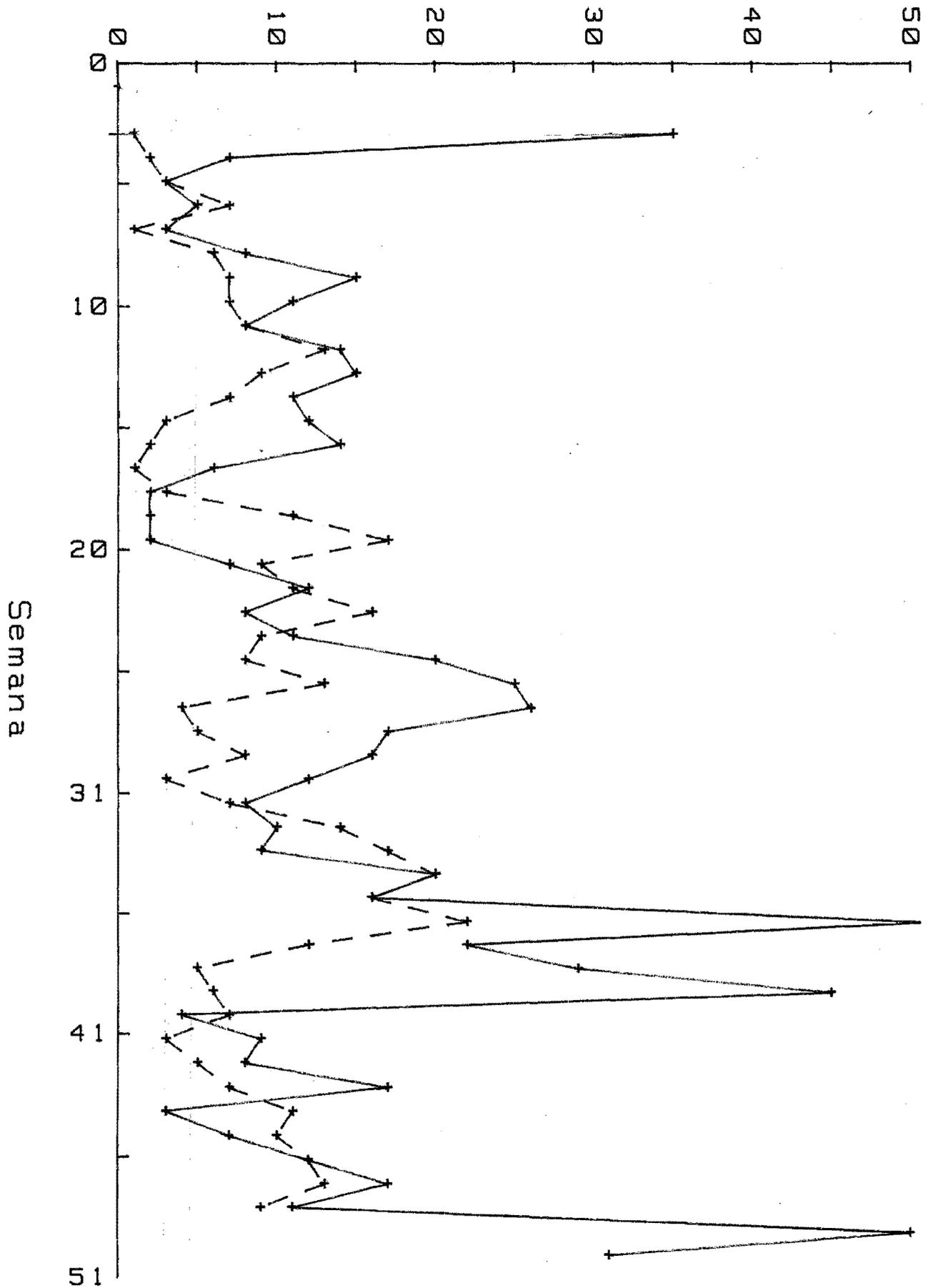
Dens-2

Densidad y parasitismo 1984



Dens-2

Densidad y parasitismo 1985



RESULTADOS.

1.- Patron de Oviposicion de Sandia xami y patron de parasitismo de Trichogramma pretiosum en 1984 y 1985.

Para ambos años se observaron de cuatro a cinco picos importantes en el número de huevos recién ovipositados. Los picos en el número de huevos parasitados son consistentes con los picos de oviposición tanto para 1984 como para 1985. Se presentaron tres graficas del patron de parasitismo con respecto al patron de oviposición para cada año.

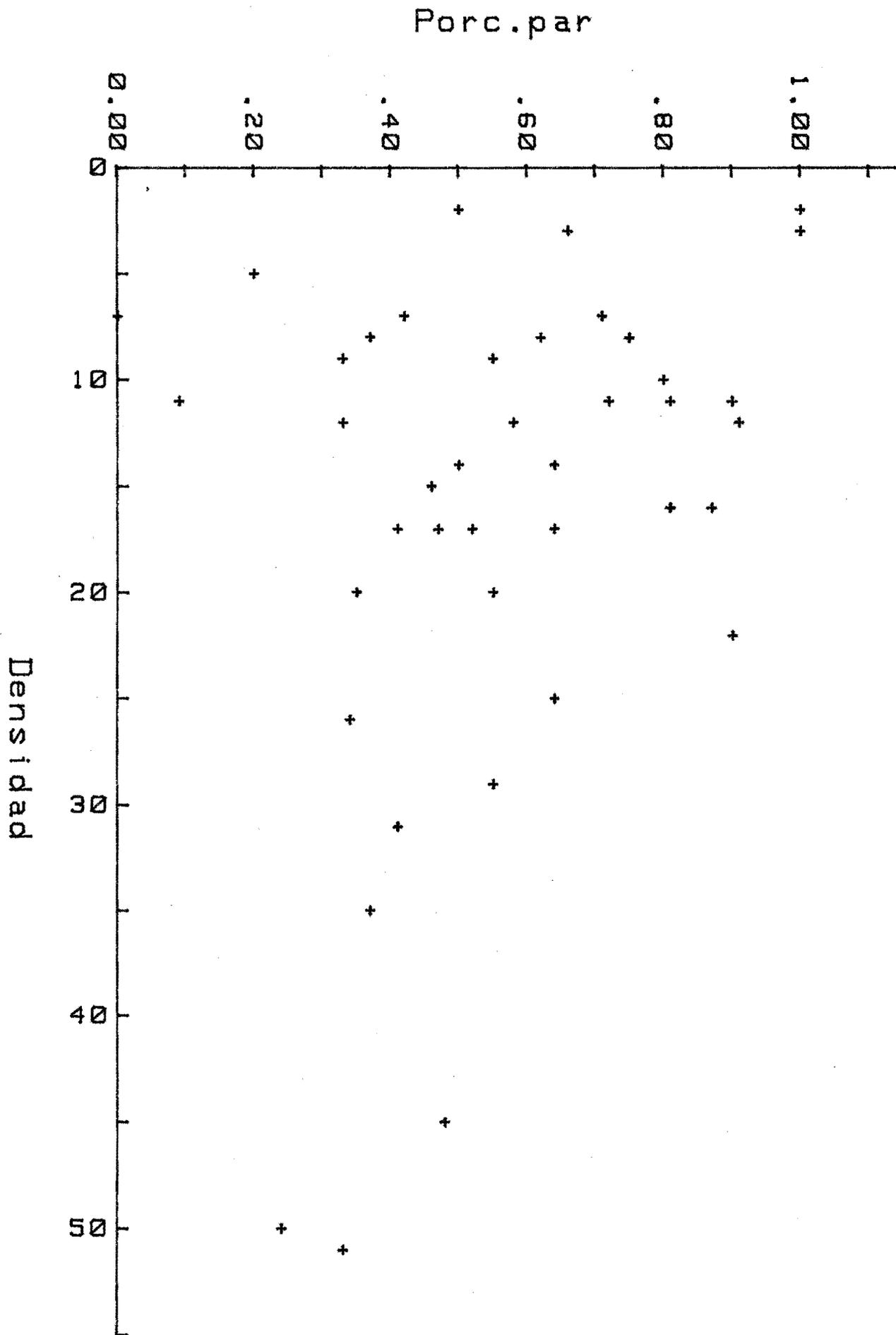
Las figuras 6a y 6b, muestran el número de huevos verdes por semana y el número de huevos parasitados por semana, de la semana 1 a la 50, tanto para 1984 como para 1985.

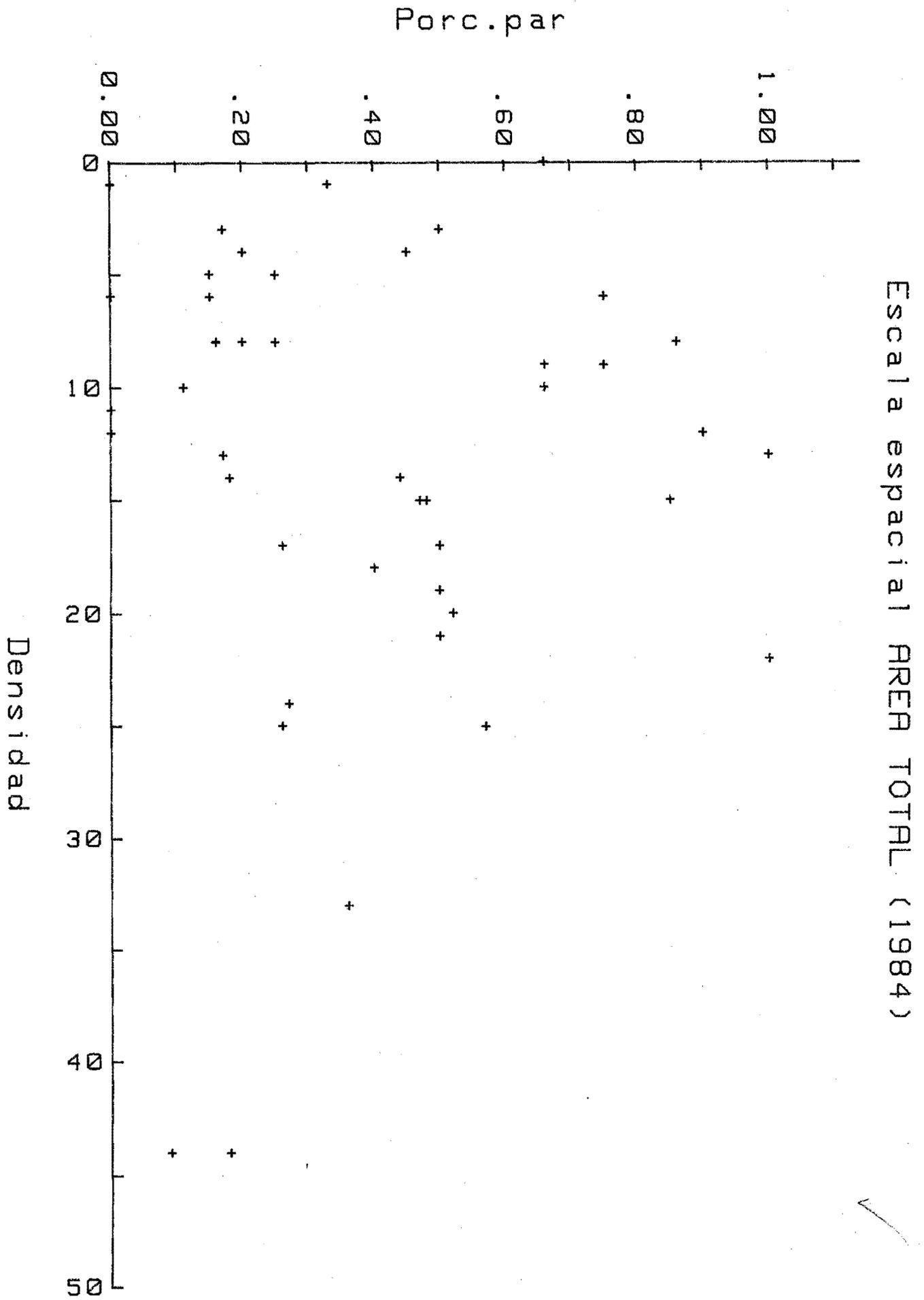
Las figuras 7a y 7b, muestran el número de huevos verdes en la semana t y el número de huevos parasitados en la semana $t+1$ para cada una de las semanas en las que se realizó el muestreo y para ambos años.

Por último, las figuras 8a y 8b, muestran el número de huevos verdes en la semana t y el número de huevos parasitados en la semana $t+2$, para cada una de las semanas y para ambos años. En estas graficas se incluyen todos los datos obtenidos, independientemente de que se sepa o no el destino de cada huevo.

La primera grafica simplemente muestra el patron de oviposición y el patron de parasitismo en el tiempo. Los huevos parasitados no provienen de la muestra de huevos verdes de esa misma semana, sino de la semana anterior. Una proporción de los huevos puestos en la semana t , será parasitada en la semana $t+1$ y

Escala espacial AREA TOTAL (1985)





en algunas ocasiones el parasitismo no se detectara sino hasta la siguiente semana ($t+2$). Por esta razón, se graficaron los datos como se muestra en las figuras 7(a y b) y 8(a y b), se observa que los picos coinciden un poco mas que en las figuras anteriores (6a y 6b). Sin embargo,, se sigue observando cierto desfaseamiento y este puede deberse al procedimiento de muestreo el cual se llevaba a cabo una vez por semana y es probable que huevos nuevos pudieran haber sido ovipositados en la misma semana pero despues de haber tenido lugar el muestreo y al estar parasitados, se registraron como parte de la fracción parasitada en la semana siguiente.

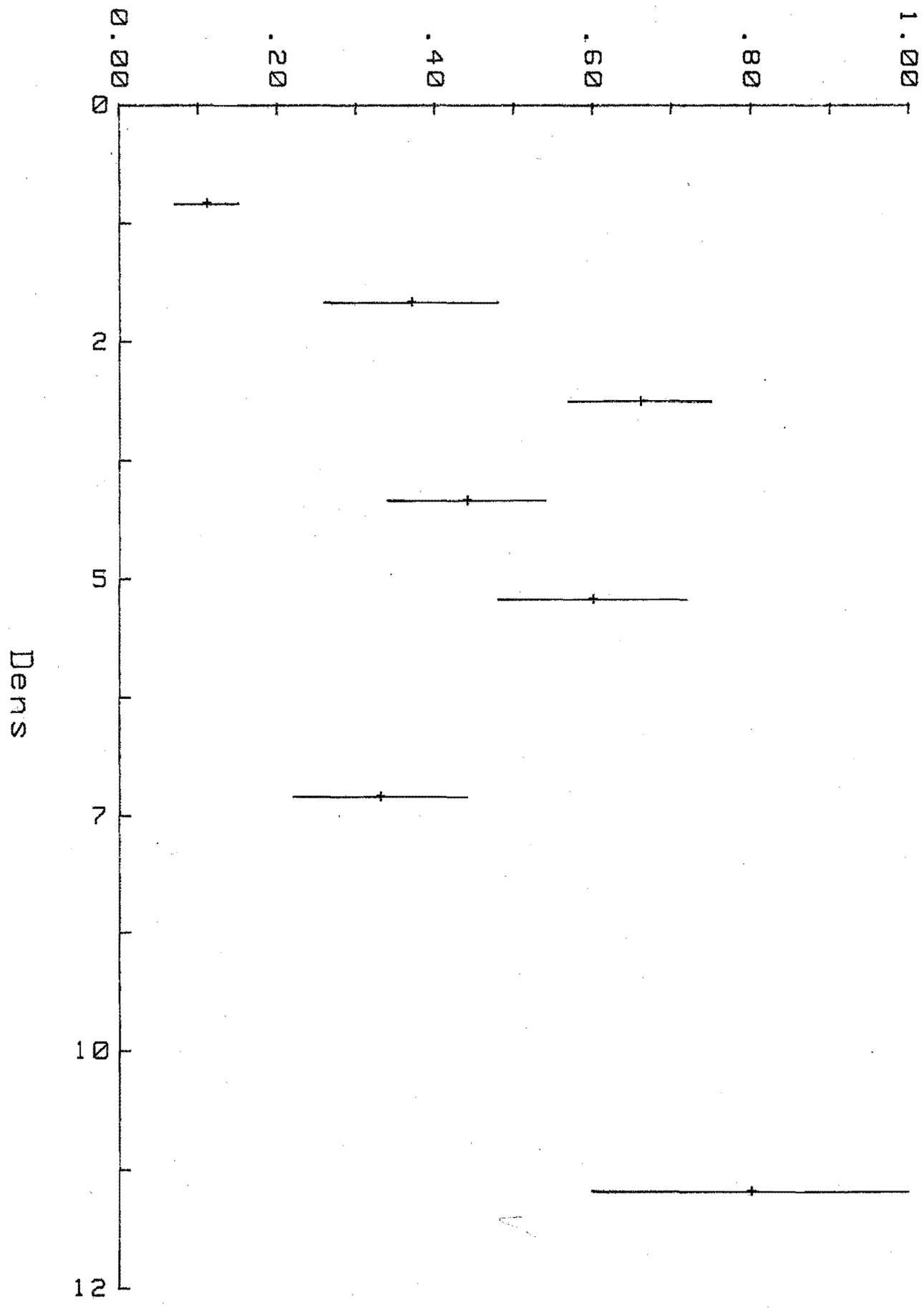
2.- Patrones de Parasitismo en relacion a la Densidad del Hospedero.

Para ambos años se grafico el porcentaje promedio de huevos que resultaron parasitados por semana con respecto a la densidad de huevos para toda el area de estudio (figuras 9a y 9b). Aqui se incluyeron unicamente aquellos huevos de los cuales habia certeza de que resultaron parasitados. No se observa ningun patron claro, y esto puede deberse basicamente a dos razones; la mayoria de los datos se encuentran concentrados en el lado izquierdo de la grafica (tanto para 1984 como para 1985), correspondiente a las densidades bajas y existe un gran porcentaje de ceros y unos en la respuesta del parasitismo asociados a estas. Por otro lado, la escala considerada para el analisis puede no ser la adecuada si pensamos en el tamano del parasitoide y en que probablemente su capacidad de muestreo ocurre en subunidades espaciales del area de forrajeo en donde ocurre la agregacion de los huevos del

Porcpar

Escala espacial PLANTAS (1984)

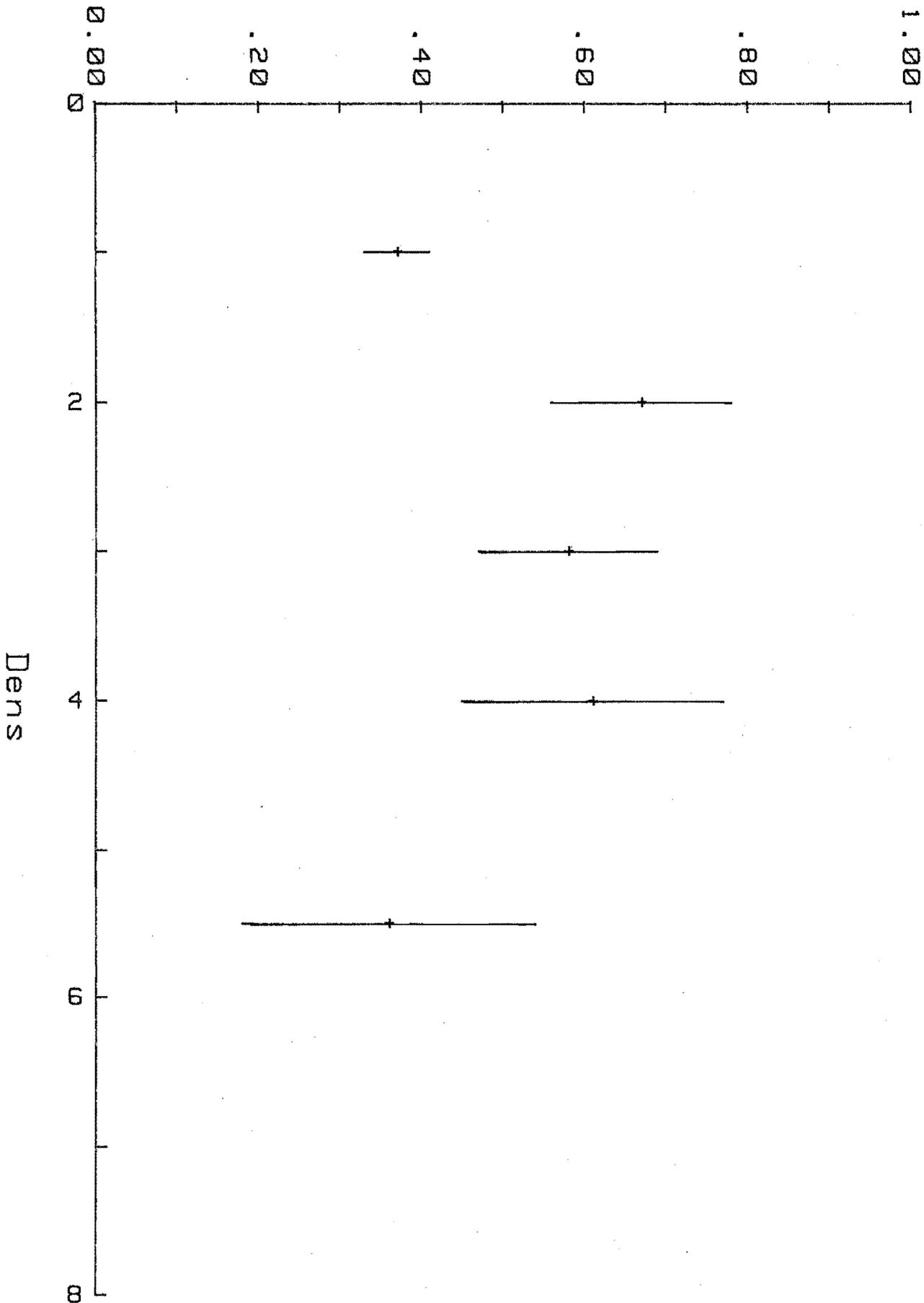
plantas → ...



A

Porcpar

Escala espacial PLANTAS (1985)



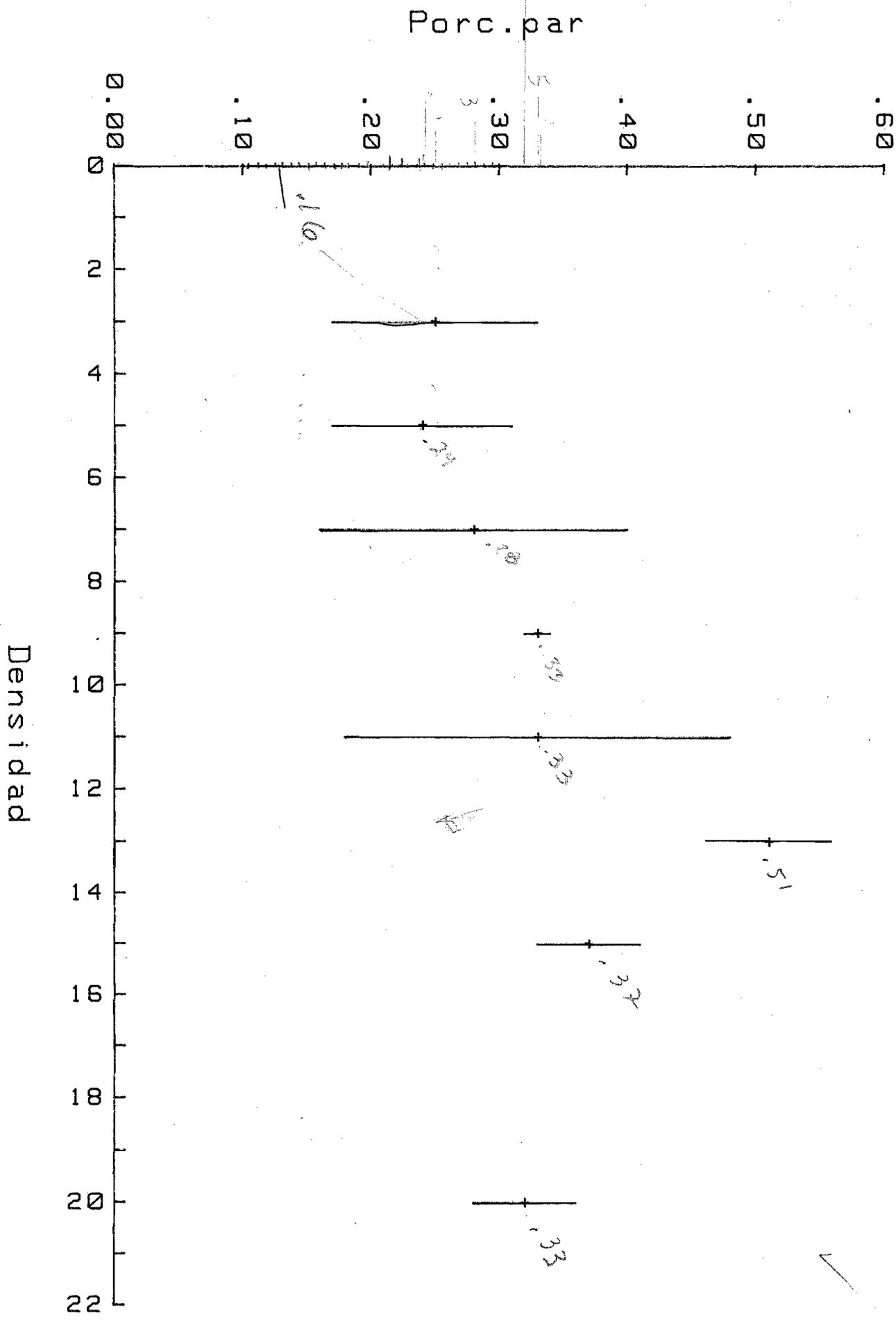
hospedero (Hassel y Southwood, 1978; Wiens, 1976).

Se obtuvieron los coeficientes de correlacion no parametrica de Spearman para ambos anos, pero no se encontraron relaciones significativas entre la densidad de hospederos y el porcentaje de parasitismo. Para 1984, $RHO=.23067$, g.d.l.=45, $p > .1$, y para 1985, $RHO=-.24434$, g.d.l.= 42, $p > .1$ (Sokal y Rohlf, 1969).

Los datos de 1984 y 1985 se analizaron considerando el parasitismo por planta y utilizando una prueba de "G" (Sokal y Rohlf, 1969). La prueba de "G" revela una diferencia significativa en el porcentaje de parasitismo promedio para cada densidad de huevos por planta. (1984, $G=36.45$ $p<.05$, g.d.l. = 5; 1985, $G=14.20$ $p<.05$, g.d.l. = 4). Estos valores de "G" unicamente indican que se rechaza la hipotesis nula de independendencia entre parasitismo y densidad. La relacion es complicada y no lineal, pero existe una tendencia, la cual no se presentaba al analizar los datos sobre toda el area de trabajo. Lo anterior parece confirmar la idea de que la escala considerada en el analisis anterior (toda el area de estudio), no es la correcta, y que la planta es una escala mas adecuada para analizar el efecto de la densidad de hospederos sobre la respuesta de los parasitoides.

Las figuras 10a y 10b muestran la relacion entre densidad de hospederos y el porcentaje de parasitismo promedio para cada densidad, los datos fueron analizados por planta y debido a que algunas plantas se repiten en diferentes semanas (Soberon et al., 1986), se eligio mediante una tabla de numeros al azar, una sola replica de cada planta evitando asi que se violara la suposicion

Escala espacial PLANTAS



de independencia. Para ambos años existe una tendencia de incremento en el porcentaje de parasitismo relacionada con un incremento en la densidad de hospederos. Esta tendencia es menos clara para 1985 que para 1984 y así mismo, es menos clara para las densidades más altas.

3.- Experimentos de Denso-Dependencia.

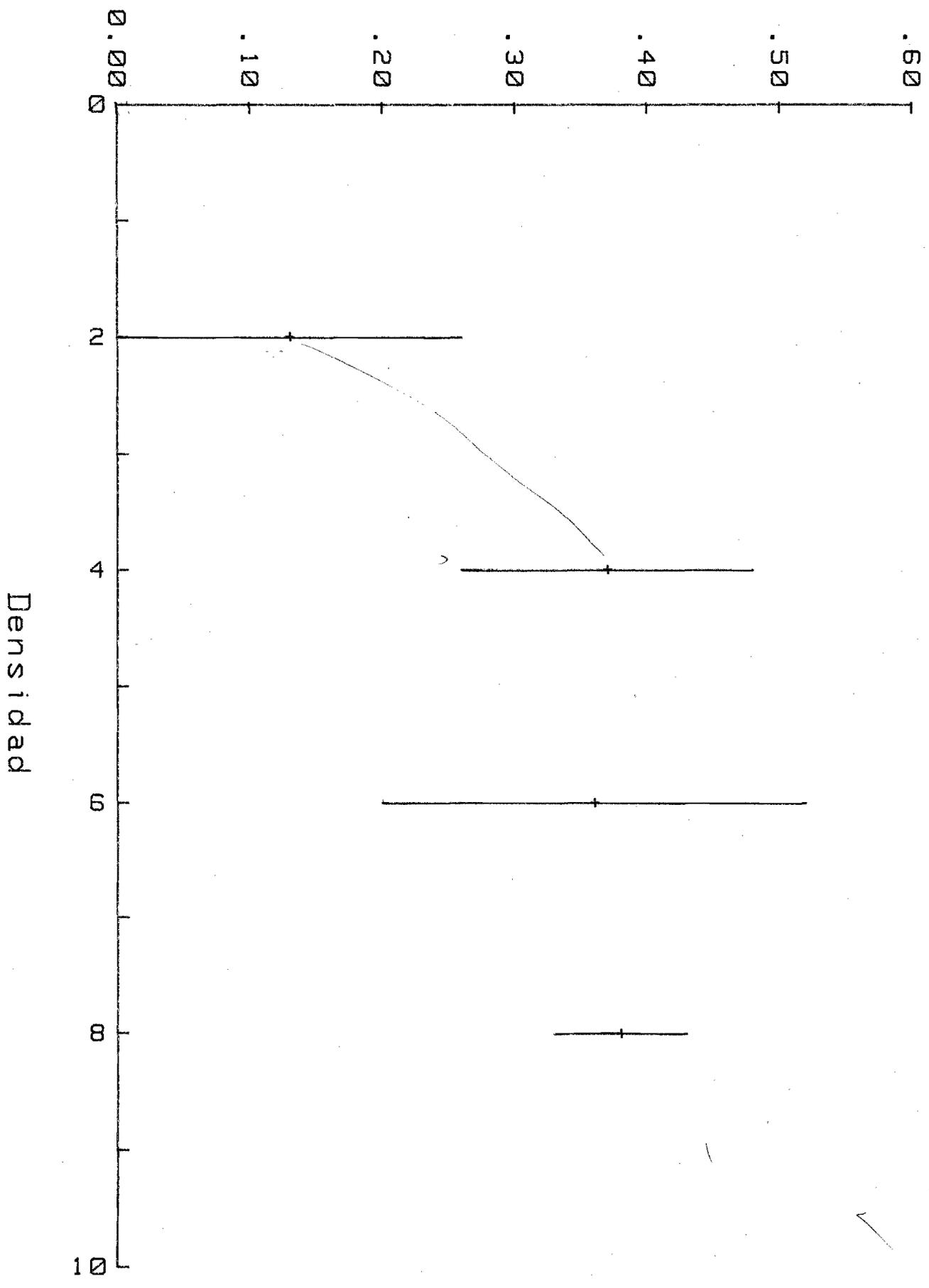
Los datos anteriores sugirieron la necesidad de realizar experimentos, en las escalas apropiadas, para investigar la posibilidad de que el parasitismo debido a Trichogramma fuera densodependiente y, por lo tanto, capaz de regular a la población de Sandia. Se realizaron dos experimentos en los cuales se colectó una cierta cantidad de huevos verdes en el campo, para posteriormente distribuirlos en las plantas experimentales de acuerdo al diseño planteado en la sección de métodos.

En el primer experimento, donde la escala considerada fue la planta, se realizó una prueba de asociación entre porcentaje de parasitismo y densidad de hospederos, que resultó no significativa ($G=10.9$, g.d.l. = 7 n.s.)^{ver fig 11}. Sin embargo, se observó una tendencia al incremento en los porcentajes de parasitismo a medida que aumentó la densidad de hospederos, alcanzando una plataforma seguida de una ligera disminución en el porcentaje de parasitismo.

El segundo experimento que se llevó a cabo sobre las hojas, reveló una asociación significativa entre densidad de hospederos y porcentaje de parasitismo ($G=9.62$, g.d.l. = 3, $p<.05$)^{ver fig 12}. El

Porc. par

Escala espacial HOJAS



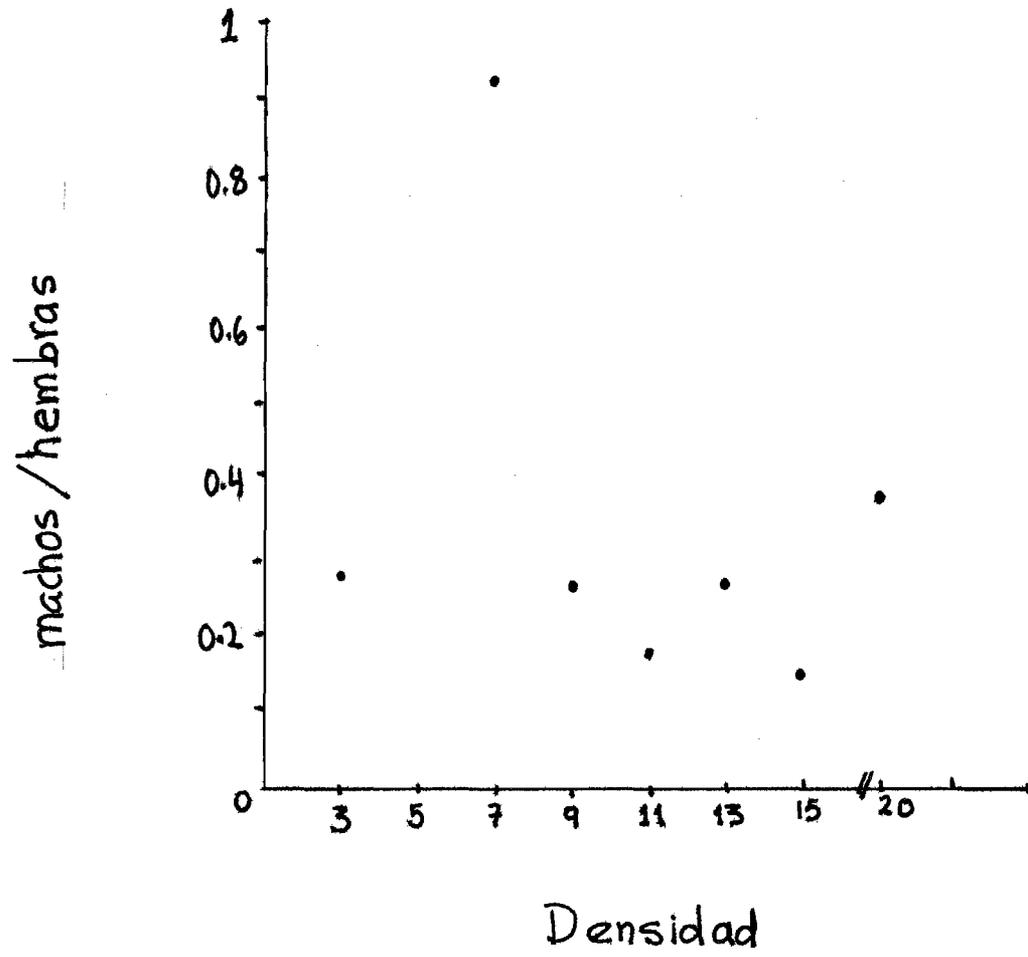


figura 9. Proporción sexual producida con respecto a la densidad del hospedero

patron que se observo es similar al observado en el experimento anterior. Sin que los datos sean concluyentes, se observa una tendencia a aumentar el porcentaje de parasitismo a bajas densidades para alcanzar despues una plataforma o incluso un decremento ligero.

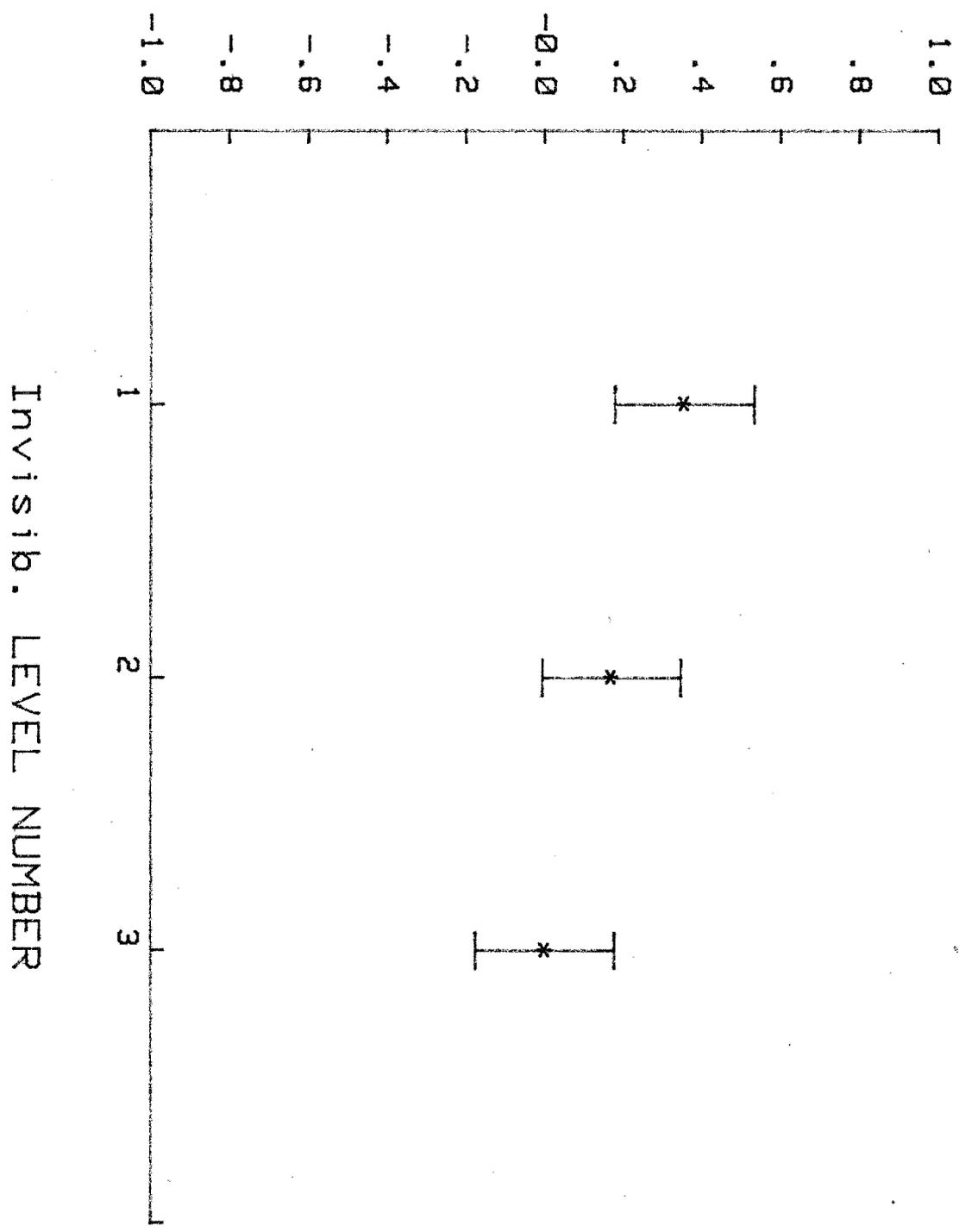
La proporcion sexual producida por hospedero con respecto a densidad de hospederos por parche, no revelo ninguna tendencia especifica (fig. 13). La proporcion sexual esta fuertemente sesgada hacia las hembras, lo cual esta de acuerdo con la literatura al respecto.

4.- Patron de parasitismo de Trichogramma pretiosum en relacion al tipo de planta.

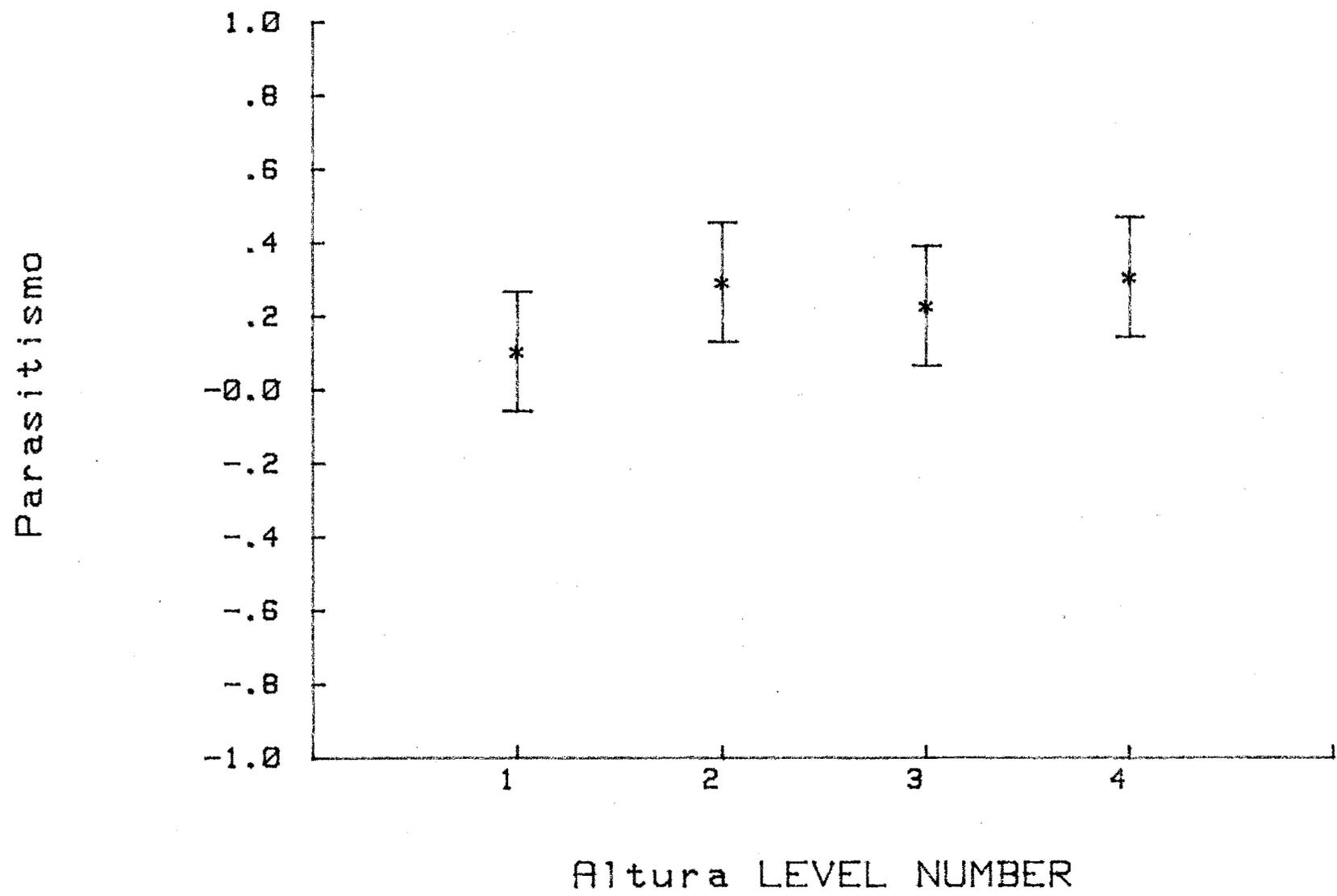
Los mecanismos mediante los cuales T. pretiosum localiza a los huevos de S. xami nos son desconocidos hasta el momento. Muchos parasitoides utilizan las mismas claves que la mariposa para encontrar a la planta hospedera (Vinson, 1976; Vinson e Iwantsch, 1980; Lawton y McNeill, 1979). Con el objeto de probar o descartar esta hipotesis, se realizo una prueba de ANOVA de dos vias (Sokal y Rohlf, 1969), para ambos anos, considerando como variable de respuesta el porcentaje de parasitismo y como tratamientos, dos características externas de la planta las cuales se ha visto estan altamente correlacionadas con la probabilidad de oviposicion de la mariposa (Soberon et al., 1986). Estas características son la altura y el grado de conspicuidad (visibilidad) de la planta. Las pruebas de ANOVA no mostraron relaciones significativas entre estas características y el porcentaje de parasitismo para ninguno de

Parasitismo

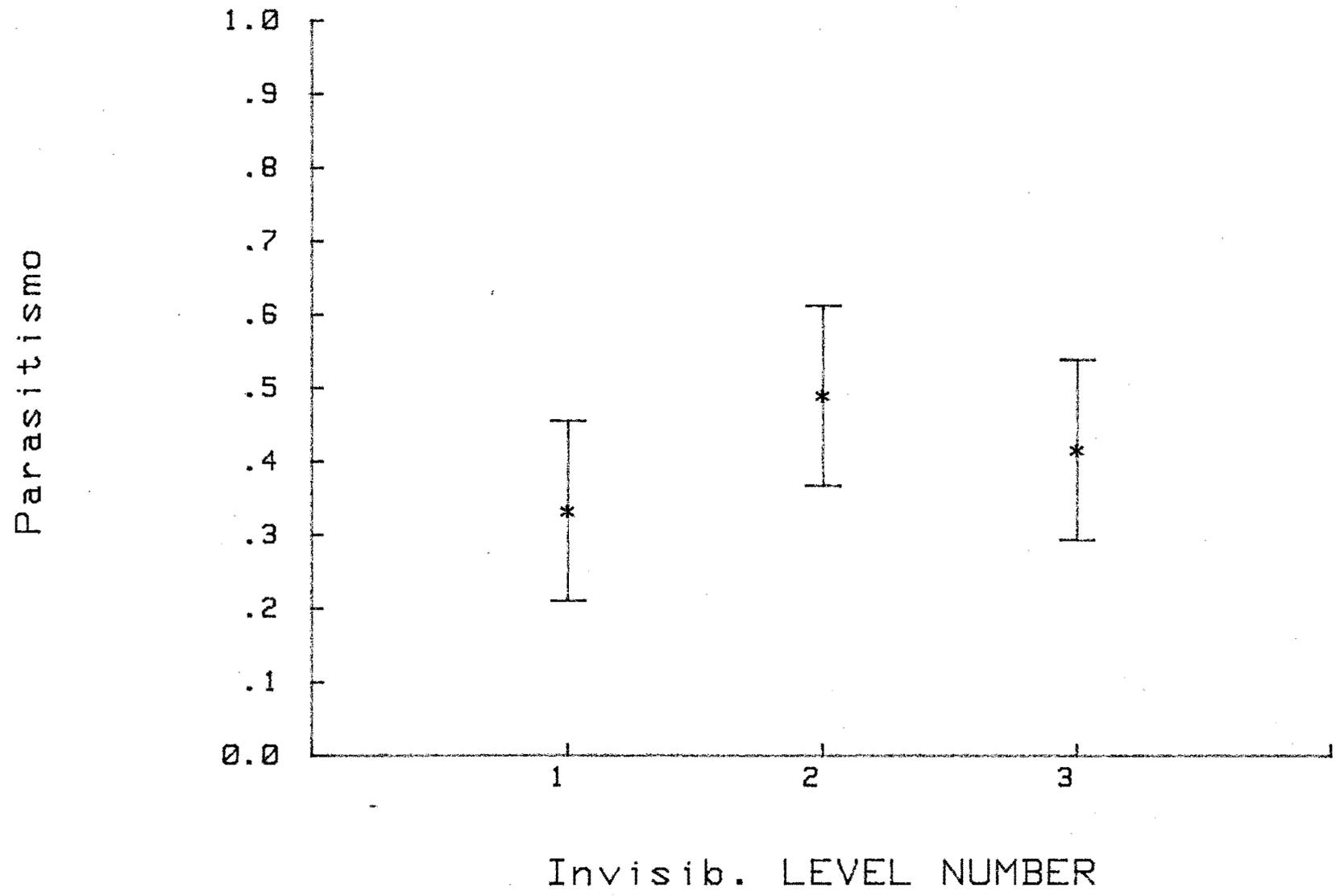
MULTIPLE COMPARISON PLOT : TUKEY'S HSD
PARASIT.US0 (1984)



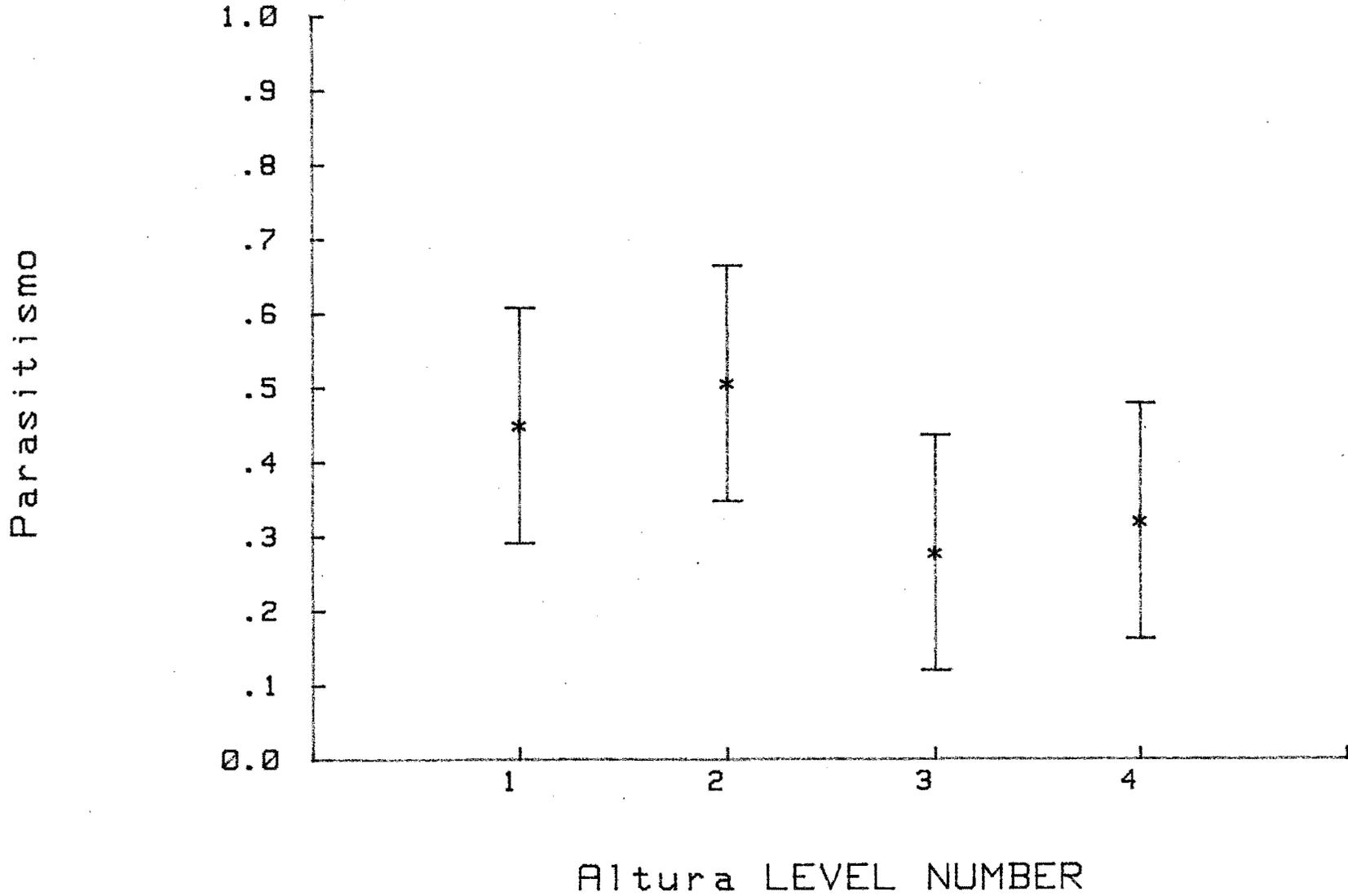
MULTIPLE COMPARISON PLOT : TUKEY'S HSD
PARASIT.USO (1984)



MULTIPLE COMPARISON PLOT : TUKEY'S HSD
ANOVA LTROD (1985)



MULTIPLE COMPARISON PLOT : TUKEY'S HSD
ANOVA LTROD (1985)



los dos años (ver tabla 3 y figuras 14 a 17).

Las plantas preferidas tienen una media de porcentaje de huevos parasitados mayor que las ^{no}preferidas (ver tabla 4.), pero la diferencia es significativa solamente al 10%.

Lo anterior no es consistente con la hipótesis de que el parasitoide utiliza las mismas claves que su hospedero para localizar la planta de alimentación.

5.- Abundancia relativa y distribución de los parasitoides.

El muestreo realizado para estimar la abundancia relativa y distribución de los parasitoides en el área de estudio, no aportó resultados satisfactorios. Se atraparon muy pocos parasitoides durante los seis meses en los que se realizó el muestreo, insuficientes como para realizar cualquier tipo de análisis estadístico.

ANOVA de porcentaje de parasitismo
en diferentes clases de plantas.

1984

Fuente de variación	g.l.	SC	CM	F	Prob. de F
Total	72	9.175			
Invisibilidad	2	.694	.347	2.777	.06988
Altura	3	.112	.037	0.299	.82616
Int	4	.279	.070		
Error	63	7.873	.125		

1985

Fuente de variación	g.l.	SC	CM	F	Prob. de F
Total	162	35.883			
Invisibilidad	2	.931	.465	2.147	.12034
Altura	3	1.061	.354	1.633	.18420
Int	6	1.285	.214		
Error	151	32.723	.217		

Prueba de t de porcentaje de parasitismo en plantas
preferidas vs no-preferidas. (1984) ✓

	\bar{X}	S	n
preferidas	.221	.173	34
no preferidas	.152	.24	79
t= 1.56, g.l.= 111		2.1	$p < .1$

DISCUSION.

En el mundo real los ambientes son heterogéneos. Los factores que afectan el comportamiento, el estado fisiológico y la adecuación de los organismos exhiben variaciones a muchas escalas en tiempo y en espacio. Los patrones de estas variaciones producen un ambiente heterogéneo que ejerce influencias en la distribución de los organismos, sus adaptaciones y sus interacciones (Wiens, 1976). Como resultado de esta heterogeneidad temporal y espacial, encontramos que en las interacciones depredador-presa o parasitoide-hospedero, algunos hospederos (presas), serán más vulnerables al parasitismo que otros (May y Hassell, 1981; Hassell, 1982). Es decir, no todas las presas u hospederos son igualmente atractivos y susceptibles.

En el caso particular de S. xami esta susceptibilidad diferencial se manifiesta de distintas maneras; en primer lugar, los huevos son susceptibles de ser parasitados solo durante los tres primeros días de vida, esta observación se encuentra bien documentada en la literatura (Takahashi, 1968; Collins y Grafius, 1986), y se ha confirmado mediante observaciones en el laboratorio para el caso particular de S. xami y T. pretiosum. Así mismo, se sabe que las tricogramas marcan a los huevos una vez que han ovipositado sobre ellos (Waage, 1979; Askew, 1971; Vinson, 1984), evitando así el superparasitismo y como resultado un huevo parasitado no es susceptible de ser parasitado por otra hembra. Otras dos características que influyen en que la susceptibilidad y la disponibilidad de los hospederos pueda ser

diferentes, es la escala y la distribución espacial de los hospederos sobre la planta de alimentación. Estas características, son muy probablemente las responsables de los patrones de parasitismo observados. En primer lugar, discutiré el efecto de la escala espacial sobre estos patrones y posteriormente, el efecto de los demás factores.

Como se sabe, los patrones de distribución del hospedero varían con la escala de medición (Southwood, 1978). Para herbívoros esta escala puede abarcar hojas individuales o partes de la hoja, toda la planta o toda la población de plantas. Los parasitoides pueden responder de diferentes maneras a las variaciones en la densidad de los hospederos que ocurren a estas diferentes escalas (Hassell y May 1973; Wiens, 1976; Hassell y Southwood, 1978; Stiling y Strong, 1982).

Este problema de escala parece presentarse en el análisis de los datos para S. xami. Al analizar los datos para toda el área de estudio, no se observó ningún patrón claro en cuanto al porcentaje de hospederos parasitados con respecto a la densidad. Esto resulta lógico, si asumimos que la escala de forrajeo del parasitoide no es toda el área de estudio. El parche de forrajeo, debe definirse en función del organismo del que se investiga. Hassell y Southwood (1978) y Waage (1979) definen a un parche como la región espacial que contiene el estímulo que genera la respuesta de búsqueda en el forrajero. Al definir la escala de forrajeo para T. pretiosum o para cualquier parasitoide en general, se deben considerar factores como: el tamaño del organismo, abundancia relativa y distribución espacial de los

hospederos, abundancia del parasitoide (de hembras parasitoides), accesibilidad al hospedero y a la planta de alimentacion de estos y cualquier otra característica que influya en la conducta de búsqueda del parasitoide. Sin realizar estudios ad hoc de conducta en el campo, es imposible conocer cuales son y cual es la importancia de estos factores. Es posible, sin embargo, inferir algo sobre ellos de forma indirecta, al analizar los datos de parasitismo en el campo por planta, y los datos de los experimentos en donde las escalas consideradas son toda la planta y la hoja. Se observo una tendencia al incremento en el porcentaje de parasitismo con respecto a la densidad de hospederos para todos los casos. Sin embargo, en el caso de los experimentos de denso-dependencia al realizar el analisis estadístico, la relacion de denso-dependencia solo resulto significativa para el experimento realizado sobre hojas.

Aunque los patrones de oviposición del hospedero se afectan por el tipo de planta (alta, visible, aislada), este no es el caso para el patron de distribución del porcentaje de parasitismo, el cual no esta relacionado con las alturas ni la visibilidad de la planta. Para investigar en el campo los factores que afectan las probabilidades de que una planta sea visitada por Trichogramma se requiere realizar estudios de gran dificultad, dado que el tamaño de las avispas dificulta mucho su captura y su observación: pese a que alrededor de un 40% de los huevos de Sandia son parasitados en el área de estudio, una sola vez, en tres años, se ha observado a una avispa atacando a un huevo.

Dado que los huevos de S. xami presentan una distribución espacial agregada en el campo, y que los datos del presente trabajo sugieren una mortalidad densodependiente debida a la acción de los parasitoides, esperaríamos que en el campo las áreas de baja densidad representaran "refugios" para el hospedero, y las áreas de alta (o mediana) densidad sitios de mayor riesgo, en donde los hospederos estarían sujetos a altas mortalidades. Desde este punto de vista, el individuo promedio en un parche de alta densidad, debería experimentar una mayor probabilidad de parasitismo que el individuo promedio en parches de baja densidad. La generalidad de esta suposición ha sido cuestionada (Royama, 1971; Oaten, 1977; Morrison y Strong, 1980).

Los datos del presente trabajo indican, tanto para los casos de parasitismo en el campo, como para los dos experimentos de denso-dependencia, resultados muy similares. Hay un incremento rápido con los aumentos iniciales en la densidad de hospederos, un incremento más lento a densidades más altas alcanzando una plataforma, y después una disminución en el porcentaje de parasitismo. En muchos casos de parasitismo de insectos, la curva de respuesta funcional alcanza una plataforma impuesta por la saciación, la reducción en el suministro de huevos o la reducción en el tiempo asignado a la búsqueda. Holling (1959, 1966), Hassell (1966), y Watt (1969), construyeron una curva de respuesta funcional que se incrementa con la densidad de la presa pero gradualmente alcanza una plataforma asumiendo que la tasa de depredación (parasitismo), por unidad de tiempo es limitada.

Existen algunos trabajos que muestran una correlacion espacial positiva entre densidad de hospederos y parasitismo, y apoyan por lo tanto, lo observado en la primera parte de la curva. Hassell (1966), mostro que el parasitismo de la larva de Operophtera brumata (L) por Cyzenis albicans (Fall.), aumenta con la densidad de hospederos. McClure (1977), encontro relaciones denso-dependientes entre la densidad de Fiorinia externa Ferris (Diaspididae) y el parasitismo por Aspidiotiphagus citrinus (Craw.) (Eulophidae). Hassell (1970), encontro respuestas denso-dependientes en el laboratorio para Nemeritis canescens (Ichneumonidae) que parasita a Ephastia cautella. Estas respuestas resultaron de la agregacion de parasitoides en regiones de alta densidad de hospederos. Asi mismo, Stamp (1982), mostro que el parasitismo sobre Euphydras phaeton por Apanteles euphydryidis es denso-dependiente. Seyedoleslami y Croft (1980), encontraron que el parasitismo en huevos del homoptero Typhlocyba pomaria McAtee, por un mimarido, Anagrus epos Girault, se incrementaba con la densidad de huevos. El experimento lo realizaron en y entre arboles, encontrando que la distribucion de los huevos parasitados resulto ser muy similar a la distribucion espacial de los huevos, por lo que concluyen que la conducta de busqueda del parasitoide se encuentra bien adaptada al sitio de oviposicion preferido por el hospedero. Todos estos ejemplos son consistentes con lo esperado teoricamente segun los modelos de forrajeo optimo, que en general producen patrones de parasitismo denso-dependientes (Cook y Hubbard, 1977; Hubbard y Cook, 1978).

Sin embargo, al revisar la literatura, se encuentra que en la mayoría de las situaciones de campo, las relaciones de denso-dependencia positiva o directa no son tan abundantes como se esperaría. La frecuencia de denso-dependencia en el campo ha sido cuestionada, y algunas veces estas relaciones a pesar de estar presentes como tendencias, no se pueden probar estadísticamente como relaciones densodependientes (Dempster, 1983; Strong et al., 1984), lo cual concuerda con los resultados presentados aquí.

El problema con muchos modelos de forrajeo óptimo, es que asumen que las hembras parasitoides tienen un conocimiento perfecto de las densidades de los hospederos en los diferentes parches (Hubbard y Cook, 1978; Cook y Hubbard, 1977), y por consiguiente que existe una asignación óptima de esfuerzo de búsqueda del depredador que maximiza la tasa total de encuentros entre depredadores y presas (Comins y Hassell, (, 1979). Sin embargo, una conducta de respuesta agregada podría estar limitada por ciertas características del sistema parasitoide-hospedero. Por ejemplo: decremento en la vulnerabilidad a medida que aumenta el tamaño del parche (Brown y Cameron, 1979), producción limitada de huevos y de capacidad de almacenamiento de estos por parte del parasitoide (Morrison y Strong, 1980; Vinson, 1984), frecuentes reencuentros con hospederos parasitados dentro del parche (Cook y Hubbard, 1977; Morrison y Strong, 1981), interferencia con otros parasitoides (Hassell, 1970; Morrison y Strong, 1981; Waage y Godfray, 1985), y valor nutricional menor en hospederos de parches más grandes (Griffiths, 1969).

Lewis y Norlund (1980) y Morrison y Strong (1981), analizaron la utilizacion de los hospederos distribuidos en parches pequenos y encontrando patrones de parasitismo inconsistentes con los que se esperaria de un forrajeo con una conducta de respuesta agregada. Otros autores (Morrison y Strong, 1980; Van der Meijden, 1980; Morrison et al., 1980 y Clark et al., 1967), reportan casos en donde el parasitismo permanece constante o varia independientemente de la densidad de hospederos. Brown y Cameron (1979), demuestran una correlacion negativa entre porcentaje de parasitismo y el numero de huevos de Limantria dispar. Hirose et al., (1976), reportan resultados similares para Papilio xuthus L. atacada por Trichogramma papilionis Nagarkatty en un experimento de campo. Hassell et al., (1985), encontraron relaciones denso-independientes entre el porcentaje de parasitismo y densidad de hospederos por parche para dos especies de parasitoides Anisopteromalus calandrae (Howard) y Heterospilus prosopidus que atacan a un bruquido, Callosobruchus chinensis. Estos autores afirman que tanto los patrones espaciales de parasitismo denso-dependientes como denso-independientes pueden ser explicados en terminos de asignacion de diferentes tiempos de busqueda en parches de diferente densidad de hospederos y en terminos de la tasa maxima de ataque por parasitoide que limita el grado de la explotacion de hospederos dentro de un parche. Lessels (1985), lista 39 casos de parasitismo; 17 de los cuales son denso-dependientes, 16 muestran relaciones inversas, 2 mostraron relaciones en forma de domo y 14 no mostraron ninguna relacion.

La ausencia de denso-dependencia en la naturaleza no es tan paradójica, si uno asume que los parasitoides no reaccionan necesariamente de manera óptima y que están sujetos aun ambiente cambiante y lleno de influencias externas. Algunos de los modelos que incluyen interferencia entre parasitoides (Hassell y Varley, 1969; Rogers y Hassell, 1974; Beddington, 1975), atribuyen que esta es en parte la responsable de producir relaciones denso-independientes. La interferencia es una función entre adultos parasitoides y/o entre encuentros de adultos y hospederos parasitados (Hassell, 1970). En el caso de Nemeritis estudiado por Hassel, los adultos tienden a permanecer mas tiempo en áreas que contienen hospederos no parasitados. La interferencia causa que los parasitoides se dispersen cuando una gran proporción de los hospederos ya está parasitada. Sin embargo Lessels (1985), muestra que la adición de interferencia entre parasitoides es insuficiente como para producir parasitismo inversamente denso-dependiente, sugiriendo que dicho patrón de parasitismo debe producirse, o bien porque las hembras que están buscando hospederos no tienen la información perfecta de la calidad del parche, o bien por limitaciones en la disponibilidad de huevos o de tiempo en un solo parche.

Morrison y Strong (1981), discuten los factores que pueden llevar al parasitismo inversamente denso-dependiente y/o denso-independiente. Sugieren que los costos en energía y tiempo de búsqueda en una hoja encontrada, deben compensarse con los beneficios de dicha búsqueda. Cuando se explota una hoja con alta

densidad de hospederos, la tasa de encuentros con hospederos no parasitados puede decrecer, mientras que la tasa de encuentros con hospederos ya parasitados puede incrementar, causando que el parasitoide abandone la hoja antes de que una gran proporción de los huevos disponibles sea atacada.

Morrison et al. (1980), muestran resultados mixtos para H. zea y sugieren que la agregación de los huevos permite evadir el parasitismo cuando las densidades de huevos son muy altas, pero se vuelven neutrales y aun ligeramente negativas conforme la densidad de poblaciones decrece. Por otro lado, Hassell (1982) y Lessels (1985), sugieren que el tiempo de manejo, es decir, el tiempo asignado a otras actividades que no son de búsqueda (Hassell, 1970), puede limitar la eficiencia de los parasitoides en parches de altas densidades, al grado de que el parasitismo se vuelva inversamente densodependiente.

Algunas de las hipótesis que se han planteado para explicar patrones de parasitismo mixtos, es decir, con denso-dependencia en un rango de densidades de hospederos y denso-independencia en otro rango, pueden explicar los patrones de parasitismo observados para Sandia xami. Los parasitoides responden con una conducta de respuesta agregada ante la densidad de hospederos parasitando a una tasa mayor aquellos parches que contienen mayor densidad, pero a medida que las densidades de hospederos son más altas, después de un tiempo determinado, los parasitoides abandonan el parche, obteniendo como resultado una relación denso-independiente o inversamente denso-dependiente. Esto

ultimo, puede deberse a la accion de uno de estos dos procesos, o a la combinacion de ambos: aumento en la frecuencia de encuentros con hospederos ya parasitados e interferencia entre parasitoides. La hipotesis de que existe un limite en la cantidad de huevos que puede producir el parasitoide, podria tambien crear este tipo de curva, sin embargo no estamos observando el patron de forrajeo de una sola hembra parasitoide, sino de toda la poblacion de parasitoides, y la densidad de huevos de la mariposa no es muy alta por lo que resulta dificil pensar que este sea el caso para el parasitismo en S. xami. Para poder probar estas hipotesis, se requiere de estudios mas detallados acerca de la conducta de forrajeo de los parasitoides en condiciones naturales. Sin embargo, trabajar con parasitoides en el campo es muy dificil, debido a su tamano tan pequeno. La mayoria de los estudios de interaccion parasitoide-hospedero, se realizan de manera indirecta, es decir, los patrones de parasitismo se estudian por medio del resultado del comportamiento de busqueda, por la distribucion espacial de los hospederos parasitados y por las variaciones en la intensidad del parasitismo. Un problema que surge como resultado de esta forma de estudio, es que en el campo, generalmente no es posible determinar si un parche de hospederos ha evitado el parasitismo porque el parche no ha sido encontrado por el parasitoide, o porque a pesar de haber sido encontrado, ninguno de los hospederos fue parasitado. A pesar de que este problema ha sido senalado en la literatura (Chesson 1982; Van Driesche, 1983; Morrison y Lewis, 1984), a la fecha no existen trabajos de campo que resuelvan este problema.

No hay que olvidar que la distribución de los parasitoides en busca de hospederos por si misma, no tiene impacto directo sobre la dinamica poblacional del hospedero (Hassel, 1968). Es el patron resultante del parasitismo el factor mas importante en este impacto, y este no es mas que el tipo de relacion que se observa al analizar los datos (denso-dependiente o denso-independiente).

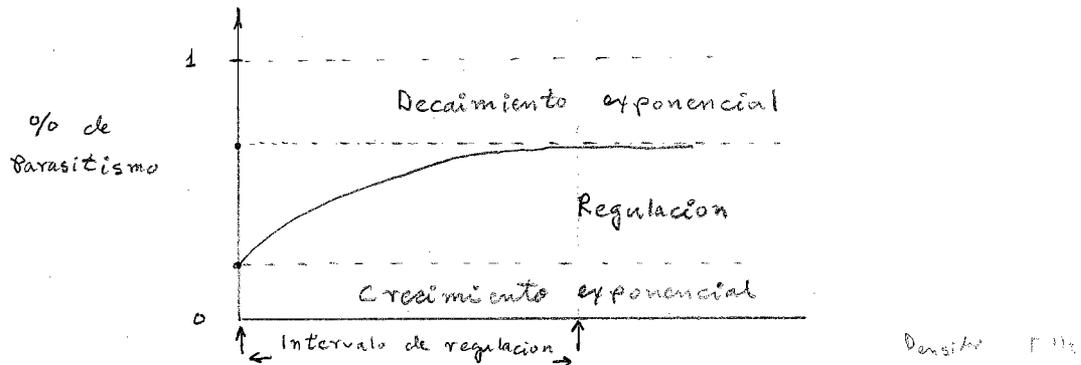
El papel dinamico de los parasitoides en interacciones naturales parasitoide - hospedero, se ha dividido en dos componentes (Hassell y Waage, 1984):

- a) el grado de depresion en la densidad poblacional del hospedero causado por el nivel observado de parasitismo, y
- b) el grado de estabilidad conferido en la interaccion a largo plazo.

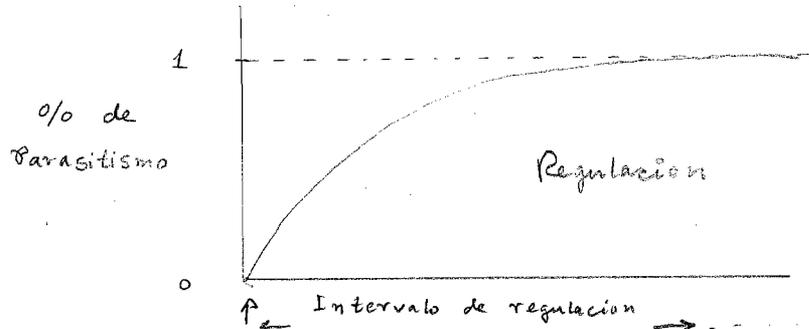
Para que exista una depresion regulada en la poblacion de hospederos, tiene que haber algun tipo de mortalidad denso-dependiente. Bajo esta suposicion, en los patrones de parasitismo para S. xami habria regulacion solo en una parte de la curva, de tal forma que los parasitoides son muy eficientes a bajas y medianas densidades y poco eficientes a altas densidades. S. xami es una especie rara, por lo que a pesar de que la distribucion espacial de los huevos es agregada, no es muy comun encontrar plantas con densidades muy altas de huevos, salvo en casos aislados, lo cual sugiere, que el parasitismo, como un factor de mortalidad denso-dependiente, es

un factor potencial de regulador de la poblacion del herbivoro.

Los datos presentados en el trabajo sugieren que la mortalidad porcentual de huevos debida a la accion de los parasitoides seria de la forma de la figura siguiente:



En contraste, todos los modelos de crecimiento poblacional regulado por la accion densodependiente de enemigos naturales no acoplados presuponen formas como las siguientes:



Un modelo con regulacion del estilo de la de la figura (a) permite la posibilidad de "explosiones" de crecimiento no regulado si la poblacion, por cualquier causa, traspasa el umbral de regulacion. Sin embargo, los tres anos de datos de oviposicion sobre Echeveria con los que se cuenta ahora indican un promedio de huevos/planta bastante constante. Nunca en estos tres anos hemos sido testigos de una "explosion" de S. xami Esto puede indicar o bien que la regulacion de la mariposa no es del tipo

sugerido arriba, o bien que la poblacion se encuentra por debajo del umbral de una explosion. Para decidir entre estas dos hipotesis se requieren mas experimentos de denso-dependencia y mas informacion general de tabla de vida de la mariposa.

En cuanto al grado de estabilidad conferido en la interaccion, se ha sugerido que la estabilidad de la interaccion parasitoide - hospedero, puede presentarse independientemente de que la denso-dependencia sea positiva o negativa (Hassell, et al., 1985). Uno de los mecanismos que contribuyen a la estabilidad poblacional, es la desigualdad espacial en la distribucion de ataques sobre el hospedero (Hassell, 1982). Debido a que algunos hospederos son menos susceptibles por su localizacion espacial, se crea un efecto de "refugio parcial" (Hassell, 1978), en donde las areas de baja densidad de hospederos estan parcialmente protegidas contra el ataque de parasitoides. Beddington et al. (1978), enfatizaron que se requiere alta eficiencia de busqueda y conducta de agregacion del parasitoide para que un agente de control biologico sea eficiente. La alta eficiencia de busqueda, aumenta la depresion del equilibrio poblacional del hospedero y la busqueda no aleatoria o conducta de respuesta agregada del parasitoide, es el medio mas probable de asegurar que ese equilibrio sea estable.

?En que grado la mortalidad por parasitismo ha sido una fuerza selectiva de los patrones de oviposicion de la mariposa? Diferentes estudios han mostrado que cuando varias especies o

clases de plantas hospederas son iguales en cuanto a su calidad intrinseca para el crecimiento del herbivoro, pero algun enemigo natural se asocia diferencialmente a alguna especie o tipo de planta y causa mortalidades mas altas, se puede establecer una presion selectiva en contra de que este tipo se incluya a en el rango de plantas de alimentacion del herbivoro. Eickwort (1977), postulo que la alta depredacion sobre los individuos de Labidomera clivicollis que utilizaban Asclepias syriacea pudo haber seleccionado a Labidomera hasta preferir ovipositar sobre Asclepias incarnata. El rango de hospederos para dos mariposas del genero Heliconius, puede explicarse por el parasitismo tan alto y la depredacion por hormigas en otras especies de plantas hospederas que se sabe son de igual calidad para el crecimiento de la larva (Smiley, 1978).

El trabajo de Soberon et al (enviado) indica que S. xami tiene preferencias sobre ciertos tipos de Echeveria (aisladas, altas, visibles). Por otra parte, los datos presentados en este trabajo sugieren que las tricogramas no responden a los mismos estímulos, y por lo tanto no parecerian constituir una presion selectiva para usar ciertas plantas con preferencia a otras. Si acaso la excepcion serian las plantas preferidas, las cuales sufren un porcentaje de parasitismo ligeramente mayor (aunque significativo solo al 10%). Estos resultados apoyan la hipotesis previa propuesta por Soberon et al de que el patron de oviposicion de S. xami es una consecuencia de la apariencia de las plantas, y no de su calidad, lato sensu.

CONCLUSIONES

- a) Las fluctuaciones en los numeros de huevos parasitados a lo largo del tiempo coinciden bastante bien con las de los huevos ovipositados, sugiriendo que las avispas estan activas todo el ano.
- b) Las preferencias por los distintos tipos de plantas de alimentacion parecen no coincidir entre S. xami y su parasitoide.
- c) La escala espacial de busqueda de las avispas parece ser la planta o la hoja, y no areas espaciales mas grandes.
- d) Existe una sugerencia consistente de parasitismo denso-dependiente, por lo menos en un rango de densidades de huevos/planta y huevos/hoja.
- e) Tal patron de mortalidad denso-dependiente es capaz de regular a la poblacion del hospedero a las densidades a las que se le encuentra en el campo.

LITERATURA CITADA.

Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. (1954). The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.

Askew, R.R. (1971). Parasitic Insects. American Elsevier, New York. 316pp.

Baltensweiler, W.; G. Benz; P. Bovey; y V. Delucchi. (1977). Dynamics of larch bud moth populations. Annual Review of Entomology.22:79-100.

Beddington, J.R. (1975). Mutual Interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. Journal of Animal Ecology.44:331-340.

Beddington, J.R.; C.A. Free; y J.H. Lawton. (1978). Modelling biological control: on the characteristics of natural enemies. Nature.273:513-519.

Beutelspacher, C.R. (1980). Mariposas diurnas del Valle de Mexico. Ediciones Cientificas. L.P.M.M.

Borror, D.J.; D.M. De Long; C.A. Triplehorn. (1981). An Introduction to the Study of Insect. Saunders College Publishing.

Brown, M.W. y E. A. Cameron. (1979). Effects of dispersal and egg mass size on parasitism by the gypsy moth egg parasite, *Dacnycyrtus kuwanci*. Environmental Entomology.8:77-80.

Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. Theoretical Population Biology.9:129-136.

Chesson, J. (1982). Estimation and analysis of parasitoid search and attack parameters from field data. Environmental Entomology. 11: 531-537.

Clark, L.R.; P.W. Geierl R.D. Hughes; y R.F. Morris. (1967). The Ecology of Insect Populations in Theory and Practice. Chapman and Hall, London.

Collins, R.D.; y E. Graphius. (1986). Impact of the egg parasitoid *Anaphes sordidatus* (Hymenoptera: Mymaridae) on the carrot weevil (Coleoptera: Curculionidae). Environmental Entomology. 15: 469-475.

Comins, H.N.; y M.P. Hassell. (1979). The dynamics of optimally foraging predators and parasitoids. Journal of Animal Ecology. 46: 115-125.

Cook, R.M. y S.F. Hubbard. (1977). Adaptive searching strategies in insect parasites. Journal of Animal Ecology.46:115-125.

Cordero, C. (1986). Tesis de Licenciatura. Facultad de

Ciencias. UNAM.

Courtney, S.P.; y S. Courtney. (1982). The 'edge effect' in butterfly oviposition: causality in *Antiocharis cardamines* and related species. *Ecological Entomology*. 7(2): 131-137.

Dempster, J.P. (1983). The natural control of populations of butterflies and moths. *Biological Reviews*. 58: 461-481.

Dirzo, R. (1984). Herbivory: a phytocentric overview. pags. 141-165 en: R. Dirzo y J. Sarukhan, eds. *Perspectives in Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass.

DeBach, P. (1974). *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press, London.

Doutt, R.L.; y G. Viggiani. (1968). The Classification of Trichogrammatidae. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 35:477-586.

Ehrlich, P.R.; y L.C. Birch. (1967). The "balance of nature" and "population control". *American Naturalist*. 101: 97-107.

Ehrlich, P.R.; y L.E. Gilbert. (1973). Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica*. 5: 69-82.

Eickwort, K.R. (1977). Population dynamics of a relatively rare species of milkweed beetle (*Labidomera*). *Ecology*. 58: 527-538.

Feeny, P. (1968). Effect of leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology*. 14: 805-817.

Garcia, E. (1964). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, UNAM.

Griffiths, K.J.; y C.S. Holling. (1969). A competition submodel for parasites and predators. *Canadian Entomologist*. 101: 785-718.

Hairston, N.G.; F.E. Smith; y L.B. Slobodkin. (1960). Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *American Naturalist*. 101: 109-124.

Hassell, M.P. (1966) Evaluation of predators and insect parasites and its effects in stability. *Journal of animal ecology*. 35: 65-75

----- (1968). The behavioural response of a tachinid fly (*Cyzenis albicans* (Fall.)) to its host, the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)). *Journal of Animal Ecology*.

----- (1970). Parasite behaviour as a factor

contributing to the stability of insect host-parasite interactions. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics of Numbers in Populations (Osterbeck) 366- 379.

_____ (1978). The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton University Press, Princeton, N.J. U.S.A.

_____ (1982). Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. Ecological Entomology. 7: 365-377.

_____ (1985). Insect natural enemies as regulatory factors. Journal of animal Ecology. 54: 323- 334.

Hassell, M.P. y G.C. Varley. (1969). New inductive population model for insect parasitoids and its bearing in biological control nature. 223 : 1133-1137.

Hassell, M.P. y R.M. May (1973). Stability in insect host-parasite models. Journal of animal Ecology. 43: 567-94.

_____ (1974). Aggregation in predators and insect parasites and its effects on stability. Journal of animal Ecology. 43: 567-594.

Hassell M.P.; y T.R.E. Southwood. (1978). Foraging strategies of insect. Annual Review of Ecology and Systematics. 9:75-98.

Hassell, M.P.; y J.K. Waage. (1984). Host-Parasitoid population interactions. Annual Review of Entomology. 29: 89-114.

Hassell, M.P.; C.M. Lessels; y G.C. McGavin. (1985). Inverse density dependent parasitism in a patchy environment: a laboratory system. Ecological Entomology. 10: 393-402.

Hirose, Y.; H. Kimoto; y K. Hiehata. (1976). The effect of host aggregation on parasitism by *Trichogramma papilionis* Nagarkatti (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasite of *Papilio xuthus* Linne (Lepidoptera: Papilionidae). Applied Entomology and Zoology. 11: 116-125.

Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Canadian Entomologist. 91:293-320.

_____ (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can. 48:1-86.

Hopper, K.R.; y E.G. King. (1986). Lineal Functional Response of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) to variation in *Heliothis* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) density in the field.

Hough, J.A.; y D. Pimentel. (1978). Influences of host foliage on development, survival and fecundity of the gypsy moth. Environmental Entomology. 7: 97-102.

Hubbard, S.F.; y R.M. Cook. (1978). Optimal foraging by parasitoid wasps. *Journal of Animal Ecology*. 47: 593-604.

Huffaker, C.B.; y P.S. Messenger. (1976). *Theory and practice of biological control*. Academic Press, Inc. New York. 788pp.

Krebs, J.R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (Ed. por J.R. Krebs y N.B. Davies), pp.23-63. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Lambert, H.L.; y R.T. Franklin. (1967). Tanglefoot traps for detection of the Balsam Woolly Aphid. *Journal of Economic Entomology*. 66: 1279-1280.

Lawton, J.H.; y S. McNeil,,. (1970). Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. *Symp. Brit. Ecol. Soc.*, 20: 223-244.

Lawton, J.H.; y D.R. Strong. (1981). Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*. 118: 317-338.

Lewis, W.J.; R.L. Jones; H.R. Gross; y D.A. Nordlund. (1976). The role of kairomones and other chemicals in host-finding by parasitic insects. *Behavioural Biology*. 16: 267-289.

Lessels, C.M. (1985). Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent? *Journal of Animal Ecology*. 54: 27-41.

Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Baltimore.

May, R.M. (1978). Host-Parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology*. 47: 833-843.

May, R.M.; y M.P. Hassell. (1981). The dynamics of multiparasitoid-host interactions. *American Naturalist*. 117: 234-261.

McClure, M.S. (1977). Parasitism on the scale insect, *Fiorinia externa* (Homoptera:Diaspididae) by *Aspidiotirphagus citrinus* (Hymenoptera:Eulophidae) in a hemlock forest : density-dependence. *Environmental Entomology*. 49: 793-805.

----- (1979). Self-regulation in populations of the elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera:Diaspididae). *Oecologia*. 39: 25-36.

Morrison, G.; y W.J. Lewis. (1984). Inferring parasitoid searching behaviour from host mortality data: a note of caution. *Environmental Entomology*. 13: 7-14.

Morrison, G.; W.J. Lewis.; y D.A. Nordlund. (1980). Spatial

differences in *Heliothis zea* egg density and the intensity of parasitism by *Trichogramma* spp.: an experimental analysis. *Environmental Entomology*. 9: 79-85.

Morrison, G.; y D.R. Strong. (1980). Spatial variations in host density and the intensity of parasitism: some empirical examples. *Environmental Entomology*. 9: 149-152.

----- (1981). Spatial variations in egg density and the intensity of parasitism in a neotropical chrysomelid (*Cephaloleia consanguinea*). *Ecological Entomology*. 6: 55-61.

Murdoch, W.W. (1966). Community structure, population control and competition - a critique. *American Naturalist*. 100: 219-226.

Nagarkatty, S.; y H. Nagaraja. (1977). Biosystematics of *Trichogramma* and *Trichogrammatoidea* species. *Annual Review of Entomology*. 22: 157-176.

Nicholson, A.J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*. 2: 9-65.

----- (1958). Dynamics of insect populations. *Annual Review of Entomology*. 3: 107-136.

Nicholson, A.J.; y V.A. Barley. (1935). The balance of animal populations. Part I. *Proc. Zool. Soc. London*. 551-598.

Oaten, A. (1977). Transit-time and density-dependent predation on patchily distributed prey. *American Naturalist*. 111: 1061-1075.

Price, P.W.; C.E. Bouton; P. Gross; B.A. McPherson; J.N. Thompson; y A.E. Weis. (1980). Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 41-65.

Pyle, R.M. (1981). *The Audubon Society Field Guide to North American Butterflies*. Knopf.

Pyke, G.L.; R.H. Pulliam; y E.L. Charnov. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*. 25: 137-154.

Raupp, M.J. y R.F. Denno. (1983). Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. pp. 91-124 en: *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. R.F. Denno y M.S. McClure, eds. Academic, New York.

Rausher, M.D. (1979). Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology*. 60(3): 503-511.

----- (1981). Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: the roles of predation, nutrition and plant chemistry. *Ecological Monographs*. 51: 1-20.

Rhoades, D.F. (1983). Herbivore population dynamics and plant chemistry. pp. 115-220. en: *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. R.F. Denno y M.S. McClure, eds. Academic Press, New York.

Rhoades, D.F. y R. Cates. (1976). Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry*. 10: 168-213.

Rogers, D.J.; y M.P. Hassell. (1974). General models for insect parasite and predator searching behaviour: inference. *Journal of Animal Ecology*. 43: 239-253.

Royama, T. (1971). A comparative study of models of predation and parasitism. *Research in Population Ecology*. (Suppl. 1): 1-91.

Rzedowski, J. (1954). Vegetacion del Pedregal de San Angel. (D.F. Mexico) > *Anales de la Escuela de Ciencias Biologicas I.P.N.* 8: 59-129.

Schultz, J.C. (1983). Impact of variable plant defensive chemistry on susceptibility of insects to natural enemies. pp. 37-55. en: *Plant Resistance to Insects*. P. Hedin, ed. American Chemistry Society of Washington.

Slobodkin, L.B.; F.E. Smith; y N.G. Hairston. (1967). Regulation in theoretical ecosystems, and the implied balance of nature. *American Naturalist*. 101: 109-124.

Smiley, J. (1978). Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence for *Heliconius* and *Passiflora*. *Science*. 201: 745-747.

Syedoleslami, H. y B.A. Croft. (1980). Spatial distribution of over-wintering eggs of the white apple leafhopper, *Typhlocyba pomaria*, and parasitism by *Anagrus epos*. *Environmental Entomology*. 9: 624-628.

Smith, H. (1935). The role of biotic factors in the determination of population densities. *Journal of Economic Entomology*. 28: 873-898.

Soberon, J. (1986). The relationship between use and suitability of resources and its consequences to insect population size. *American Naturalist*. 127: 338-357.

Soberon, J.; C. Cordero; B. Benrey; P. Parlange; C. Garcia-Saez; y G. Berges. (1986). Patterns of oviposition of *Sandia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to its food plant apparency. Enviado a: *Ecological Entomology*.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. (1969). *Biometry*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.

Southwood, T.R.E. (1978). *Ecological Methods*. Chapman and Hall. New York, 524 pp.

Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*. 18: 1-35.

Stamp, N. (1982). Searching behaviour of parasitoid for web-making caterpillars: a test of optimal searching theory. *Journal of Animal Ecology*. 52: 387-395.

Stiling, P.D. (1980). Competition and coexistence among Eupteryx leafhoppers (Hemiptera: Cicadellidae) occurring on stinging nettles (*Urtica dioica* L.). *Journal of Animal Ecology*. 49: 793-805.

Stiling, P.D.; y D.R. Strong. (1982). Egg density and the intensity of parasitism in *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Ecology*. 63: 1630-1635.

Strong, D.R.; J.H. Lawton; y T.R.E. Southwood. (1984). *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Harvard University Press.

Stubbs, S.M. (1977). Density-dependence in the life cycles of animals and its importance in k and r strategies. *Journal of Animal Ecology*. 46: 677-688.

Takahashi, F. (1968). Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation. *Research in Population Ecology*. X: 54-68.

Van der Meijden, E. (1980). Can hosts escape from parasitoids? the effects of food shortage on the Braconid parasitoid *Apanteles popularis* and its host *Tyria jacobaeae*. *Netherlands Journal of Zoology*. 30: 382-391.

Van Driesche, R.G. (1983). Meaning of "percent parasitism" in studies of insect parasitoids. *Environmental Entomology*. 12: 1611-1622.

Vinson, S.B. (1976). Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*. 21: 109-133.

----- (1984). Parasitoid-Host Relationships. en: *Chemical Ecology of Insects*. W.J. Bell y R.T. Cardé eds. Sinauer Associates, Inc. 205-222pp.

Vinson, S.B.; y G.F. Iwantsch. (1980). Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*. 25: 397-419.

Waage, J.K. (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*.

48: 353-371.

Waage, J.K.; y N. Sook Ming. (1984). The reproductive strategy of a parasitic wasp. I. Optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*. 53: 401-415.

Waage, J.K.; y L.J.A. Lane. (1984). The reproductive strategy of a parasitic wasp. II. Sex allocation and local mate competition in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*. 53: 417-426.

Waage, J.K.; y C.J. Godfray. (1985). Reproductive strategies and population ecology of insect parasitoids. pp 449-470. en: *Behavioural Ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. R.M. Sibly y R.H. Smith eds. Blackwell Scientific Publications.

Watt, K.E.F. (1959). A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked. *Canadian Entomologist*. 91: 129-144.

Weiss, A.E. (1983). Patterns of parasitism of *Torymus capite* on hosts distributed in small patches. *Journal of Animal Ecology*. 52: 867-877.

Whitman, T.G. (1981). Individual trees as heterogeneous environments: adaptation to herbivory or epigenetic noise? pp. 9-27. en: *Insect life History Pattern*. R.F. Denno y H. Dingle, eds. Springer-Verlag, New York.

----- (1983). Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. pp. 15-41. en: *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York.

Wiens, J.M. (1976). Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 7: 81-120.

Williams, D.F. (1973). Sticky Traps for sampling populations of *Stomoxys calcitrans*. *Journal of Economic Entomology*. 66: 1279-1280.

Ziegler, B.J. y T. Escalante. (1964). Observations on the life history of *Callophrys xami* (Lycaenidae). *J. Res. Lepid.* 18: 85-89.