

2ef
2



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
ZARAGOZA

VARIACION ESPACIAL Y TEMPORAL DE Aphis gossypii
GLOVER (HOMOPTERA: APHIDIDAE) Y SU RELACION CON
ALGUNOS FACTORES BIOTICOS Y ABIOTICOS DURANTE LA
EPOCA DE FLORACION DE Echeveria gibbiflora (OCT.
88 - FEB 89), EN LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN
ANGEL, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

T E S I S
PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
PRESENTADA POR:
LUZ MARIA BARRERA HERNANDEZ



MARZO, 1991



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 está 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.

INDICE

	pág
INDICE DE CUADROS	1
INDICE DE FIGURAS.....	11-iv
RESUMEN.....	1-2
1. INTRODUCCION GENERAL	
1.1 Los áfidos como grupo.....	3-6
1.2 Ecología de poblaciones. Generalidades.....	6-7
1.3 Objetivos de trabajo.....	8
2. ZONA DE ESTUDIO	
2.1 Generalidades.....	9
2.2 Descripción.....	10-12
3. TAXONOMIA Y BIOLOGIA DE <u>Aphis gossypii</u>	
3.1 Clasificación taxonómica.....	13
3.2 Ciclo de vida.....	13-16
3.3 Distribución geográfica.....	16
3.4 Plantas hospederas.....	17
3.5 Importancia económica.....	17-18
4. METODOLOGIA	
4.1 Selección de los sitios de muestreo.....	19
4.2 Muestreos (1966-1968).....	19
4.3 Extracción.....	19-20
4.4 Cuento.....	20
4.5 Determinación de los organismos.....	20
4.6 Datos de campo.....	20
4.7 Datos meteorológicos.....	20
4.8 Porcentaje de ocupación de plantas por áfidos.....	21
4.9 Experimentos complementarios (ciclo 1969-73).....	21
4.9.1 Abundancia y distribución de los sifídicos depredadores.....	21
4.9.2 Impacto de los depredadores en la formación de colonias de áfidos.....	21
4.9.3 Impacto de los depredadores sobre el crecimiento de la colonia.....	21-22
4.10 Análisis y tratamiento de datos.....	22
4.11 Estimación de la tasa de cambio poblacional entre muestreos.....	22
5. LA PLANTA HOSPEDERA <u>Echeveria gibbiflora</u>	
5.1 Clasificación taxonómica.....	23
5.2 Descripción.....	23-24
5.3 Biogeografía y habitat.....	24
5.4 Variación temporal: antecedentes y análisis de resultados.....	25-28

6. FLUCTUACION Poblacional y ESTRUCTURA DE EDADES	
6.1 Introducción.....	29-31
6.2 Variación temporal de <u>A. gossypii</u> en el Fedregal de San Ángel.....	31-36
6.3 Abundancia de <u>A. gossypii</u> y características de la planta hospedera.....	36
6.4 Abundancia de <u>A. gossypii</u> y características climáticas.....	36-39
6.5 Estructura de edades y su variación espacial y temporal.....	39-46
6.6 Relación ápteros alados.....	46-47
7. PATRONES DE VARIACION ESPACIAL	
7.1 Introducción.....	48-51
7.2 Variabilidad de la abundancia de <u>A. gossypii</u> entre cuadrantes.....	51-53
7.3 Índices de agregación.....	53-56
7.4 Método de Taylor	
7.4.1. Muestras espaciales, graficación temporal.....	56-60
7.4.2. Muestras espaciales, graficación espacial..	60-61
8. RELACIONES INTERESPECIFICAS DE <u>Aphis gossypii</u>. COMPETENCIA Y MUTUALISMO.	
8.1 Introducción.....	62-64
8.2 Competencia interespecifica de <u>A. gossypii</u> en la Reserva del Fedregal de San Ángel.....	64-65
8.3 Relaciones entre <u>A. gossypii</u> y las hormigas.....	65-69
9. RELACIONES INTERESPECIFICAS DE <u>Aphis gossypii</u>. DEPREDACION.	
9.1 Introducción.....	70-71
9.2 Principales depredadores de <u>A. gossypii</u> en la época de floración de <u>E. gibbiflora</u>	72
9.3 Patrones de oviposición de sírfidos: Ciclo 1958.....	72-73
9.4 Patrones de oviposición de sírfidos depredadores: Ciclo 1959.....	73-76
9.5 Larvas de insectos depredadores.....	76-81
9.6 Efectos de la depredación sobre la colonización de inflorescencias.....	81-83
9.7 Depredación y tamaño de la colonia.....	84-85
10. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES.....	86-98
11. LITERATURA CITADA.....	99-104
APENDICE 1. Características morfológicas y de coloración de <u>A. gossypii</u>.....	105-107
APENDICE 2. Método de extracción.....	108-109

INDICE DE CUADROS

Cuadro	pág.
1	Características distintivas de otras especies y géneros de áfidos parecidos a <u>Apinis gossypii</u> 14
2	Correlación de Sperman del número de áfidos totales presentes en una inflorescencia con diferentes características de la planta hospedera..... 37
3	Comparación de la estructura de edades de <u>A. gossypii</u> entre pares de muestreos, utilizando la prueba "a posteriori" STP, de homogeneidad de muestreos.... 40
4	Análisis de tablas de contingencia para comparar la estructura de edades de <u>A. gossypii</u> entre cuadrantes. Aplicado a los diferentes muestreos..... 41
5	Correlación de Sperman del número de áfidos totales presentes en una inflorescencia con la proporción de ninfas, proporción de adultos y con la relación ápteros:alados del cuarto estadío..... 44
6	Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis para la abundancia de los áfidos en los diferentes cuadrantes, a través de los muestreos.... 52
7	Índices de agregación de áfidos estimados a partir de los datos totales por muestreo..... 54
8	Valores promedio por cuadrante del índice de Green para las diferentes zonas y muestreos considerados.. 55
9	Resumen de los resultados de las correlaciones aplicadas por el método de Taylor..... 57
10	Correlación de Sperman del número de áfidos totales con larvas y nuevos de sirrécidos depredadores para los diferentes muestreos durante el ciclo 1968..... 82
11	Resultado del análisis de varianza y comparaciones múltiples en relación con la abundancia de <u>A. gossypii</u> bajo tres tratamientos: control, exclusión a mano de insectos depredadores y exclusión con capucha..... 85

INDICE DE FIGURAS

Figura	pág.
1	Características morfológicas de un áfido alado tomado de Peña <u>et al.</u> , 1987..... 4
2	Localización de las zonas y cuadrantes de muestreo en la Reserva del Pedregal de San Angel. Las líneas gruesas indican los límites de la Reserva, hasta diciembre de 1980.....10
3	Diagrama ombrotérmico para la Estación Meteorológica de Ciudad Universitaria (UNAM). Los datos fueron estimados a partir del promedio de los 5 últimos años de registro.....11
4	Variación temporal del diámetro mayor de la roseta de <u>E. gibbiflora</u>26
5	Variación temporal del número de flores presentes en 5 ramas de inflorescencias de <u>E. gibbiflora</u> 26
6	Variación temporal del número y tipo de flores frescas presentes en 5 ramas de inflorescencia de <u>E. gibbiflora</u>27
7	Variación temporal del número y tipo de flores totales (secas y frescas) presentes en 5 ramas de inflorescencia de <u>E. gibbiflora</u> 27
8	Proporción de plantas hospederas ocupadas por colonias de <u>A. gossypii</u> 32
9	Fluctuación poblacional y tasas de cambio poblacional entre muestreos para <u>A. gossypii</u> Glover en la Reserva del Pedregal de San Angel durante el ciclo 1988-1989, en escalas aritméticas (a y b) y logarítmicas (c y d).....32
10	Fluctuación y tasas de cambio poblacional entre muestreos para <u>A. gossypii</u> Glover en la Reserva del Pedregal de San Angel, en las diferentes zonas muestreadas.....35
11	Variación temporal de la temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación durante los periodos de estudio..... 38
12	Variación temporal de la estructura de edad de <u>A. gossypii</u> 43

13	Variación temporal de la proporción de adultos (ápteros y alados) de <u>A. gossypii</u> Glover, con respecto al total, en la Reserva del Pedregal de San Ángel.....	45
14	Variación temporal de la proporción de ninfas de primer estadio y adultos totales de <u>A. gossypii</u> en la Reserva del Pedregal de San Ángel.....	45
15	Variación temporal de la densidad de los diferentes estadios ninfales de <u>A. gossypii</u> en la Reserva del Pedregal de San Ángel.....	47
16	Variación temporal de la proporción ápteros alados del cuarto estadio de <u>A. gossypii</u> en la Reserva del Pedregal de San Ángel.....	47
17	Gráfica de Taylor: muestreo espacial y graficación temporal.....	58
18	Gráfica de Taylor: muestreo espacial y graficación espacial para los primeros 7 muestreos realizados.....	59
19	Patrones de distribución del número de áfidos, por 5 ramas de la inflorescencia de <u>E. gibbiflora</u> en la zona VI ("sin hormigas") y la zona V ("con hormigas") en la Reserva del Pedregal de San Ángel.....	67
20	Abundancia de <u>A. gossypii</u> y la relación larvas de díptero depredadores sobre áfidos, a diferentes categorías de abundancia de áfidos.....	69
21	Variación temporal del número de huevos y larvas de dípteros depredadores de <u>A. gossypii</u> , por inflorescencia de <u>E. gibbiflora</u> durante el ciclo 1988.....	74
22	Distribución del número de huevos de dípteros depredadores de áfidos por inflorescencia de <u>E. gibbiflora</u> , en las diferentes fechas de muestreo.....	75
23	Variación temporal del número de huevos de sírfidos depredadores de <u>A. gossypii</u> en las inflorescencias de <u>E. gibbiflora</u> , en el ciclo 1988.....	77

14	Porcentaje de inflorescencias de <u>E. gibbiflora</u> ocupadas con huevos de sirridos depredadores de <u>A. gossypii</u> en el ciclo 1989.....	77
25	Frecuencia del número de huevos de sirridos totales por inflorescencia durante el ciclo 1989...	78
26	Frecuencia del número de semanas en las cuales una inflorescencia registró eventos de oviposición de sirridos, durante el ciclo 1989.....	78
27	Variación temporal de la precipitación, temperatura máxima y mínima y patrones de oviposición de sirridos durante el ciclo 1989 (a) y 1989 (b).....	79
28	Variación temporal del número de larvas de los diferentes ordenes de insectos depredadores de <u>A. gossypii</u> colectadas en 5 ramas de inflorescencia de <u>E. gibbiflora</u> durante el ciclo 1989.....	80
29	Variación temporal del número de larvas de sirridos depredadores, en el ciclo 1989.....	80
30	Colonización de <u>A. gossypii</u> sobre inflorescencias de <u>E. gibbiflora</u> . (a) tratamiento de exclusión a mano de insectos depredadores y (b) tratamiento control.....	83
31	Resumen de las características poblacionales, factores determinantes y condiciones ambientales bajo un periodo anual de referencia, propuesto para <u>A. gossypii</u> en la Reserva del Pedregal de San Angel.....	89-91
32	Modelo gráfico propuesto para la dinámica poblacional de <u>A. gossypii</u> durante el periodo de floración de <u>E. gibbiflora</u>	93
33	Eficiencia del método de extracción empleado en este trabajo, para diferentes grupos de edad.....	109

A mis padres

Socorro Hernández Herrera, una mujer que ama la naturaleza.
Luis Barrera Rodríguez, por su fortaleza y dignidad.

A mis hermanos

Rocío y Alejandro, que han sido mi apoyo en todo momento.

A mis demás hermanos

Santa, Luis, Ana, Roberto y Elena.

A mis amigos

Carolina, Nora, María Eugenia, Sigifredo, Mario, Geronimo,
Jesús, Nettali, Luis, Jorge, Juanita y Zenón.

A ti

Que eres el hombre que amo.

AGRADECIMIENTOS

Al Biol. Alejandro Tecpa Jiménez, porque más que un director de tesis fue un compañero de trabajo.

Al Dr. Jorge Soberón Mainero, por permitirme usar el equipo e instalaciones del Centro de Ecología, durante el desarrollo de mi tesis.

Al Biol. Zenón Cano, por su colaboración a lo largo de la tesis.

Al Biol. Hugo Riemann, por su asesoría en aspectos de estadística y en la toma de algunas transparencias.

Al Biol. Marcelo Sánchez, por su ayuda en la impresión de la tesis.

A Enrique Ramírez del Instituto de Biología UNAM, por su ayuda en la determinación de los dípteros depredadores.

Al personal de Microcine de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por sus fotografías de los organismos pequeños.

A mi madre y hermanos, por ayudarme en la extracción y conteo de flores.

Al Sr. Camacho, encargado de la estación Meteorológica de la UNAM, por proporcionarme los datos de precipitación y temperatura.

Fas. Biol. Francisco Meneses, por ayudarme en la elaboración de algunas gráficas.

A los sinodales M. en C. Rosalva García, Biol. Manuel Castillo, Biol. Marco Aurelio Pérez y Dr. Arcadio Monroy, por la revisión de la tesis y las valiosas aportaciones que hicieron mejorar el trabajo.

Al Sr. Pedro, guardia de la Reserva del Fedregal de San Ángel.

Al Dr. Gilberto Carbajal y enfermeras Socorro y Luisa, por proporcionarme parte del material utilizado en este trabajo.

RESUMEN

El presente trabajo aborda las primeras fases del estudio de la ecología poblacional de Aphis gossypii, un áfido muy conspicuo en las inflorescencias de Echeveria gibbiflora en la Reserva del Pedregal de San Ángel, localizada al sur de la Ciudad de México.

El áfido presenta dos fases de crecimiento poblacional al año, una ubicada entre los meses de junio y setiembre, y la otra entre octubre y enero. Esta última fase está asociada al desarrollo de las estructuras florales de la planta, y es la más importante desde el punto de vista de la abundancia de áfidos.

En este estudio se pretende abordar la relación que guardan algunos factores bióticos y abióticos sobre los patrones de variación espacial y temporal de los áfidos, en especial durante la etapa de floración de la planta hospedera.

El trabajo se desarrolló durante los ciclos poblacionales de 1988 y 1989. En el ciclo 1988 se realizaron muestreos destructivos quincenales entre octubre y febrero, con los que se obtuvo información acerca de la fluctuación poblacional, estructura de edades, tasas de incremento entre muestreos, patrones de disposición espacial y registro de organismos asociados. En forma complementaria, durante el ciclo 1989 se realizaron experimentos y registros de campo enfocados principalmente a la depredación por insectos.

En la segunda etapa de crecimiento, el áfido alcanza densidades máximas a fines de diciembre y principios de enero, con un valor promedio de casi 3000 áfidos por inflorescencia. Después de este pico, la abundancia decae hasta prácticamente desaparecer en febrero. El patrón de variación temporal aquí descrito se asocia con el desarrollo y desecación de la inflorescencia.

La tasa de cambio entre muestreos disminuye en el tiempo. Para la interpretación de este fenómeno se sugiere un modelo de crecimiento autorregulado, donde la competencia intraespecífica y la variación en la calidad de la inflorescencia juegan un papel relevante. Además se aprecia una estructura inestable de edades y una disminución de la proporción ápteros/alados con el incremento de la abundancia de áfidos.

No se encontraron correlaciones consistentes entre el número de áfidos y las características de la planta hospedera. Tampoco a nivel intraanual los patrones de abundancia se encuentran asociados a las variaciones temporales de factores climáticos, tales como la precipitación y las temperaturas máxima y mínima. Sin embargo, ello no elimina la posibilidad de que intervengan de manera indirecta o a una escala interanual.

A. gossypii muestra una disposición espacial de tipo agregado. Pero aún dentro de este patrón espacial, los análisis también sugieren una tendencia a cierta homogenización del número de áfidos por planta conforme la media poblacional se incrementa. Es posible

que este patrón sea resultado de la competencia intraespecífica, o de la sincronía entre el aumento en la abundancia de Áfidos y la homogenización de la calidad de los recursos en el campo. En forma concordante, la variabilidad de Áfidos por cuadrante es más grande en los primeros muestreos que en los de mayor abundancia.

En cuanto a sus relaciones interespecíficas, los competidores y parasitoides son poco trascendentes. En contraste, los datos sugieren que la depredación y la relación con hormigas sí parecen jugar un papel relevante, aunque limitadas a una importancia temporal y local respectivamente.

Los sirfidos son los insectos depredadores más importantes de A. rosypii, presentando su pico de oviposición antes que el de la abundancia de los Áfidos. Al parecer cualquier inflorescencia puede ser usada como sitio de oviposición, pero se han detectado inflorescencias preferidas. Las correlaciones entre el número de larvas depredadoras y la abundancia de Áfidos, en la mayoría de los muestreos, resultó significativa y positiva. Un patrón similar, pero menos consistente se obtuvo para el caso del número de huevos.

Del análisis de los datos resulta claro que a tamaños poblacionales de Áfidos cada vez más grandes, la presión de depredación se ve reducida sustancialmente. De esta forma, los depredadores tienen un impacto especial cuando las colonias son pequeñas, y afectan de manera importante las tasas de extinción y colonización. No obstante, estos organismos no son capaces de controlar a las poblaciones de Áfidos una vez que se han establecido en colonias grandes.

A nivel general las hormigas son poco importantes; pues solo se presentan en unas cuantas agregaciones localizadas espacialmente. A pesar de que el efecto de la presencia de hormigas sobre las poblaciones de Áfidos es evidente, esta interacción pudiera ser más compleja que una relación típica de mutualismo de alimentación-defensa.

Por otro lado, algunos de los resultados muestran que, al menos al inicio de la segunda fase de crecimiento, la densidad de Áfidos que puede soportar una inflorescencia es muy superior a la que se observa en el campo. Una línea de interpretación de estos resultados sugieren que la movilidad de los Áfidos hacia fuera de la planta es importante para determinar el comportamiento poblacional del Áfido.

También la calidad de la planta hospedera puede ser determinante en ese mismo sentido, dada la estrecha relación entre el Áfido y la misma. Por un lado, el Áfido presenta un ciclo de vida anholocíclico y sobrevive en la misma planta hospedera durante todo el año. De esta forma la variación espacial y temporal del Áfido parece estar en buena medida determinada por la calidad nutricional y defensiva de la planta, bajo un régimen hídrico severo.

Por último se hacen algunas proposiciones acerca de la estructura y función del sistema biológico estudiado, con lo cual se pretende contribuir a su entendimiento y generar algunas ideas que podrían abordarse en trabajos posteriores.

1. INTRODUCCION GENERAL

1.1. Los áfidos como grupo.

Los áfidos son un importante grupo de insectos comunmente denominados con el nombre de pulgones. Pertenecen al orden Homoptera y al suborden Sternorrhyncha, siendo las familias mas importantes: la Aphididae - los áfidos propiamente dichos-, la Eriosomatidae - áfidos que producen agallas-, la Chermidae - áfidos de pino y abeto- y la Phylloxeridae.

Dixon (1955a) los describe como organismos pequeños (1-10 mm), de cuerpo blando, con un marcado polimorfismo y en los cuales se aprecia el telescopio de generaciones (La madre tiene en sus ovarios las embriones, los cuales a su vez también tienen embriones en desarrollo). Adicionalmente, las hembras suelen ser vivíparas partenogenéticas, aunque hay especies que alternan la reproducción sexual con la asexual (ciclo heterogónico).

Entre las características de diagnóstico de la familia se señalan las siguientes : 1) la base de la proboscis se localiza entre la parte posterior de la coxa anterior, 2) la antena consta de dos segmentos basales cortos y gruesos, y un flagelo delgado, 3) el tubérculo ocular está constituido de tres lentes y situado entre cada ojo compuesto, 4) las patas se encuentran forradas por dos segmentos tarsales, 5) el dorso del 5to segmento abdominal posee un par de sífnoculos, y 6) las alas presentan una sola vena longitudinal prominente (Blackman y Eastop, 1984; Dixon, 1955a; Figura 1).

Los áfidos aunque predominan en regiones templadas, tienen una amplia distribución geográfica. Así, los miembros de las tribus Aphidinae y Drepanosiphinae (que constituyen el 70% de los áfidos modernos), no están restringidos a una región en particular, los Granideinae y Hormaphidinae (con solo el 7 %) solo se localizan al suroeste de Asia y Australia (Dixon, 1955b).

La biología de los áfidos en general es complicada, en razón de los diferentes aspectos morfológicos que presentan y el requerimiento de varios huéspedes para completar sus ciclos de vida. Los machos suelen ser muy raros, ya que están totalmente ausentes o aparecen en otoño. Estos pueden ser ápteros o alados, aún dentro de la misma especie.

Las hembras por su parte, pueden ser ápteras o aladas, ovíparas o vivíparas y reproducirse por partenogénesis o requerir de la fertilización. La hembra ovípara, áptera o alada, es la única que copula y da lugar al huevo de invierno. Cuando se presenta este caso, la forma que emerge de este huevo es una hembra casi siempre áptera llamada fundadora. Esta hembra se reproduce partenogenética-

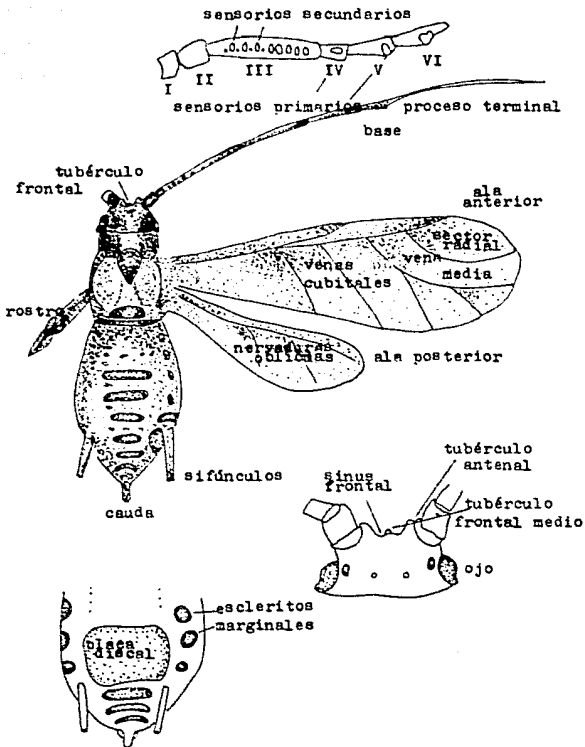


Figura 1 Características morfológicas de un áfido alado, tomado de Peña et al., (1987).

mente y de forma vivípara y va a dar lugar a una sucesión de generaciones de hembras ápteras o aladas también partenogenéticas vivíparas.

Si todas estas formas se presentan dentro de una especie, se dice que son holocíclicas. Si solo se presentan formas asexuales serán anholocíclicas, y si se producen machos y hembras vivíparas se llaman androcíclicas (Peña, 1985).

El éxito alcanzado por estos organismos se manifiesta en la eficiente explotación de las condiciones cambiantes del ambiente, a través de la producción de diversas formas de individuos. Esto da como resultado un potencial genético de gran plasticidad, que les permite colonizar nuevos hospederos en poco tiempo y crear biotipos resistentes a las insecticidas.

Atendiendo las características de su ciclo biológico, Cottier (Quintanilla, 1976) hace una división de los áfidos en tres grupos:

- 1.- Especies que hibernan exclusivamente en estado de huevo sobre un huésped arbóreo, y pueden ser:
 - a) Migratorias, que muestran alternancia de hospederos. Casi siempre el huésped primario es arbóreo, y el secundario herbáceo.
 - b) No migratorias, que desarrollan su ciclo en una sola planta hospedera.
- 2.- Especies que invernan como hembras partenogenéticas vivíparas, en plantas huéspedes suculentas. No se ha comprobado la presencia del huevo de invierno.
- 3.- Especies que producen formas sexuales en el huésped primario (y por lo tanto producen huevo de invierno) y a la vez transcurren el invierno bajo el estado de hembras partenogenéticas vivíparas, en plantas huéspedes disponibles de verano. Estas pueden ser migratorias y no migratorias (Quintanilla, 1976).

Dixon (1985 b), a su vez, ha propuesto otra división de los ciclos biológicos de los áfidos, en dos grupos: Autoéclicos (que tienen un hospedero específico) y Heteroéclicos (que alternan hospedero). Estos últimos pasan el otoño, invierno y primavera sobre un hospedero primario leñoso y el verano usualmente sobre una planta secundaria herbácea. Los hospederos primarios y secundarios pueden ser de familias diferentes.

Debido a su tipo de alimentación, a su alto grado de reproducción y la capacidad de dispersión, los áfidos se consideran como insectos de gran importancia económica y biológica. Los daños ocasionados a las plantas se dan como consecuencia de la succión de los jugos vegetales en cantidades considerables. De esta forma, provocan entre otras cosas, la caída de hojas y su disminución en tamaño, además de la reducción en la producción y calidad de las

semillas. A lo anterior se debe agregar que al incorporar a los tejidos vegetales su saliva tóxica durante la alimentación, originan distintas alteraciones como manchas locales, necrosis, marchitamiento, deformación de órganos, enrollamiento de hojas, agallas, etc. Otra particularidad de estos insectos es que muchos de ellos son transmisores de agentes patógenos, sobre todo virus, causantes de enfermedades fatales para determinados cultivos. Alrededor de 200 especies han sido señaladas como vectores de enfermedades virales (Quintanilla, 1976).

Así pues, el estudio de estos insectos puede tener impacto en la resolución de problemas de tipo económico, biológico y ecológico. Constituyen un material abundante y relativamente fácil de manejar por entomólogos, fitomejoradores y fitopatólogos, para el desarrollo de plantas resistentes, y estudios de la interacción planta-insecto o virus-planta-insecto.

1.2. Ecología de Poblaciones. Generalidades.

La Ecología es el estudio científico de las interacciones entre los organismos y su ambiente (Begon *et al.*, 1986). Desde su punto de vista, un problema puede ser abordado desde tres diferentes enfoques: el descriptivo, el funcional y el evolutivo (Krebs, 1979).

El punto de vista descriptivo corresponde ante todo a la historia natural, y consiste fundamentalmente en realizar descripciones de las plantas y animales, así como de sus interrelaciones con su entorno. La Ecología Funcional por su parte, estudia las causas proximales de la distribución y abundancia de los organismos, es decir, las respuestas de las poblaciones a factores que existen y pueden ser medidos de inmediato. Finalmente, la Ecología Evolutiva analiza las causas "últimas" o las razones históricas por las que la Selección Natural u otros mecanismos, han favorecido las adaptaciones específicas y las modalidades de interacción de los organismos, como se conocen en la actualidad.

A nivel de población, la Ecología trata de la presencia o ausencia de una especie en particular, su abundancia o rareza, su fluctuación en número y su distribución espacial, así como las causas que las determinan. Pero para conocer la distribución y abundancia de éstas, se necesita conocer entre otras cosas: la historia de las especies, los recursos que utilizan (localización, disponibilidad y calidad), sus características demográficas (tasas de natalidad, mortalidad y migración), las interacciones intra e interespecíficas (competidores, depredadores, parásitos y mutualistas) y el efecto de las condiciones ambientales (Begon *et al.*, 1986).

Con este marco de referencia, una de las fases primordiales de toda investigación es la comprensión de la forma en que un sistema poblacional funciona en la naturaleza.

Así pues, como se dijo con anterioridad, una población se haya sujeta a una infinidad de influencias, que no son igualmente importantes, ni actúan de la misma forma, ni al mismo tiempo, dentro del desarrollo "renológico" de la población, por tanto, el primer problema al que se enfrenta la Ecología es la discriminación de los principales factores que determinan los patrones espaciales y temporales de la densidad. Posteriormente habría que considerar una fase de evaluación y comprobación más detallada, para culminar con el modelaje y manipulación de los sistemas de estudio.

Con este enfoque en 1966 se inició un proyecto de investigación tomando como sistema de estudio a Aphis gossypii, un Áfido muy conspicuo en las inflorescencias de Echeveria gibbiflora en la Reserva del Fedregal de San Angel. Este Áfido ha sido reportado como una plaga importante de diferentes cultivos de importancia económica, aunque en esta ocasión lo encontramos utilizando como hospedera a una planta silvestre.

El presente trabajo se centra en la definición de la importancia potencial, y modos de acción, de diferentes factores bióticos y abióticos, sobre la abundancia de A. gossypii, su estructura poblacional y sus patrones de disposición espacial y temporal. En la primera parte del mismo se emplea un enfoque correlacional, el cual se complementa después con algunos experimentos. Este trabajo ha permitido avanzar en el planteamiento de varias hipótesis, y con ello, visualizar varias líneas de investigación para el futuro.

1.3 Objetivos de trabajo.

Objetivo general.

Describir la estructura, fluctuación poblacional y disposición espacial de Aphis gossypii Glover en la época de floración de Echeveria gibbiflora, en la Reserva del Pedregal de San Angel, y discutir el papel de algunos factores bióticos y abióticos sobre la conducta poblacional del áfido.

Objetivos particulares.

- 1.- Describir la estructura y la fluctuación poblacional de Aphis gossypii durante el periodo de floración de Echeveria gibbiflora.
- 2.- Analizar los patrones de disposición espacial de Aphis gossypii en el Pedregal de San Angel.
- 3.- Evaluar la relación de algunos factores climáticos y características de la planta hospedera, con los patrones poblacionales observados.
- 4.- Determinar los enemigos naturales, y otros organismos asociados con Aphis gossypii, y discutir su posible impacto sobre la dinámica poblacional del áfido.

2. ZONA DE ESTUDIO

2.1. Generalidades

El Pedregal de San Angel se localiza entre los paralelos 19° 20' 33" y 19° 13' 45" latitud norte y los meridianos 99° 08' 26" y 99° 14' 37" latitud este. Se ubica al suroeste de la Cuenca del Valle de México, delimitado al sur por el macizo central del Ajusco y al oeste por la Sierra de las Cruces (Rzedowski, 1954), con un rango altitudinal que va desde los 2250 hasta los 3100 m.s.n.m (Alvarez et al., 1981).

En el Valle de México el pedregal poseía en un inicio una extensión de aproximadamente 80 Km². No obstante, ya en 1981 su superficie se había reducido a solo unos 3.07 Km² (Alvarez et al., 1981).

El 30 de septiembre de 1984 el entonces Rector de la UNAM, Octavio Rivero Serrano, declaró Zona Ecológica Inafectable a poco mas de 124 Ha del Pedregal, cercanas al Campus Universitario de la UNAM (Figura 2). Esta área se convertiría en la primera zona protegida dentro de la Cuenca del Valle de México, con el carácter de Reserva Ecológica. Entre los objetivos de su creación estaban el asegurar la protección del hábitat de especies de plantas y animales, eliminar el peligro de extinción de las especies endémicas, como la orquídea Bletia urbana (Chautle) y la cactácea Mamillaria san-angelensis (la biznaga del Chilito) y la rana Hyla arenicolor. Además de funcionar como pulmón para la Ciudad de México y fomentar la investigación (Carabias y Meave, 1967).

2.2. Descripción.

Clima: El Pedregal de San Angel presenta un clima templado subhúmedo con lluvia de verano, con verano fresco, poca oscilación térmica y marcha de la temperatura tipo ganges: CW i'bg (Ortiz, 1980)

El rango de temperatura va de 15.3 en promedio a 15.6°C anual. La época calurosa se registra entre los meses de abril a junio (17.1°C temperatura media), con otro aumento ligero después de agosto (16°C). Y la época más fría entre los meses de diciembre y enero, con un valor promedio de 11.8°C. Figura 3.

El intervalo de precipitación es de 838 mm a 900 mm anuales, concentrándose la precipitación en los meses de mayo a octubre (Jiménez, no publicado). Los meses más lluviosos son en julio y agosto con medias mensuales de 189.2 mm y 167.3 mm respectivamente; les sigue junio con 148.7 mm y septiembre con 147.4 mm. El mes más seco es febrero con apenas 3.9 mm de precipitación (Ortiz, 1980). En lo que respecta a la humedad relativa la época con mayor humedad es de julio a octubre (75% en julio, 72% en agosto, 72% en septiembre y 66% en octubre) y la de menor humedad es entre febrero y abril (53% en febrero, 52% en marzo y 54 en abril).

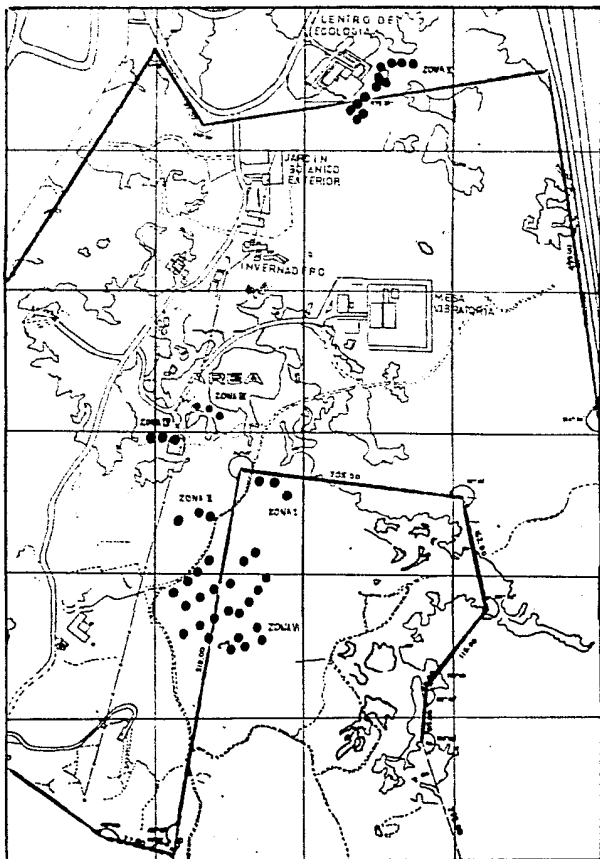


Figura 2 Localización de las zonas y cuadrantes de muestreo en la Reserva del Pedregal de San Angel. Las líneas gruesas indican los límites de la Reserva, hasta diciembre de 1990. ESC.1:5000.

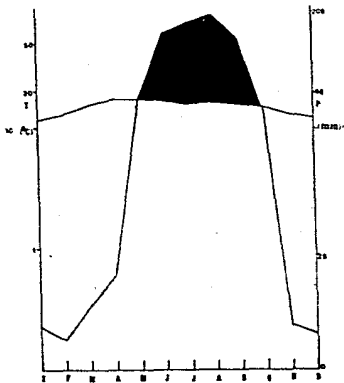


Figura 3 Diagrama ombrotermico para la Estación Meteorológica de Ciudad Universitaria (UNAM). Los datos fueron estimados a partir del promedio de los últimos años de registro (Jiménez comp. pers.).

Vegetación: Gracias a la heterogeneidad topográfica, al clima presente y a la presencia de la zona de transición de los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical, la diversidad florística es enorme en el Valle de México (Alvarez et al., 1961). En 1954, Rzedowski publicó un estudio muy detallado sobre las distintas comunidades de plantas del Pedregal de San Angel. La parte más baja, que correspondía aproximadamente a la mitad de la superficie original del Pedregal comprendía una asociación vegetal a la que Rzedowski llamó Senecionetum praecoxis. Este nombre hace referencia a la especie conocida como "palo loco" (Senecio praecox), que si bien no es la más abundante en esta comunidad, constituye uno de los elementos más conspicuos.

Las otras comunidades representadas correspondían a bosques de diferentes encinos (Quercus centralis, Q. crassipes, Q. rugosa), pinos (Pinus teocote, P. hartwegii), abetos (Abies religiosa) y pequeños manchones de bosque de Alarce (Alnus firmifolia).

Actualmente, hablar de la Reserva del Pedregal significa referirse a la única zona del Valle de México donde es posible encontrar la comunidad de Senecio praecox que en un inicio cubría la mitad de la superficie total, pero hoy apenas sobrevive el 5% (aproximadamente 1.5 Km²), lo que ha conllevado a la pérdida de unas 150 especies. En un artículo reciente sobre la flora de la Reserva del Pedregal de San Angel, (Valiente y Luna 1990) se reporta que actualmente existen 302 especies agrupadas en 61 familias de fanerógamas.

Sustrato: El sustrato de la zona de estudio está caracterizada por una gruesa capa de roca basáltica, originada como consecuencia de las erupciones volcánicas del Xitle, ocurridas hace por lo menos 2500 años (Bermudez, 1957).

Sobre este sustrato se aprecian acumulaciones irregulares de suelo de origen eólico y orgánico principalmente (litosol). Su espesor es de unos pocos centímetros, de textura arenosa limosa y presenta una gran cantidad de materia orgánica, potasio y calcio, siendo escaso el nitrógeno y el fósforo aprovechables (Farra, 1968).

Finalmente, el Pedregal posee una topografía muy heterogénea, con muchos accidentes topográficos; como hondonadas, grietas, cuevas, planos y promontorios rocosos (Alvarez et al., 1961).

3. TAXONOMIA Y BIOLOGIA DE Aphis gossypii.

3.1. Clasificación taxonómica.

Aphis gossypii Glover.

Familia: Aphididae
Subfamilia: Aphidinae
Tribu: Aphidini
Subtribu: Aphidina
Género: Aphis
Especie: gossypii.

Sinónimos

Aphis frangulae Kalt
Aphis frangulae Koch
Aphis bahiniiae Theob.
Aphis parvus Theob.
Aphis sedi Kalt
Cerosipa bodenheimeri

(Bodenheimer y Swirski, 1957)

Aphis gossypii es parecido a otras especies de áfidos como A. citricola, A. sedi, A. scirpus y Toxoptera suranti, así como a los géneros Rhopalosiphum e Hysteroneura. El cuadro 1 resume las características que distinguen a estos áfidos de A. gossypii, y los caracteres morfológicos y de coloración más importantes de la especie se mencionan en el Apéndice I.

3.2. Ciclo de vida

El establecimiento del ciclo de vida de A. gossypii ha sido muy difícil de conseguir, sin que a la fecha se haya podido llegar a una conclusión definitiva al respecto. Esto en parte es consecuencia de la gran diversidad de tipos de ciclo de vida que presenta, de la gran diversidad de plantas hospederas, y la estrecha relación que se establece entre el áfido y la especie de planta particular que utiliza.

En relación con la diversidad de formas en su ciclo de vida, en la literatura se han reportado para A. gossypii todos los tipos de ciclo de vida que se conocen, dependiendo del lugar y la planta hospedera que utiliza. Así por ejemplo, Essing (1947) lista 315 plantas hospederas del áfido pero señala que sólo ha colectado un macho. Por otra parte, reporta que este áfido también se encuentra sobre Sedum y Catalpa, en California, sin que se hayan colectado individuos sexuados, lo que lleva a suponer que A. gossypii tiene un ciclo de vida anholocíclico.

COMPARAR Características distintivas de otras especies y géneros de áfidos parecidos a *Ensis qossyrii* (Peña et al., 1987).

ESPECIE PARECIDA

CARACTERISTICAS DE DISTINCION

Ensis y *Ensis* ~~arabum~~

1.- Tienen cauda oscura igual a los sifúnculos.

Ensis ~~arabum~~

1.- Tienen los sifúnculos con una constricción subápical.
2.- El proceso terminal más largo, o por opuesto muy corto (B. caudis)

Ensis ~~arabum~~

1.- Cauda blanquecina
2.- Proceso antenal más largo.
3.- Alas posteriores con una sola vena cubicular.

Ensis ~~arabum~~

1.- Tienen la cauda pigmentada igual que los sifúnculos.
2.- Sifúnculos casi rectos.
3.- Apice de la cauda redondeado.
4.- Proceso terminal más corto que el segmento antenal III.

Ensis ~~arabum~~

1.- Gran número de sensorios secundarios sobre el III segmento antenal y la presencia de sensorios secundarias.
2.- Presencia de sensorios sobre los segmentos antenales IV y V de las formas aladas vivíparas.

Ensis ~~arabum~~

1.- El proceso terminal es más corto que en *E. qossyrii*.
2.- Sifúnculos de las hembras vivíparas aladas más corto que la longitud del segmento antenal III.

Sin embargo, Kring (1955) al trabajar con Sedum encontró formas sexuales de A. gossypii y machos ápteros, esto es, un ciclo de tipo holocíclico.

Bodenhaimer y Swiski (1957) por su parte, señalan que muchas poblaciones de Israel son anholocíclicas, dado que no se encontraron formas sexuales de A. gossypii en las colectas de campo y en los cultivos de laboratorio.

En otro trabajo Kring (1958) en Connecticut, USA, demostró que A. gossypii es holocíclico, y que utiliza a Catalpa bignonioides y Hibiscus syriacus como hospederas primarias. Menciona también que es posible que las formas neárticas y paleárticas sean confundidas como una misma especie, o bien, que A. gossypii readquirió su característica holocíclica en Norteamérica, utilizando nuevas hospederas primarias. Este autor sugiere, que además del tipo holocíclico, A. gossypii comprende un número indefinido de líneas anholocíclicas, algunas de las cuales tienen una asociación particular con su planta hospedera.

Por su parte, Holman (1974) menciona que en Cuba sólo se conoce la forma partenogenética.

Finalmente, en un trabajo reciente (Takada, 1988) se mostró en forma contundente la gran variación interclonal del áfido, considerando la habilidad de producir formas sexuales. El autor trabajó con un total de 56 clones de A. gossypii colectados en 13 localidades de Japón, y obtenidas a partir de 21 especies pertenecientes a 14 familias de plantas. En este trabajo Takada encontró un total de cuatro formas de ciclo de vida: holocíclicas (24 clones), intermedias (4 clones), androcíclicas (9 clones) y anholocíclicas (21 clones).

A. gossypii ha sido considerado como un áfido extremadamente polífago, por la gran variedad de plantas hospederas primarias y secundarias que utiliza. Sin embargo, en algunos casos guarda una estrecha relación con su planta hospedera. Por ejemplo, Wall (1933) probó sin éxito transferir el áfido del melón a diferentes especies de Sedum y concluyó que la formación de sexuales sobre Sedum fueron de ocurrencia localizada.

Otro ejemplo, es mostrado por Kring (1955), quien en sus experimentos de invernadero en Inglaterra, observó que A. gossypii ocurre sobre crisantemos y pepinos, pero los áfidos de crisantemo nunca colonizan pepinos y vice-versa. No obstante, ambos pueden ser criados sobre algodón. Es interesante señalar que las formas que viven en el crisantemo han adquirido resistencia a los insecticidas organo-fosforados y carbamatos, mientras que las formas que viven sobre pepinos no.

En estudios posteriores Kring (1958) informó que el áfido puede permanecer todo el año sobre una hospedera primaria, produciendo incluso formas sexuales. Sin embargo A. gossypii puede producir sexuales en dos o más especies de hospederas secundarias, incluso de familias muy separadas filogenéticamente. También sugiere la existencia de barreras que limitan la utilización de plantas de la misma o diferentes familias. Debido a lo anterior, grupos aislados de áfidos viviendo sobre hospederas secundarias (que le son más favorables para la sobrevivencia en invierno), podrían originar nuevas

especies, como en el caso de A. gedi el cual vive únicamente sobre Sedum y que pudo separarse de A. gossypii por aislamiento.

La última conclusión es importante, dado que con anterioridad se había generado cierta polémica en relación con estas dos especies de áfidos; mientras que algunos investigadores las consideraban como sinónimos (Palmer, 1952; Bodenheimer y Swirski, 1957), otros habían hecho incapié en que se trata de diferentes especies emparentadas (Hille Ris Lambers, 1958; Kring, 1955).

Hille Ris Lambers (1958) sugirió que se confunde el áfido del melón con Aphis gedi, el cual permanentemente vive sobre Sedum y Sempervivum, y Kring (1955) mostró que los áfidos que producen formas sexuales sobre Sedum no son A. gossypii, sino A. gedi y que los áfidos que producen hembras ovíparas y ponen huevos en invierno sobre Catalpa son A. gossypii. En todo caso, la forma que vive sobre Sedum es más oscura y la longitud de su segmento antenal es más corto.

En el Pedregal de San Angel, el áfido usa prácticamente a E. gibbiflora como única hospedera, pudiendo utilizar una amplia variedad de plantas alternativas (ver más adelante). Los resultados de los registros que se han estado realizando, parecen sugerir que el áfido puede permanecer sobre Echeveria durante todo el año, incluso en la época más seca, aunque en densidades muy bajas. De esta forma, A. gossypii no está necesariamente obligado a utilizar plantas hospederas alternativas, para completar su ciclo biológico. En todo caso, a la fecha no se han encontrado formas sexuales, lo que pudiera resultar en un ciclo de vida de tipo anholocíclico.

Como resultado de la información vertida en los párrafos anteriores, surge la necesidad de desarrollar una amplia revisión de las características morfológicas y conductuales de las diferentes poblaciones descritas de A. gossypii, lo cual conduciría con probabilidad al establecimiento de diferentes entidades taxonómicas.

3.3 Distribución biogeográfica

Aphis gossypii es una especie muy cosmopolita, pero es más común en regiones tropicales y subtropicales, incluyendo muchas islas del Pacífico. Está presente en todos los tipos de vegetación, pero es más común en biotipos afectados por la actividad humana. Es raro en las zonas más altas de las montañas, y en regiones de temperaturas frías se encuentra confinado a invernaderos (Holman, 1974; Blackman y Eastop, 1984).

En México se le ha encontrado en los Estados de: Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, Guerrero, Guanajuato, México, Morelos, Michoacán, Jalisco, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, Tamaulipas y Veracruz (Feña, 1985).

3.4 Plantas hospederas.

A. gossypii es un áfido muy polífago. Ataca cosechas de algodón, melón, calabaza, café, cocoa, papa, pimiento, y diversos cítricos, y plantas ornamentales, incluyendo Hibiscus (Blackman y Eastop, 1964).

Peña (1965) menciona que se ha encontrado sobre numerosas especies de las siguientes familias de plantas: Asclepiadaceae, Burseraceae, Commelinaceae, Compositae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae (sandía, melón, calabaza, pepino, etc.), Labiatae, Leguminosae, Malvaceae, Rosaceae, Solanaceae, Vaccinaceae, Verbenaceae.

Essing (1947) listó por lo menos 315 plantas hospederas para este áfido. Basándose en esta información, pueden esperarse alrededor de 24 especies de las plantas reportadas para el Pedregal de San Angel (Valiente y Luna, 1960), como posibles hospederas de A. gossypii. Las especies señaladas comprenden los siguientes géneros y familias: Aster sp, Dahlia sp, y Zinnia sp de la familia Compositae; Fuchsia sp de la familia de las Onagraceae; Malpighia sp de las Malpighiaceae; Passiflora sp de las Passifloraceae; Rumex sp de las Polygonaceae; Salvia sp de las Labiatae; Solanum sp de la familia Solanaceae; Echeveria sp y Sedum sp de las Crasulaceae; Hibiscus sp, Malvaviscus sp, Anoda sp y Sida sp de las Malvaceae.

No obstante, como se mencionó con anterioridad, dentro de la Reserva sólo se le ha observado en Echeveria gibbiflora y sobre Wigandia urens (Canc, 1969), aunque en éste último en densidades muy bajas. Es importante hacer un programa de colecta más sistemático,

para poder determinar en forma definitiva el espectro de hospederas que utiliza este áfido en la Reserva y sus alrededores.

3.5 Importancia económica.

Quintanilla (1976), señala que cuando A. gossypii ataca brotes y hojas tiernas de algodón, éstas se crespan y doblan hacia abajo, mientras que las plantas jóvenes se marchitan y amarillean. El ataque a frutales se observa en los brotes tiernos de las inflorescencias, las cuales son destruidas con la consiguiente merma de la cosecha.

Vendramin y Nakano (1961) dicen que A. gossypii es una de las principales plagas que reducen la productividad del algodón en Brasil e indican que en Sao Paulo se encontró en 16% de 212 cultivos muestreados. El ataque se aprecia fundamentalmente en la primera fase del ciclo vegetativo del cultivo.

Simon et al. (1963) encontraron que el áfido ejerce influencias desfavorables en el desarrollo del algodón retardando su maduración y disminuyendo su producción: reduce la altura y el peso de la materia seca en plantas de algodón de 15 días hasta en un 25%. Además las semillas resultantes son de menor peso.

Peña (1965) y Blackman y Eastop (1964) señalan que A. gossypii es conocido como transmisor de 50 enfermedades virales a las plantas, incluyendo virus no persistentes de frijol y chicharo, col, apio, calabaza, dahlia, lechuga, cebolla, chile, soya, fresa, camote, tabaco, etc. Es vector de los virus persistentes de la antocyanosis del algodón, roseta del lirio, lirio asintomático y

mosaico del chilcharo. Metcalf y Flint (1965) lo señalan como transmisor del mosaico del frijol y del pepino, del enanismo amarillento de la cebolla y de la "tristeza" de los cítricos.

4. METODOLOGIA

4.1. Selección de los sitios de muestreo.

En la Reserva del Pedregal de San Angel E. gibbiflora se dispone espacialmente en parches mas o menos discretos (para mayor información sobre la fenología y biología de la planta hospedera ver capítulo 5). En base a este patrón de distribución, se delimitó una zona de aproximadamente 4 hectáreas (zona VI). En esta área se localizaron 24 cuadrantes, consistentes en agrupaciones de la planta, delimitados de manera natural (por grietas, barreras vegetales, rocas etc.), o de forma arbitraria con una superficie promedio de 28 m² y con un número de 30 a 60 inflorescencias por cuadrante.

De la misma manera se eligieron otras 4 zonas (I a IV) donde la planta estuvo bien representada en manchones de unos 200 m², los cuales se dividieron a su vez en tres cuadrantes.

Se trabajó una zona adicional (zona V), en la cual se encontró una alta proporción de plantas con hormigas, por lo que se consideró importante utilizarla con fines comparativos con las demás zonas donde la presencia de plantas con hormigas resultó un evento raro (ver capítulo 8).

Esta zona fue dividida en 12 cuadrantes de 25 m² y con un número promedio de 20 a 60 inflorescencias por cuadrante.

4.2. Muestreo (1988-1989).

El programa de trabajo en campo consistió en un muestreo quincenal a partir de octubre de 1988 a febrero de 1989 (9 muestreos en total).

La zona VI se consideró como parte medular del programa de muestreo. En ella se sortearon y eligieron 10 cuadrantes en cada fecha de muestreo.

En las zonas de la I a la IV se muestrearon 2 cuadrantes en cada ocasión.

Y en la zona V se muestrearon la totalidad de cuadrantes, aunque solo en la fecha correspondiente a la segunda quincena del mes de noviembre.

En cada cuadrante se eligieron de manera aleatoria 10 inflorescencias y se marcaron con una cinta de plástico de color. En una bolsa de plástico de 15 X 25 cm, etiquetada adecuadamente, se colocaron 5 ramas de la inflorescencia. Las ramas se cortaron a todo lo largo de la inflorescencia, cuidando de que no escaparan las hormigas u otros organismos móviles. Una vez traídas de campo, se pusieron en refrigeración para después extraer los organismos de las inflorescencias.

4.3. Extracción.

Diversos autores han propuesto diferentes técnicas para la extracción de los áfidos u otros organismos pequeños de sus plantas hospederas (Gray y Schuh, 1941; Taylor y Smith, 1955; Emden van, 1972; Southwood, 1976; Elliott y Kieckhefer, 1986;). En este

trabajo se utilizó para extraer a los organismos basada en la agitación en agua caliente de la inflorescencia y la posterior recuperación de los organismos por filtración (Apéndice 2). Esta técnica resultó muy adecuada para la extracción de áfidos de las inflorescencias, pues se obtuvo una eficiencia de extracción superior al 95% independientemente del tipo y abundancia de áfidos (Ver apéndice 2).

Los organismos se colocaron en alcohol al 70% y a las muestras de inflorescencias se les contaron el número de flores abiertas, cerradas, botones y flores secas.

4.4. Conteo.

Existen diferentes técnicas de conteo de áfidos: El método volumétrico (Banks, 1954; Strickland, 1954; Pielou, 1961 y Kershaw, 1964), el conteo por cuadrícula (Strickland, 1954) y el método utilizando un contador electrónico (Banks, 1954) entre otros. Aquí se utilizó el método de conteo por cuadrícula (Strickland, 1954) modificado a una mitad, una tercera y una cuarta parte del área total del disco. Para esto se colocó la muestra en una caja petri con alcohol al 70% y se retiraron con pinzas de punta fina todos los organismos asociados a los áfidos (como hormigas, larvas de depredadores, etc.). Después se homogeneizó la muestra y se contaron el número de áfidos de los diferentes estadios, ninfas, huevos y larvas de sirfidos y otros organismos presentes.

4.5. Determinación de los organismos.

La determinación de *A. kossypti* fue realizada utilizando las claves de identificación de pulgones alados de Peña *et al.* (1967), y las claves de Takahashi (1963). En cuanto a la determinación de hormigas se utilizó la clave de Mackay y Mackay (1989). Y los dípteros depredadores fueron determinados por E. Ramirez del Instituto de Biología, UNAM.

4.6. Datos de campo.

De cada uno de los cuadrantes se tomaron las siguientes medidas: Área, características generales y número de inflorescencias. De las plantas muestreadas se registraron el número de inflorescencias por planta, el número de ramas por inflorescencia, la altura de la inflorescencia, el diámetro de la roseta, el número de inflorescencias dentro de un círculo de 1 m de diámetro, así como el número de huevos de sirfido y otros depredadores.

4.7. Datos meteorológicos.

Los datos de temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación, registrados durante el tiempo que duró el estudio, fueron obtenidos de la Estación Meteorológica de la UNAM.

4.8. Porcentaje de ocupación de plantas por áfidos.

Durante 1988 se observó una activa fase de colonización de las estructuras vegetativas de la planta previa a la etapa de floración de E. gibbiflora. Para darse una idea de la importancia relativa de este evento entre julio y octubre de 1989, se estimó el porcentaje de plantas ocupadas por colonias de áfidos.

Se estableció un transecto con un total de 96 plantas donde se registró de manera no destructiva la presencia de áfidos.

4.9. Experimentos complementarios (ciclo 1989-90).

En base a la información generada durante el ciclo 88-89 se implementaron algunos experimentos adicionales durante el ciclo 89-90. Estos experimentos se describen a continuación.

4.9.1. Abundancia y distribución de los sirfidos depredadores.

Se trazó un transecto de 80 m de longitud el cual contenía un total de 320 plantas con 120 inflorescencias. En estas inflorescencias se contaron cada semana el número de huevos y larvas de sirfidos depredadores. Este experimento duró de septiembre de 1989 a febrero de 1990.

4.9.2. Impacto de los depredadores en la formación de colonias de áfidos.

El 16 de octubre de 1990 se escogieron 40 inflorescencias de características más o menos similares, sin ningún áfido presente. A cada una de ellas se le marcaron 5 de sus ramas.

Se trabajaron dos tratamientos de 20 inflorescencias cada uno: El control y el de exclusión de depredadores a mano. El tratamiento de exclusión consistió en la eliminación sistemática, con un pincel, de todos los huevos y larvas de insectos depredadores presentes.

Cada 3 días, además de la exclusión de los depredadores se anotó el número y tipo de áfidos presentes en cada rama, así como el número de huevos y larvas de depredadores presentes y/b eliminados. La duración total de estos registros fue de 28 días.

4.9.3. Impacto de los depredadores sobre el crecimiento de la colonia.

El 15 de octubre de 1990 se escogieron 72 inflorescencias de características más o menos similares, con colonias de áfidos bien establecidas.

Se trabajaron tres tratamientos de 24 inflorescencias cada uno: Control, exclusión a mano y exclusión con capucha.

En el tratamiento de exclusión a mano cada 3 días se le eliminaron con un pincel todos los huevos y larvas de insectos depredadores presentes. En cuanto al tratamiento de exclusión con capucha, al inicio del experimento se les colocó a las inflorescencias una bolsa de tui de una malla de 0.25 cm y de 25 cm de ancho por 30 cm de largo. A estos dos últimos tratamientos se les colocó en la base de

la inflorescencia una barrera de grasa, con la intención de limitar el ascenso de organismos a través de ella.

A los 23 días de iniciado el tratamiento se colectaron 5 ramas de cada una de las inflorescencias y se contó el número de áfidos presentes.

De manera complementaria se hizo una "marcha" de temperatura a lo largo de un día utilizando un CR 21 MICROLOGGET, con registros periódicos de 32 minutos. Se emplearon 2 sensores de temperatura, uno colocado en una inflorescencia con capucha y el otro en una inflorescencia sin capucha. Lo anterior fue con el fin de explorar la posibilidad de un "efecto invernadero" causado por la capucha.

4.10. Análisis y tratamientos de datos.

Los datos de campo y laboratorio fueron procesados, graficados y analizados estadísticamente utilizando los paquetes de computación Quattro (Borland International) y Statgraphics (Statistical Graphics Corporation USA).

En un primer análisis de los datos, en relación con las características de la planta y la abundancia de áfidos, en general éstos no se ajustaron a un modelo de distribución probabilística de tipo normal. Se aplicaron algunas transformaciones con el propósito de mejorar el nivel de ajuste de los datos al modelo, pero solo se consiguieron resultados satisfactorios en algunos casos. Por esta razón y con el objeto de hacer un análisis uniforme de los datos, se aplicaron técnicas no paramétricas de análisis estadístico tales como la correlación de Spearman y el análisis de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1979), salvo en los casos en que ello es señalado en el texto.

Para abordar el estudio de la estructura de edades, se aplicó la prueba de G para el análisis de tabla de contingencia de r X c (Sokal y Rohlf, 1979).

4.11. Estimación de la tasa de cambio poblacional entre muestreos.

Cuando se pretende hacer una descripción cuantitativa de los cambios de la abundancia en el tiempo, es recomendable estimar directamente la tasa de cambio poblacional (evaluada en términos de la fecundidad y supervivencia de los individuos) y su relación con la densidad. En este caso, este tipo de información no fue posible generarla. No obstante, dado que los muestreos se realizaron a intervalos constantes (cada 15 días), nos podemos dar una idea indirecta de las tasas de cambio entre ellos, adoptando un valor R_t , el que será nombrado como tasa de cambio poblacional entre muestreos y será definido como:

$$R_t = \ln (N_t / N_1)$$
 donde N_t y N_1 representan las densidades en el muestreo t y t_1 .

Un valor de $R_t = 0$ indicará que no hay cambio numérico entre muestreos, mientras que un valor positivo o negativo sugerirá un incremento o decremento respectivamente.

5. LA PLANTA HOSPEDERA Echeveria gibbiflora.

5.1. Clasificación taxonómica

Echeveria gibbiflora.

Orden: Rosales
Familia: Crassulaceae
Serie: Gibbiflorae
Género: Echeveria
Especie: gibbiflora

5.2. Descripción.

Echeveria gibbiflora pertenece a la familia Crassulaceae, la cual comprende hierbas o arbustos, usualmente suculentas, con las hojas opuestas o alternas, enteras y sin estípulas. A esta familia pertenecen unos 33 géneros y más de 1300 especies, entre las cuales se encuentra E. gibbiflora, conocida comúnmente como "oreja de burro". Reiche (1977) la define como un arbusto carnoso (suculento), con tallos gruesos de hasta unos 5 cm de diámetro, pudiendo alcanzar hasta 1 m de longitud (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

Las hojas, de dureza moderada, se agrupan en una roseta densa, en la parte superior del tallo, pudiendo presentar 15 o más hojas (Walther, 1972). Estas son de forma obado-espátulada de 12 a 30 cm de largo y de 7 a 15 cm de ancho y están sostenidas por un peciolo corto de 2.5 cm de ancho aproximadamente (Walther, 1972). El haz de las hojas es concavo y el envés aquillado sobre todo hacia la base. En general la venación de las hojas no es visible y su coloración se modifica por la presencia de una cubierta cerosa. En algunos casos se desarrolla un tinte rojo, particularmente en las plantas de sitios soleados, como consecuencia de la concentración de ácido anticianidico (Walther, 1972). La naturaleza de la epidermis está asociada al almacenamiento y conservación de la humedad. Las células epidérmicas son muy pequeñas y no poseen cutícula dura.

La inflorescencia de E. gibbiflora es paniculada, ramificada y laxa, casi siempre solitaria y puede alcanzar más de un metro de altura (Rzedowski y Rzedowski, 1979). El pedúnculo floral tiene hojas semejantes a las de la roseta, pero más reducidas. Los vástagos de floración crecen de la porción inferior de la roseta, madurando en una estación y muriendo después de florecer y producir semillas.

Las flores miden entre 23 y 25 mm de largo, son pediculadas y de color rojo y amarillo. El número de flores por inflorescencia

- Cía dentro del género, y algunas veces alcanzan a producirse hasta 120 o más como en el caso de E. gibbiflora (Parra, 1988).

Las flores son monoicas, con 18 estambres y 5 carpelos con muchos óvulos (Reiche, 1977). El gineceo es apocárpico, los carpelos son libres de la base y están separados, adquiriendo una forma abotellada. Los estilos son erectos y con la madurez se curvan en el ápice (Walther, 1972). Los sépalos son desiguales, lanceolados de 7 mm a 1.5 cm de largo. La corola alcanza de 12 a 14 mm de largo, es de forma cilíndrica y pentagonal, con el ápice ligeramente acampanulado. Los pétalos se encuentran un poco extendidos y ahuecados en la base, donde se disponen los nectarios en forma de elipsoides transversales de unos 3 mm de ancho.

Finalmente, el sistema radicular de E. gibbiflora es con frecuencia superficial y poco desarrollado.

5.3. Biogeografía y habitat.

El género Echeveria tiene una amplia distribución, localizándose desde el SW de Texas hasta el NE de Argentina y a altitudes que van desde los 900 a los 4200 metros (Walther, 1972).

En México se encuentran concentradas la mayoría de las especies del género (117 de 124 descritas), reportándose en 22 estados. Los estados con mayor cantidad de especies son Hidalgo (24 especies), Oaxaca (24 especies) y Puebla (23 especies; Walther, 1972).

A E. gibbiflora la podemos encontrar en el estado de Morelos (Walther, 1972) y en el D.F. En esta última entidad, en Cuajimalpa, Contreras y Tlalpan (Rzedowski y Rzedowski, 1979), así como en el Pedregal de San Angel (Rzedowski, 1954). En la Reserva del Pedregal de San Angel se presenta como un componente importante de la fisonomía de la comunidad, y en algunos sitios llega a poseer hasta más del 50% de la cobertura vegetal (Alvarez et al., 1981).

Climáticamente el género Echeveria, con pocas excepciones, pertenece a regiones templadas, calientes y subtropicales. La mayoría de las especies de Echeveria están habituadas a la carencia casi total de lluvias en invierno y a veranos lluviosos. El género se caracteriza por una preferencia a sustratos rocosos, declives y derrames recientes de lava (Walther, 1972), así como en sitios donde la profundidad del suelo oscila entre 8 y 8 cm.

5.4. Variación temporal: Antecedentes y análisis de resultados.

En su trabajo sobre la biología de la polinización de Echeveria gibbiflora, Parra (1988) menciona que para 1987 el comportamiento fenológico se ajusta al reportado por Hernández (1984). Señala que el patrón de floración se inicia a finales del mes de octubre y alcanza su pico máximo en los meses de noviembre-diciembre, con un promedio de 13.57 flores abiertas por inflorescencia y finaliza en enero-febrero, con 0.53 flores.

El número de inflorescencias por planta es de 1.2 a 1.4. Por su parte, Cruz (1990) menciona que este valor depende del número de hojas que tenga la planta.

La altura de la inflorescencia reportada es de 95.7 cm en promedio y se correlaciona positivamente con el diámetro de la roseta, así como con el número de flores y frutos. Adicionalmente, E. gibbiflora puede reproducirse desde tamaños muy pequeños (6 cm de diámetro), observándose rosetas de hasta 22 cm de diámetro (Parra, 1988; Cruz, 1990).

En el presente trabajo se realizó un conteo quincenal del tipo y número de flores por inflorescencia, entre octubre de 1985 y febrero de 1989 (ver metodología). Los resultados se presentan a continuación, complementando y/o contrastando la información generada por Parra (1988) y Cruz (1990).

Como es de esperarse, varias características de la planta pueden cambiar a lo largo de un ciclo anual, tal es el caso del diámetro de la roseta. La Figura 4 muestra la variación del diámetro mayor de la roseta, el cual alcanza valores cercanos a los 40 cm (en octubre). No obstante, ocurre una rápida reducción hasta situarse alrededor de los 15 cm en el mes de noviembre, donde se mantiene hasta el final del muestreo. Algunos registros posteriores sugieren que el diámetro promedio de la roseta puede situarse en valores inferiores a los 10 cm, en los meses más secos. Esta drástica reducción está claramente asociada a la estacionalidad de las lluvias y las presiones impuestas por el déficit hídrico posterior.

Los problemas hídricos no sólo se pueden ver reflejados en el diámetro de la roseta, sino también en la tendencia de la inflorescencia a secarse (Figura 5): el número de flores secas se incrementa rápidamente hasta que en el sexto muestreo, más del 90% de las flores están secas, y para finales de enero este porcentaje va de casi el 100%.

La Figura 6 muestra el número promedio de flores frescas de diferentes tipos: botones, flores cerradas, y flores abiertas. Como puede observarse, tanto el número de flores abiertas y cerradas se incrementan hasta alcanzar valores máximos a mediados de noviembre, mientras que el número de botones, disminuyen desde el primer muestreo.

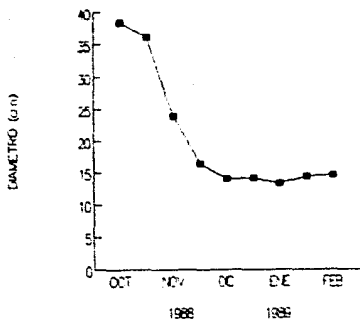


Figura 4 Variación temporal del diámetro mayor de la rama de *E. gibbiflora*.

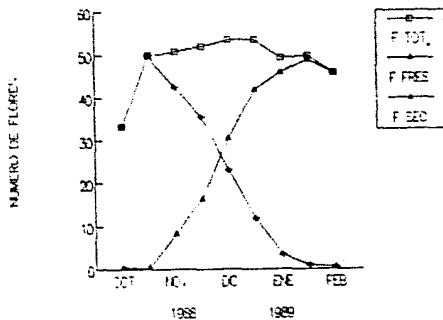


Figura 5 Variación temporal del número de flores presentes en 5 ramas de inflorescencias de *E. gibbiflora* (FTOT = número de flores totales, FFRES = número de flores frescas y FSEC = número de flores secas).

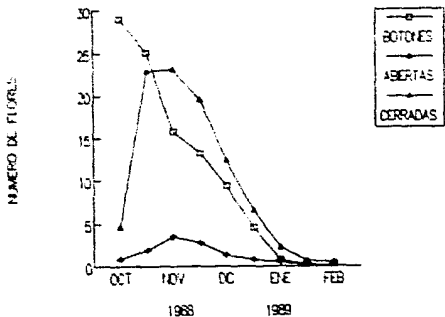


Figura 6 Variación temporal del número y tipo de flores frescas presentes en 5 ramas de inflorescencia de *E. gibbiflora*.

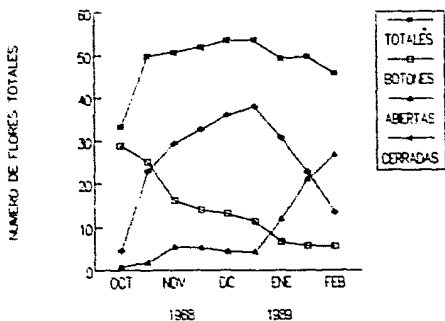


Figura 7 Variación temporal del número y tipo de flores totales (secas y frescas) presentes en 5 ramas de inflorescencia de *E. gibbiflora*.

De las flores frescas presentes en cada muestreo se aprecia que la proporción de flores abiertas se mantiene por debajo del 10%, hasta que a principios de enero su importancia se incrementa rápidamente, de tal forma que la mitad o más de las pocas flores frescas presentes, están abiertas.

Otro aspecto interesante es que el número de flores totales permanece prácticamente constante a finales del mes de octubre, en un valor promedio de 58 flores en 5 ramas (Figura 7). Sin embargo la proporción de botones decae en forma consistente desde el primer muestreo donde contribuye con casi el 90% de las flores totales presentes. A finales del mes de diciembre, este valor solo es de alrededor del 10%. El número de flores abiertas muestra un rápido incremento a partir del mes de enero hasta alcanzar un valor de casi 60% al finalizar los registros.

En otro orden de cosas, en un trabajo reciente (Cruz, 1990) evaluó algunas características de las plantas, comparando entre la "época de lluvias" (mayo-septiembre) y la "época de sequía" (febrero-abril). Así, sugiere que la altura de la planta se incrementa desde 12 a 30 cm en plantas agrupadas. Algo similar ocurre con la producción y expansión foliar: la tasa de producción se incrementa desde 8 hasta 3.2 hojas/planta/mes. Además, durante la época de lluvias se observan incrementos en el área foliar promedio por hoja de hasta un 75%.

De forma similar, el número de hojas por planta en promedio es de 7.1 a 7.7 hojas, incrementándose en la época de lluvias hasta 11.5 a 12 hojas por planta (Cruz, 1990). A partir de septiembre se aprecia una pérdida de hasta 7 hojas por planta. Curiosamente, la vida promedio de las hojas que nacen en época de lluvia es de unos 35 días, mientras que en las de sequía, dicho valor es de hasta 6 meses.

Como puede esperarse a partir de la información anterior, los patrones de deficiencia hídrica a la cual se ven sometidas las plantas de *E. gibbiflora* no sólo pueden tener importantes efectos sobre la fisiología y biología poblacional de la planta, sino también sobre la calidad de ésta como recurso alimenticio de sus herbívoros y por tanto, sobre la dinámica poblacional de éstos.

6. FLUCTUACION POBLACIONAL Y ESTRUCTURA DE EDADES

6.1. Introducción

Como se mencionó con anterioridad, uno de los aspectos relevantes que aborda la Ecología de poblaciones, es la variación temporal en la abundancia de los individuos de una población, asociada a las causas que las determinan (Begon et al., 1986). Así pues, el primer paso que debe realizarse al abordar el estudio ecológico de una población, es la descripción más o menos detallada de la fluctuación poblacional.

La densidad de una población en un momento dado, depende de la cantidad de individuos que se incorporan o desaparecen de la población. Esto es, los cambios numéricos son consecuencia del balance entre los procesos ecológicos básicos: de natalidad, mortalidad, emigración e inmigración.

En la naturaleza se aprecia una gran variedad de patrones de variación temporal. Algunas poblaciones muestran niveles persistentes de abundancia relativamente bajos, en comparación con los recursos disponibles (Cappuccino, 1987). Otras alcanzan niveles tan altos que causan daños importantes a su planta hospedera. Otras permanecen por periodos más o menos largos a niveles endémicos, seguidas de explosiones demográficas. También las hay que presentan fluctuaciones más bien cíclicas, con intervalos regulares. Hay poblaciones que tienden de manera consistente a retornar a ciertos rangos de densidad, mientras que otras fluctúan de una manera más errática, sin un patrón aparente. Hay poblaciones cuyas variaciones temporales tienden a ser sincrónicas para diferentes lugares, mientras que en otras, dichas variaciones presentan patrones diferentes (Begon et al., 1986). Dentro de este contexto, uno de los principales retos de la Ecología es la dilucidación de los factores y mecanismos que permitan dar una explicación coherente a los diferentes tipos de comportamiento observados.

Las descripciones de la fluctuación poblacional deben tomar en cuenta diferentes escalas espaciales y temporales de trabajo. En relación con el componente espacial, varios estudios realizados por Slatkin y Levin (Addicott, 1978a) han mostrado que los patrones generales observados para los individuos que habitan un área más o menos extensa (metapoblación), pueden ser o no diferentes a los apreciados cuando se estudian porciones discretas de la misma (poblaciones locales). Con frecuencia, las poblaciones locales pueden mostrar patrones contrastantes entre sí y ser una fuente importante de información.

En el caso del Pedregal, una inflorescencia o planta puede constituir una unidad discreta de hábitat para los áfidos. En ella éstos se encuentran interactuando de forma directa entre sí, y por tanto, se hayan sometidos a tasas de natalidad, mortalidad, migra-

ción y emigración particulares. Así pues, las plantas o las inflorescencias en su caso, pueden ser consideradas como criterio para definir las poblaciones locales de áfidos en el Pedregal de San Angel.

No obstante, es difícil hacer estudios no destructivos en poblaciones de áfidos muy abundantes, como en nuestro caso, por lo que no es posible por el momento hacer una descripción detallada de lo que sucede a nivel de las inflorescencias. En contrapartida, si podemos describir lo que ocurre a nivel de algunos parches (zonas) y con los datos totales por muestreo.

De manera adicional, si consideramos el componente temporal en los estudios de insectos se pueden usar dos escalas de trabajo. Una a corto plazo, que considera los cambios que ocurren durante un ciclo anual (o estacional). Y otra a largo plazo, que considera las variaciones registradas entre diferentes años. Si bien ambas informaciones son complementarias, también es cierto que abordan problemas diferentes de la población, dado que la misma pudiera estar sujeta a diferentes factores y mecanismos ambientales. En el caso del presente trabajo, y como ya se ha anotado previamente, los registros cuantitativos se han centrado en lo que ocurre a una escala intraanual y en especial en la estación de floración de E. gibbiflora.

Los áfidos tienen como característica principal el ser muy abundantes. Por ejemplo, una hectárea de campo de frijol puede llegar a producir 4000 millones de alados del áfido negro del frijol (Aphis fabae) y el áfido del cereal Metopolophium dirhodum, puede alcanzar densidades poblacionales de 220 millones por cultivo o 1000 millones por hectárea de trigo (Dixon, 1985b). En contraste, otras poblaciones de áfidos pueden mantenerse a densidades más o menos bajas a lo largo del año, pudiéndose establecer un conteo directo de los mismos sin emplear técnicas destructivas (Eiko, 1966; 1969).

Finalmente, la estructura poblacional es otro de los aspectos importantes que deben considerarse al describir la variación temporal de una población. Las poblaciones no están compuestas de individuos idénticos y se tiene que considerar esto, en especial lo referente a la edad, el sexo y algunos rasgos de importancia ecológica, que pudieran ser importantes para definir y entender los patrones de cambio en las abundancias. Entre estos últimos se encuentra la forma alada o áptera.

La información ecológica sobre la estructura de edades en general es considerable. En el caso de los áfidos en particular, Dixon (1985a y b) menciona que generalmente éstos muestran una estructura de edades inestable. En este orden de ideas, es de especial interés el hecho de que un componente de la estructura poblacional como es la proporción de individuos alados, se vea afectado básicamente por la densidad de áfidos y el deterioro de la

planta hospedera (Dixon, 1985b). Esta relación es de especial importancia, ya que tradicionalmente se ha apreciado que los adultos alados juegan un papel más relevante en la dispersión, mientras que los ápteros lo hacen para la reproducción. En estudios sobre subfamilias altamente polimórficas, como son Aphidinae, Chaetophorinae y Lachninae se demuestra que los Áfidos alados son menos fértiles que los ápteros (Dixon, 1985b).

En el presente capítulo abordamos la descripción de la fluctuación y estructura poblacional de A. gossypii, durante la época de floración de su planta hospedera E. gibbiflora.

6.2. Variación temporal de Aphis gossypii en el Pedregal de San Angel.

Los patrones de fluctuación poblacional de A. gossypii a nivel general del Pedregal, presentan básicamente dos fases de colonización (e incremento poblacional), con sus respectivas disminuciones.

La primera de ellas coincide con el inicio de la época de lluvias en mayo, y por tanto, con la renovación de las estructuras vegetativas de E. gibbiflora. Los datos tomados entre julio y octubre de 1989 (Figura 6), muestran el inicio de esta activa fase de redistribución y colonización de las plantas: más del 60% de ellas llegan a ser visitadas (julio) y en su mayoría se observan claros indicios del establecimiento de colonias en las hojas. Sin embargo, previo a la floración, la abundancia de áfidos decae drásticamente, de tal forma que para el mes de octubre solo pueden localizarse en menos del 10% de las plantas. A la fecha carecemos de información cuantitativa más detallada de esta fase, pero los patrones son claros.

A fines de octubre se hace evidente una segunda fase de colonización, pero ahora sobre las inflorescencias en desarrollo. Es en esta fase en la que el áfido se hace especialmente conspicuo y abundante sobre la planta, como lo muestran los datos de campo registrados entre octubre de 1988 y febrero de 1989 (Figura 6). En poco más de un mes, en el 100% de las plantas se observarán colonias bien establecidas de áfidos, casi la totalidad de ellas en las inflorescencias.

La población de áfidos, en esta última fase, crece rápidamente alcanzando densidades máximas muy elevadas a fines de diciembre y principios de enero (Figura 9a), con una densidad promedio máxima de 1454 (± 75.7) áfidos en 5 ramas de inflorescencia, lo que equivale a una densidad aproximada de 3000 áfidos por inflorescencia. No obstante, se han encontrado inflorescencias con alrededor de 13 000 áfidos. Es claro que estos niveles de abundancia no pueden mantenerse por mucho tiempo, y la población decae hasta prácticamente desaparecer a finales de febrero.

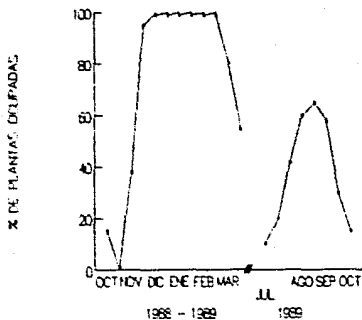


Figura B Proporción de plantas hospederas ocupadas por colonias de *A. gossypii*. La figura muestra las dos fases de incremento poblacional que ocurren a lo largo del año.

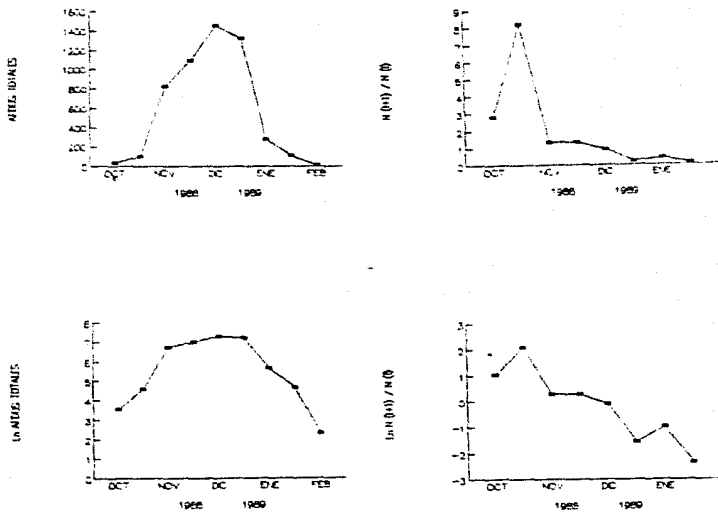


Figura 9 Fluctuación poblacional y tasas de cambio poblacional entre muestreos para *A. gossypii* Glover en la Reserva del Pedregal de San Angel durante el ciclo 1988-1989, en escalas aritméticas (a y b) y logarítmicas (c y d). $N(t)$ representa la densidad de Aífidos promedio, estimada para el muestreo t (ver texto), a partir de los datos totales.

No debe perderse de vista que las inflorescencias son un recurso efímero, ya que como se señaló en el capítulo anterior la inflorescencia se va secando progresivamente hasta que a principios de febrero está se haya completamente seca. Por lo tanto, es de esperarse que la población de Áfidos decaiga, en consecuencia.

Los datos que han estado generando otros autores (Aguilar y Meneses, com. pers.) sugieren que A. gossypii permanece todo el año sobre las hojas de Echeveria aunque a densidades muy bajas. De esta forma, no es indispensable para el Áfido la presencia de otras plantas hospederas alternativas para completar su ciclo de vida.

Por otro lado la estimación de la tasa de cambio poblacional entre muestreos (R_t , ver metodología) en la fase de crecimiento poblacional correspondiente a la época de floración de E. gibbiflora muestra un patrón de comportamiento poblacional interesante: El valor de R_t decae casi constantemente durante toda la extensión del registro (Figura 9d), con excepción del segundo muestreo donde se observa un incremento. Estas tendencias también son observadas a nivel de zona, tanto en lo referente a la fluctuación en general (Figura 10) como a los valores de R_t .

Los resultados anteriores sugieren que a lo largo de la estación, la población de Áfidos no crece en forma exponencial, pues en tal caso, R debía mantenerse más o menos constante. Aunado a lo anterior las observaciones de campo sugieren que la competencia intraespecífica puede estar jugando un papel importante en la determinación de la dinámica poblacional de A. gossypii. En el caso de inflorescencias con altas densidades de Áfidos, se nota con claridad el efecto del acinamiento, la existencia de limitaciones espaciales, así como la acumulación de desechos azucarados que probablemente afecten la supervivencia, movilidad y desarrollo de los organismos. La importancia de este efecto densidad-dependiente fue evaluado por Wellings *et al.* (1985) al trabajar con el Áfido Drepanosiphum platanoideis que utiliza como hospedera a Acer pseudoplatanus. En este caso el apinamiento tuvo importantes efectos sobre la tasa de fecundidad (reflejada en el número de embriones) y la tasa de desarrollo.

De esta forma si bien los datos pudieran indicar un patrón de crecimiento autorregulado, en realidad la dinámica poblacional del Áfido bien puede ser más compleja que la correspondiente a un modelo logístico simple como se discute más adelante en el capítulo 12.

Los patrones de abundancia y cambio poblacional descritos con anterioridad corresponden a una escala de metapoblación y por tanto es un resultado sumativo de las características poblacionales a nivel de inflorescencia (poblaciones locales). Una primera imagen sobre la variación temporal de A. gossypii en el Pedregal, es la de una serie de poblaciones continuas locales relativamente independientes, cada una de ellas creciendo en forma logística sobre un recurso efímero. La heterogeneidad (o variabilidad espacial) tanto del recurso como de los parámetros poblacionales (tasa de natalidad, mortalidad y migración), sería determinante para la definición de

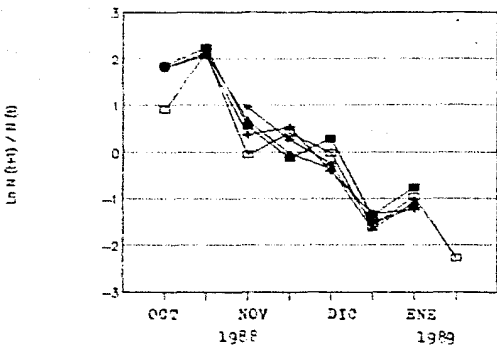
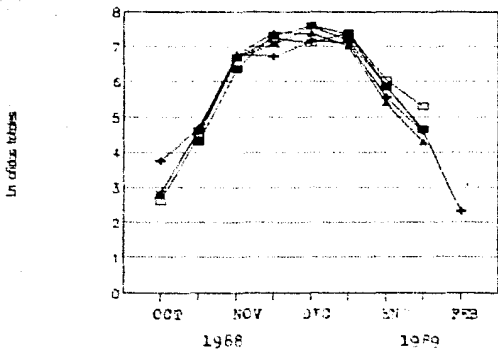


Figura 10 Fluctuación y tasas de cambio poblacional entre muestreos para *A. gossypii* Glover en la Reserva del Pedregal de San Angel, en las diferentes zonas muestreadas (zona VI ◻, zona IV ▲, zona III ◆, zona II ◄ y zona I ●).

los patrones de variación espacial y temporal de los áfidos a nivel de todo el Pedregal (metapoblación).

6.3 Abundancia de áfidos y características de la planta hospedera.

En el presente apartado analizamos brevemente la relación entre la abundancia de áfidos que se presentan en una planta y algunas características morfológicas y fenológicas medidas durante los muestreos.

El cuadro 2 resume los resultados de la correlación de Spearman correspondientes. En general las características medidas de las plantas no muestran patrones consistentes en cuanto a su relación con el número de áfidos. De los casos que resultaron significativos (a un nivel de $\alpha = 0.05$) pueden hacerse dos comentarios: 1) solo en los muestreos 2, 6 y 7 se encontraron correlaciones con la altura de la inflorescencia y el diámetro de la planta. Como se mencionó con anterioridad, a su vez estas dos variables están correlacionadas entre sí. No obstante, esta relación parece ser trivial ya que la mayor cantidad de áfidos presentes puede deberse simplemente a un mayor espacio disponible. 2) Un patrón más consistente, es el sugerido por la correlación entre la proporción de flores secas y el número de áfidos totales, donde se aprecia una correlación negativa entre ambas variables del sexto al octavo muestreo que señalan la fase de decaimiento en la abundancia de áfidos. Este último resultado recalca la importancia del estado hídrico de la inflorescencia como determinante de la abundancia de áfidos.

6.4. Abundancia de Aphis gossypii y características climáticas.

Durante el periodo de estudio de 1966, la precipitación se mantuvo muy baja durante casi todo el tiempo, a excepción del mes de enero donde se presentaron lluvias esporádicas las cuales alcanzaron un pico de alrededor de 2 mm (Figura 11). Las temperaturas máximas y mínimas por su parte, se mantuvieron fluctuantes durante este mismo periodo pero sin que se observara una clara tendencia general a aumentar o disminuir conforme se avanzaban los muestreos. Como referencia el valor promedio de la temperatura máxima durante el periodo de muestreo fue de 22.9°C y la mínima de 5.16°C. El patrón de variación temporal de A. gossypii en este periodo no parece mostrar ninguna asociación con los cambios de precipitación y temperatura. De lo anterior se desprende que la precipitación y temperatura no intervienen en forma directa en la realización del ciclo poblacional del áfido en esta época del año. En todo caso su efecto se vería más bien reflejado, de manera indirecta a través de la calidad o características hídricas de la planta, como se señaló anteriormente.

En contraste, la primera fase de incremento poblacional del Áfido correspondiente a la época de prefloración de E. gibbiflora se presenta durante el periodo de lluvias. Los valores de precipitación

CUADRO 2 Correlación de Spearman del número de hijos totales presentes en una inflorescencia con diferentes características de la planta hospedera.

MUESTRO	ALT. INF.	DIAMETRO	VEGIDAD.	FSECFITOS	FABF.FITOT
1	0.0672 94	0.0482 94	0.0548 94	-	-
	0.5131	0.6491	0.3119	-	-
2	0.3204 93	0.3616 93	-0.1174 93	-	-
	0.0118	0.0044	0.3351	-	-
3	0.1001 98	-0.0253 98	0.1293 98	0.0945 98	0.2708 98
	0.3421	0.8434	0.2029	0.3519	0.0076
4	0.0607 97	-0.0247 97	0.2104 97	0.103 97	-0.1653 97
	0.5586	0.2116	0.0424	0.3155	0.0709
5	0.1027 100	0.0074 100	0.13 100	0.0451 100	-0.0562 100
	0.3097	0.4410	0.196	0.6537	0.5763
6	0.3056 100	0.2718 100	-0.1631 100	-0.4043 100	0.3056 100
	0.0025	0.0025	0.1119	0.071	0.0024
7	0.2278 100	0.204 100	-0.1561 100	-0.5715 100	-
	0.0254	0.0424	0.1145	0	-
8	0.201 50	-0.0301 50	0.1687 50	-0.3376 50	-
	0.1635	0.6346	0.2426	0.0161	-
9	-0.2107 50	0.2415 50	0.2703 50	-	-
	0.1275	0.091	0.0585	-	-

ALT. INF.: altura de la inflorescencia
 DIAMETRO: diámetro de la base
 VEGIDAD.: espesor de un metro cuadrado
 FSECFITOS: proporción de fibras secas
 FABF.FITOT: proporción de fibras abiertas frescas
 La primera cantidad es el coeficiente de correlación de Spearman
 La segunda cantidad es el tamaño de la muestra
 La tercera cantidad es el nivel de significancia
 - no hubo datos suficientes para hacer el análisis

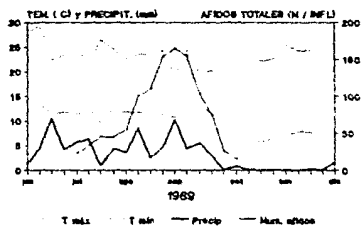
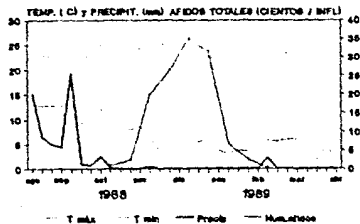


Figura 11 Variación temporal de la temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación durante los periodos de estudio. La figura incluye los valores de abundancia de áfidos estimados.

siempre son mayores que en la época de floración y en general se mantienen por arriba de los 4 mm, con un pico en el mes de septiembre de casi 11 mm. El decaimiento en la precipitación coincide con la disminución en la abundancia de Áfidos. Sin embargo, ello no implica causalidad necesariamente.

En relación con la temperatura durante esta época, la temperatura mínima fluctúa alrededor de una media de 10.6°C, mientras que la temperatura máxima mostró variaciones más drásticas con un promedio de 22.4°C. De esta forma, el rango entre las temperaturas máxima y mínima es menor que el que se presenta en la segunda fase de incremento poblacional de Áfidos.

Los datos anteriores sugieren que durante la época de prefloración, las condiciones de temperatura y humedad son más benignas para la población de Áfidos. A pesar de ello la abundancia de Áfidos en esta fase es menor que en la época de floración, por lo que al parecer no son estos factores climáticos los que están determinando los niveles de abundancia de A. gossypii en la Reserva del Pedregal de San Angel.

6.5. Estructura de edades y su variación espacial y temporal.

Para la descripción de la estructura de edades y su variación en el tiempo, se considerarán aquí solo los cuatro estadios juveniles y los adultos, de manera independiente a su estatus de alados o ápteros (relación que se analizará más adelante). Debe recordarse que estos son los únicos grupos de edad definibles, pues no se han encontrado individuos sexuales.

El análisis de la tabla de contingencia, aplicado a los datos totales por muestreo, sugiere una estructura de edades inestable en sentido temporal ($G = 992.7$; $g1 = 32$; $P < 0.001$). En adición la aplicación de la prueba STP para el análisis de la homogeneidad de muestras (Sokal y Rohlf, 1979), señalan (con excepción de la prueba que compara los muestreos 8 y 9) que existen diferencias significativas en la estructura de edades entre todos los muestreos (Cuadro 3).

De modo complementario la prueba de G también sugiere que no hay una estructura de edades similar entre cuadrantes (cuadro 4), para ninguno de los muestreos. En otras palabras los datos indican que para A. gossypii se presenta una estructura de edades inestable, también en su sentido espacial.

Los resultados anteriores son esperables para organismos como los Áfidos, lo cual se ha reportado en trabajos anteriores (Hughes y Gilbert, 1968; Dixon, 1977, 1985b; Chambers et al., 1985). Esto debe tomarse en cuenta en estudios ecológicos ya que varios de los métodos implementados para la estimación de los parámetros poblacionales de Áfidos se basan en la suposición de una estructura estable de edades (Hughes, 1963; Chambers et al., 1985).

CUADRO 3 Comparación de la estructura de edades de *A. caryinii* entre pares de muestreos utilizando la prueba "a posteriori" STP, de homogeneidad de muestreos (Sokal y Rohlf, 1979).

NUESTREOS apareados	S CALCULADA	g.l.	F TABLAS	α=0.005
4 5	61.665	4	14.86	*
5 7	62.3503	4	14.86	*
9 8	0.3265	4	14.86	NS
6 7	89.623	4	14.86	*
3 4	166.7375	4	14.86	*
5 6	163.7223	4	14.86	*
7 8	121.479	4	14.86	*

g.l. = grados de libertad

El chi-cuadrado se utilizó en tablas de contingencia para comparar la estructura de edades de *A. gossypii* entre cuadrantes. Aplicado a los diferentes muestreos.

MUESTREO	G	g.l	χ^2 tablas	sig.0.005
1	230.319	32	14.079	*
2	1941.252	32	5.2	*
3	1905.159	32	10.23	*
4	1554.479	32	13.004	*
5	1745.924	32	14.301	*
6	1557.268	32	19.358	*
7	589.446	32	14.213	*
8	322.523	32	21.179	*
9	103.449	32	31.225	*

g.l.º grados de libertad

G= G calculada

La descripción gráfica de las variaciones temporales de la estructura de edades se ilustra en la Figura 12. Como puede apreciarse, si se toma como referencia al primer estadio ninfal (N1N1), el valor inicial de 56% se ve reducido de manera sustancial en el segundo muestreo (a solo 36%). Posteriormente se inicia un incremento en (N1N1) hasta adquirir un valor de 67% en el sexto muestreo. A partir de entonces, sufre un decaimiento que culmina con un porcentaje del 40% en el octavo y noveno registro.

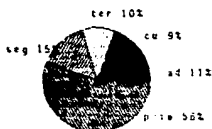
El decaimiento de N1N1 entre el primero y segundo muestreo difícilmente puede atribuirse a errores metodológicos, considerando el número elevado de plantas evaluadas (entre 180 y 200 por muestreo). Es posible que dicha tendencia sea el resultado de los procesos de dispersión y colonización de plantas hospedadoras que se registran en las primeras fases del crecimiento poblacional. Así en el primer muestreo, mientras que en algunas inflorescencias hay colonias bien establecidas y en activo crecimiento, en muchas otras o aún no están colonizadas, o están siendo ocupadas por sólo unos cuantos individuos. Así pues la estructura de edades obtenida para el primer muestreo sería un reflejo de la dominancia de las colonias mayores.

Otro aspecto interesante es que la proporción de N1N1 está consistentemente correlacionada con la abundancia de áfidos en cada uno de los muestreos, esto es, dicha proporción tiende a ser mayor entre más áfidos haya en una inflorescencia. En contrapartida, la proporción de adultos se correlaciona en forma negativa y significativa con la abundancia de áfidos, con excepción del segundo muestreo (cuadro 5).

En relación con las fechas de muestreo, los adultos (AD) tienden a ver reducida su proporción, ya que del 10% de los primeros registros se ubicarán en alrededor del 5% a partir del cuarto (con excepción del quinto; Figura 13). La proporción (N1N1)/(AD) tiende a incrementarse hasta un pico en el sexto muestreo (Figura 14). Es claro que para nuestro sistema de estudio esta razón no puede tomarse directamente como una medida de la fecundidad de los adultos, ya que se debe considerar también la posibilidad de que estos últimos se dispersen activamente conforme la abundancia de áfidos se incrementa, pero a la vez contribuyen con descendencia para la planta original.

Por otro lado, la Figura 15 muestra las variaciones temporales de la proporción de los diferentes estadios ninfales. Estos resultados indican que el primer estadio es mucho más variable que los demás. Como resultado, la relación (N1N1)/(N1N2) tiende a ser mayor en los muestreos intermedios. Una posible explicación a este fenómeno podría estar relacionada con una mayor mortalidad de las N1N1 conforme la abundancia de áfidos se incrementa. Esto es, lo que se observa no es más que el reflejo de un "alto" reclutamiento de individuos de N1N1 y un "bajo" reclutamiento de N1N2. Esto explicaría hasta cierto punto el comportamiento observado en Rt.

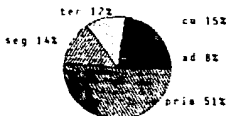
PRIMER MUESTREO (17 OCT 86)
D = 80



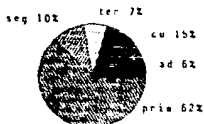
SEGUNDO MUESTREO (3 NOV 86)
D = 24



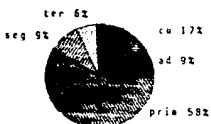
TERCERO MUESTREO (23 NOV 86)
D = 180



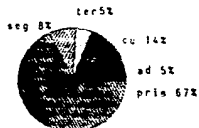
CUARTO MUESTREO (7 DIC 86)
D = 222



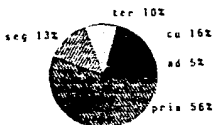
QUINTO MUESTREO (23 DIC 86)
D = 248



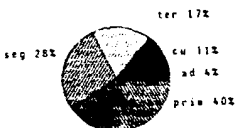
SEXTO MUESTREO (16 ENE 87)
D = 219



SEPTIMO MUESTREO (28 ENE 87)
D = 68



OCTAVO MUESTREO (9 FEB 87)
D = 256



NOVENO MUESTREO (27 FEB 87)
D = 21

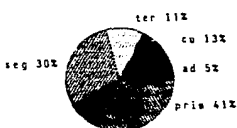


Figura 14. Variación temporal de la estructura de edad de *A. gossypii*. AD = adultos aptos y alados, CU, TER, SEG y PRIM = ninfas de cuarto, tercero, segundo y primer estadio respectivamente. D = densidad de arídeos totales.

CUADRO 5 Correlación de Spearman del número de áfidos totales presentes en una inflorescencia con la proporción de ninfas, proporción de adultos y con la relación apteros/alados del cuarto estadio.

MUESTRO	NINI/AFT	AD/AFT	AFT4/AL4
2	0.1906	-0.1345	-0.0509
	162	165	20
	0.0156	0.0879	0.5664
3	0.5715	-0.448	-0.0491
	195	195	170
	0	0	0.5666
4	0.6769	-0.6735	0.0998
	175	175	163
	0	0	0.1971
5	0.3853	-0.2795	-0.1666
	161	165	16
	0	0.0009	0.0313
6	0.2333	-0.3001	-0.2784
	172	176	177
	0.0019	0.0001	0
7	0.2397	-0.265	0.0064
	156	156	143
	0.0028	0.001	0.925

La primera cantidad es el coeficiente de correlación de Spearman
 La segunda cantidad es el número de inflorescencia tomada para el análisis
 La tercera cantidad es el nivel de significancia
 NINI/AFT: relación de ninfas de primer estadio contra áfidos totales
 AD/AFT: relación de adultos totales contra áfidos totales
 AFT4/AL4: relación de apteros y alados de cuarto estadio
 Nota: para el análisis no se tomó en cuenta el muestreo 1, 8 y 9 por la gran cantidad de cercos presentes en el registro.

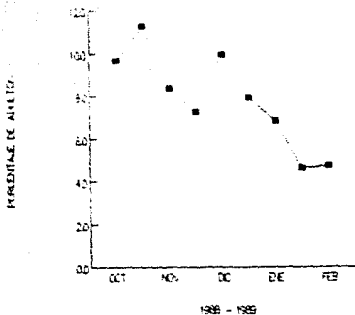


Figura 13 Variación temporal del porcentaje de adultos (ápteros y alados) de *A. gossypii* Glover, con respecto al total, en la Reserva del Pedregal de San Angel.

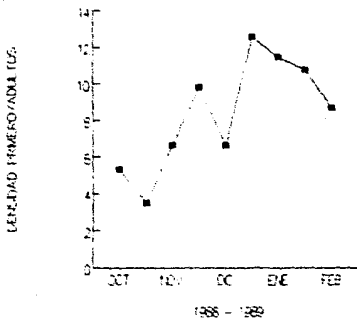


Figura 14 Variación temporal de la proporción de ninfas de primer estadio y adultos totales de *A. gossypii* en la Reserva del Pedregal de San Angel.

La estructura de edades suele ser un reflejo de los procesos ecológicos en los que se ve inmersa una población y tienen una función básicamente descriptiva. Sin embargo, como en este caso, la descripción de las características y cambios en la estructura de edades puede sugerir hipótesis y/o señalar aspectos importantes que deben ser explicados de un modo adecuado mediante estudios y experimentos específicamente diseñados.

6.6. Relación Aptereros/alados.

La estructura poblacional de A. gossypii en el Pedregal se ha complementado con el análisis de la proporción Aptereros/ alados (AP/ALA) y su comportamiento entre los diferentes muestreos. En este trabajo solo se reportan los resultados para la proporción Aptereros alados para el cuarto estadio, donde ya es posible distinguir el tipo de adultos que van a generar. Los análisis utilizando a los adultos dan resultados similares en algunos casos y en otros los patrones son menos consistentes. Ello posiblemente como consecuencia de que, para el momento del muestreo, pudieron ya haber ocurrido algunos eventos de dispersión o migración de los adultos fuera de la planta hospedera.

La proporción (AP/ALA), muestra una clara tendencia a disminuir en los muestreos intermedios, cuando se consideran tanto las NiNa (Figura 16) como los AD. Como se vió con anterioridad estos muestreos también registran los valores mas altos de abundancia de Áfidos, de tal forma que las correlaciones entre dicha proporción y la abundancia de Áfidos por muestreo son altamente significativos ($P < 0.05$) y de pendiente negativa.

Cuando se considera el análisis de la correlación entre el número de Áfidos presentes en una inflorescencia con la proporción Aptereros/ alados del cuarto estadio (Cuadro 5) se observa otro patrón interesante: solo en los muestreos 5 y 6, señalados como los de mayor abundancia de Áfidos, muestran correlaciones negativas y significativas. Estos resultados apoyan la idea del efecto negativo de la densidad sobre la proporción Aptereros/alados siempre y cuando, la abundancia de Áfidos sea tal que provoque efectos de apiñamiento importantes, lo cual no siempre ocurre en los demás muestreos.

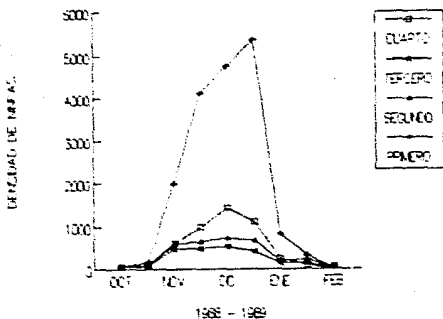


Figura 15 Variación temporal de la densidad de los diferentes estadios ninfales de *A. gossypii* en la Reserva del Pedregal de San Angel.

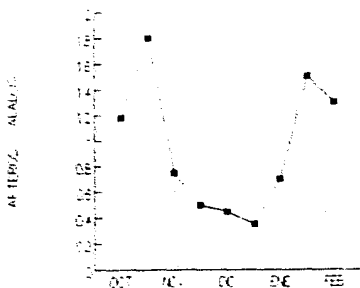


Figura 16 Variación temporal de la proporción Apterous/alados del cuarto estadio de *A. gossypii* en la Reserva del Pedregal de San Angel.

7. PATRONES DE VARIACION ESPACIAL

7.1 Introducción

El número de individuos en una población cambia continuamente en el tiempo y el espacio. El capítulo anterior se centró en la fluctuación poblacional de A. rossyipi y ahora corresponde describir la posición de los individuos en el ambiente (disposición espacial) y la forma que ésta cambia en el tiempo.

Como consecuencia de la reproducción, de la interacción con otros organismos de la misma o diferente especie, del movimiento y la dispersión individuales, así como de la influencia de algunos factores físicos y químicos (temperatura, luz, características edáficas, humedad, etc.), los miembros de una población animal pueden agruparse en apiñamientos, distribuirse continuamente y/o mezclarse entre sí, dentro de las unidades espaciales disponibles.

Los patrones de disposición espacial han sido englobados dentro de tres tipos básicos (Krebs, 1978; Begon et al., 1966):

- 1.- Al azar, que ocurre cuando no hay interferencia entre individuos y se presenta la misma probabilidad de que un organismo ocupe cualquier punto en el espacio.
- 2.- Regular (o uniforme), cuando cada individuo tiene la tendencia de evitar a otros, o bien, cuando la cercanía con ellos aumenta la probabilidad de morir o abandonar la población.
- 3.- Agregada (contagiosa o apiñada), que ocurre cuando todos los miembros de una población tienden a concentrarse en un lugar particular del ambiente, y/o cuando se atraen unos a otros.

Para abordar la descripción cuantitativa de los patrones de disposición espacial de una población, se han usado diferentes índices y modelos de distribución probabilística. Entre estos últimos, los más utilizados son los modelos de Poisson y la Binomial Negativa (B.N.).

El modelo de Poisson describe patrones de disposición acarozo, y su característica sobresaliente es que la varianza y la media poblacional son estadísticamente similares. Dada esta última propiedad, y la sencillez de su uso, el modelo de Poisson ha sido muy utilizado como punto de referencia para contrastar hipótesis acerca de la disposición espacial en todo tipo de poblaciones (Poole, 19 ; Ludwig y Reynolds, 1966), o para la derivación de una gran cantidad de los índices que se utilizan en la actualidad.

Por su parte, el modelo de la B.N. tiene la capacidad para describir un amplio espectro de situaciones, desde acarozas hasta agregadas. No obstante, su uso se ha centrado en la descripción de disposiciones de tipo contagioso, y muchas poblaciones de insectos han mostrado un buen ajuste a este modelo (Scutwood, 1979). Para la B.N., el parámetro más importante es la "k". Específicamente, cuando

k tiende a infinito el modelo se aproxima al de la Poisson. Así pues, el valor de $1/k$ es una medida del grado de apiñamiento poblacional.

Como se señaló en párrafos anteriores, los valores de la varianza y la media se han usado ampliamente para generar diferentes índices de agregación, entre los cuales se pueden señalar los siguientes (Ludwing y Reynolds, 1988):

1. Índice de dispersión.

$$ID = V/M$$

ID > 1 agregada
ID = 1 azarosa
ID < 1 uniforme

donde V = varianza
M = media

2. La k de la B.N.

$$k = (M)/(V-M)$$

Cuando k tiende a infinito, es más azarosa.
Entre más pequeña es k, es más agrega

da.

3. El índice de David y Moor

$$IC = (V/M) - 1$$

IC = 0 azarosa
IC = -1 uniforme
IC = n-1 agregada

4. El índice de Green

$$GI = (V/M) - 1/n - 1$$

GI = 0 azarosa
GI = 1 agregada

donde n = Núm. total de organismos.

Es importante recalcar que los dos primeros índices son muy utilizados en la literatura. No obstante, son afectados por la densidad, de tal forma que su utilización con fines comparativos se ve restringido, en especial en el caso donde las densidades son muy variables (Southwood, 1978; Ludwing y Reynolds, 1988). Este problema puede ser adecuadamente resuelto si se utiliza el índice de Green, el cual parece no estar correlacionado con los cambios en la abundancia promedio de los organismos (Ludwing y Reynolds, 1988).

Otro de los modelos importantes que se han empleado para analizar los patrones de disposición espacial, es el que se deriva del método de Taylor. En su modelo, Taylor y Taylor (1977) sugieren que la disposición espacial de los organismos es el resultado del balance entre la tendencia a dispersarse y la tendencia a mantenerse en grupo. Taylor asume que la varianza no es independiente de la media, y propone una ley, que es válida para un gran número de

plantas y animales. Esta ley establece la relación entre la media y la varianza de la siguiente manera:

$$V = a M^b, \text{ donde } a \text{ y } b \text{ son constantes}$$

De esta forma, al graficar $\ln(M)$ contra $\ln(V)$ se obtendrá una línea recta de pendiente b . De acuerdo a las deducciones de Taylor, este último valor es una característica específica de la especie, y a la vez, una medida directa de la agregación poblacional.

Recientemente sin embargo, el modelo conceptual y la ley de Taylor han generado una serie de polémicas (Hanski, 1980, 1987; Anderson *et al.*, 1982) que han permitido reubicarlos tanto en el aspecto teórico, como en relación al tipo de información que pueden generar. De esta forma, algunos autores (Hanski, 1980, 1987; Anderson *et al.*, 1982; Downing, 1986; Soberón y Loevisohn, 1987) muestran que la relación lineal entre la varianza y la media (y por tanto el valor de la pendiente), pueden ser consecuencia de la definición matemática de la media y la varianza, de los cambios en eventos aleatorios y/o demográficos, la sincronización en la dinámica de poblaciones locales, así como del grado de heterogeneidad ambiental, la escala, el tamaño de muestra, el rango de las medias y el tiempo de muestreo.

De esta forma no es necesario recurrir a las complicadas explicaciones de Taylor, ya que el valor de b no es un buen indicador de la agregación poblacional, ni es específico de la especie. Sin embargo, el método de Taylor aún sigue siendo una herramienta de análisis muy útil, si se tiene cierto nivel de conocimiento de la biología del sistema en estudio. Además de informar acerca de los patrones de disposición espacial, puede ayudar a plantear hipótesis que permitan explicar tales patrones (Soberón y Loevisohn, 1987).

El método de Taylor ha sido aplicado a numerosos organismos para el análisis de su disposición espacial, y los áfidos no son la excepción. Como ejemplos, Taylor *et al.* (1960) citan los valores de b observados para 97 especies de áfidos y señalan que los especialistas y los generalistas son muy similares en cuanto a su valor de b , el cual tiende a ser mayor que 2. Las principales especies polífagas (generalistas), tales como *Mycus persicae* y *Macrosiphum euphorbiae*, tienen valores de b de 2.63 y 2.25 respectivamente.

Elliot y Kieckhefer (1966), analizaron la distribución espacial de *Schizaphis graminum*, *Macrosiphum avenae*, *Rhopalosiphum padi* y *R. maidis* en trigo. Todas estas especies mostraron un patrón de disposición agregado, usando el método de Taylor y el de Iwao. En este caso, la pendiente de Taylor resultó siempre mayor que uno, siendo afectada por cambios en la conducta del organismo y cambios demográficos. Por otro lado, el valor de la ordenada al origen está afectada por el ambiente y el tamaño de muestra.

Cappuccino (1987) estudió dos especies del género *Uroleucon*. A pesar de que ambas especies son más o menos similares en cuanto a su

biología. U. nigrotuberculatum tiende a distribuirse en forma agregada, mientras que U. caligatum lo hace más aleatoriamente. Estas diferencias parecen ser responsables de que U. caligatum sea más estable en lo que se refiere a los niveles de abundancia y/o su variabilidad temporal, entre años.

Por otro lado, la activa tendencia de los áfidos a formar agregados, ha sido demostrada en varios trabajos (Taylor, 1984; Dixon, 1985; Turchin y Kareiva, 1989). Como consecuencia de ello, se ha dado especial énfasis al estudio de las ventajas de este comportamiento (Turchin y Kareiva, 1989). Uno de los patrones más consistentes que se han encontrado, es el hecho de que los áfidos tienden a agregarse como una estrategia adaptativa contra la depredación.

En general, las colonias chicas corren mayores riesgos de extinguirse por depredación que las colonias grandes. En el caso de Aphis varians y su depredador Hippodamia convergens, Turchin y Kareiva (1989) concluyen que la tendencia a la agregación disminuye el riesgo de morir por depredación, a pesar de que este último tiende a agregarse en colonias grandes de áfidos. Sin embargo, en épocas húmedas, la agregación también puede generar altas tasas de mortalidad, debidas a la infección por hongos (Cappuccino, 1987).

En este capítulo se describen los patrones de disposición espacial de A. gossypii en las inflorescencias de E. gibbiflora en la Reserva del Pedregal de San Angel, utilizando algunos índices de agregación y el método de Taylor y se analizan algunas de sus implicaciones. Sin embargo, otros aspectos tales como el efecto del tamaño de la colonia sobre la depredación se discute en el capítulo 8.

7.2 Variabilidad de la abundancia de Aphis gossypii entre cuadrantes.

Para abordar la descripción de los patrones de variación espacial, es importante analizar la variabilidad de la abundancia de áfidos, entre los diferentes cuadrantes, y en cada una de las fechas de muestreo. Esto puede resolverse mediante la aplicación de un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1972).

Los resultados muestran un patrón más o menos definido (Cuadro 6). En los primeros cuatro muestreos se encontraron diferencias significativas en la abundancia de áfidos entre cuadrantes, mientras que en los muestreos 5 y 6, que corresponden a las fechas de mayor abundancia de áfidos, no las hubo (a un nivel de $\alpha = 0.05$). Posteriormente, en el séptimo muestreo, nuevamente se encontraron diferencias.

Estos resultados sugieren que en el momento de mayor abundancia de áfidos, la variabilidad entre cuadrantes es más homogénea si la comparamos con los periodos de crecimiento y posiblemente, de

CUADRO 6 Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis
para la abundancia de áfidos en los diferentes cuadrantes
a través de los muestreos.

MUESTREO	ESTADÍSTICO DE PRUEBA	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
1	38.6545	$P < 0.002$
2	46.1827	$P < 0.001$
3	42.7506	$P < 0.001$
4	53.8836	$P < 0.001$
5	38.1637	$P > 0.25$ N.S.
6	22.5156	$P > 0.1$ N.S.
7	48.3572	$P < 0.001$

decaimiento poblacional. En concordancia el rango logarítmico de las medias tiende a disminuir conforme la abundancia de áfidos se incrementa (de 4.3 a 0.65 en el primero y sexto muestreo respectivamente). Con el decaimiento de la abundancia en el séptimo muestreo su valor se incrementa de nuevo.

Lo anterior concuerda con la interpretación poblacional sugerida en el capítulo anterior, en la cual se visualiza un conjunto de poblaciones locales creciendo de manera simultánea, hasta alcanzar sus respectivas capacidades de carga. En un principio, las diferencias en la abundancia de áfidos entre plantas y entre cuadrantes es más marcada, como consecuencia de varios factores (el momento de colonización, la depredación, la calidad de la planta, etc). Sin embargo, las diferencias iniciales son cada vez menos evidentes en la medida en que las poblaciones se aproximan a sus densidades de saturación.

7.3 Índices de agregación

Para la aplicación de índices de agregación a los datos, en primera instancia se han tomado la totalidad de los mismos en un muestreo dado, sin tomar en cuenta el cuadrante o zona al que pertenecen.

Los valores de la relación varianza/media muestran que la disposición espacial de A. gossypii tiende a ser muy agregada en todos los muestreos. Este fenómeno se acentúa en los muestreos intermedios (Cuadro 7), donde la abundancia de áfidos es mayor. En contraste, la estimación del valor de k de la Binomial Negativa sugiere un patrón contrario, esto es, que las poblaciones tienden a ser menos agregadas en los muestreos intermedios.

Como ha sido señalado con anterioridad, ambos índices son afectados por la densidad de organismos. En el caso de la estimación de k mediante la ecuación dada en la introducción, el valor obtenido no es muy confiable para medias pequeñas ($M < 4$) y valores de k mayores de 4. No obstante, los métodos alternativos para la estimación de k (Ludwig y Reynolds, 1988), presentan dificultades para aplicarse directamente a los datos de este trabajo.

Por otro lado el índice de Green, que supuestamente no presenta correlación con la media, también sugiere que la agregación es menor en los muestreos intermedios, pero aquí hay otro componente de interés: los valores obtenidos para los muestreos son extremadamente bajos, del orden de 0.07 y 0.022. Dado que dicho índice varía entre 1 y 0, siendo este último caso el de una disposición perfectamente aleatoria, ello indicaría que nuestra población tiende a ser de este tipo, lo cual no es muy claro para el presente caso.

Dadas las irregularidades obtenidas con el índice de Green (GI) para los datos totales, se probó si este mismo comportamiento se repite utilizando los datos a nivel de cuadrante y zonas.

El Cuadro 8 muestra los valores promedio de GI obtenidos por

CUADRO 7 Índices de agregación de áfidos estimados a partir de los datos totales por muestreo.

MUESTREO	N	V/M	K	GI
1	124	337.84	0.1057	0.076259
2	124	132.8	0.761	0.008012
3	195	804.67	1.0266	0.004995
4	175	568.55	1.929	0.002922
5	121	634.07	2.2978	0.002703
6	178	575.3	1.952	0.002978
7	156	340.4	0.835	0.007221

N= Número de inflorescencias

V/M= Índice de dispersión (la varianza sobre media)

K= Parámetro λ de la Binomial Negativa

GI= Índice de Green

CUADRO B Valores promedio por cuadrante del índice de Green (GI) para las diferentes zonas y muestreos considerados.

MUESTREO	GI tot	n	GI z-4	n	GI z-4	n
1	0.27037	14	0.28834	9	0.3412	1
2	0.09975	18	0.09833	10	0.09065	2
3	0.07042	20	0.056456	10	0.09712	3
4	0.0597	19	0.04356	10	0.02204	2
5	0.0334	17	0.02937	9	0.0428	2
6	0.04954	18	0.0447	10	0.09845	2
7	0.07918	17	0.07642	10	0.13735	2

MUESTREO	GI z-3	n	GI z-2	n	GI z-1	n
1	0.3415	1	0.1439	1	0.185	2
2	0.0802	2	0.0478	2	0.2774	2
3	0.1489	3	0.0476	2	0.0697	2
4	0.0401	2	0.0333	2	0.0423	2
5	0.0299	2	0.0246	2	0.0545	2
6	0.042	2	0.03511	2	0.0477	2
7	0.1158	2	0.0322	2	0.1028	2

nf número de cuadrantes considerados por muestreo z-1 a z-nf zonas de trabajo

muestreo, incluyendo la subdivisión por zonas. Estos valores en general son más altos que los obtenidos para los datos en general. Por ejemplo a nivel del total de cuadrantes, G_i oscila entre 0.27 y 0.23, obteniéndose un valor máximo por zona de 0.34 (zona 4 y 3) y un mínimo de 0.222 (zona 4). En todos los casos el patrón básico es el mismo: los muestreos intermedios tienden a ser menos agregados. El primer muestreo señala valores definitivamente agregados, mientras que los restantes siguen mostrando tendencias a la aleatoriedad. No obstante y que hace falta aplicar algún estadístico para apoyar esto último, es innegable que los valores tienden a cero.

Hasta aquí, estos resultados sugieren que el índice de Green si es afectado por el número de unidades discretas (plantas) utilizadas para su estimación, y el número total de organismos empleados (n). Por otro lado, debe discutirse si dicho índice es aplicable a casos donde las unidades de muestreo constituyen en sí poblaciones locales semi-independientes, que pueden albergar gran cantidad de individuos como en el presente caso.

En resumen los diferentes índices aplicados contribuyen de alguna forma a la generación de información útil para entender la disposición espacial de A. rossvillii. Sin embargo, ninguno de ellos parece ser satisfactorio. Esto implicaría una discusión teórica más profunda al respecto, pero ello escapa a los objetivos de esta tesis.

7.4 Método de Taylor.

Otro método alternativo que se empleó para describir los patrones de disposición espacial de A. rossvillii en el Pedregal, es la relación empírica entre la varianza y la media descritas por Taylor.

El Cuadro 9 y las Figuras 17 y 16 resumen los resultados de la aplicación del método de Taylor, en los cuales se consideran los siguientes tipos: 1) muestreo espacial y graficación temporal, y 2) muestreo espacial y graficación espacial (Soberón y Loevinsohn, 1987).

En ambos casos, las curvas se localizaron consistentemente en el área superior de la gráfica, como era de esperarse de acuerdo a los valores de la relación V/M , por lo que se trata de disposiciones de tipo agregado.

7.4.1 Muestreo espacial, graficación temporal.

Como se señaló en la introducción, el análisis de la pendiente aporta información adicional en relación con la conducta de agregación. Así pues, en primer lugar debemos probar si la pendiente es estadísticamente diferente de dos, ya que éste es un punto de referencia importante para el análisis. Lo anterior se debe a que dicho valor puede ser obtenido por la pura definición algebraica de la media y la varianza, por lo que constituye la hipótesis nula adecuada para el método (Soberón y Loevinsohn, 1987).

CUADRO 9 Resumen de los resultados de las correlaciones aplicadas por el método de Taylor (ver figuras 24 y 25).

MUESTREO ESPACIAL, GRAFICACION TEMPORAL

N puntos	Pendiente	E ²	err. std	sig n=0	sig n=2
5	1.5125	96.56	8.1876	***	**

MUESTREO ESPACIAL, GRAFICACION ESPACIAL

Muestreo	N puntos	Pendiente	R ²	sig n=0	sig n=2	Ln(max/min)
1	12	2.1856	56.12	***	N.S.	4.319
2	18	1.7816	59.1	***	N.S.	2.582
3	24	1.4728	63.67	*	*	1.7
4	18	1.1489	39.84	*	*	1.852
5	17	1.9257	56.13	*	N.S.	1.836
6	18	0.7757	13.2	N.S.	*	8.651
7	17	1.8512	68.43	**	N.S.	2.867

N.S. = no significativo

* = P < 0.05

** = P < 0.01

*** = P < 0.001

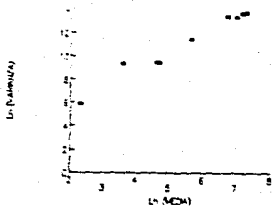


Figura 17 Gráfica de Taylor: muestreo espacial y graficación temporal. Cada punto representa los valores de la media y la varianza del número de áfidos por inflorescencia en los diferentes muestreos.

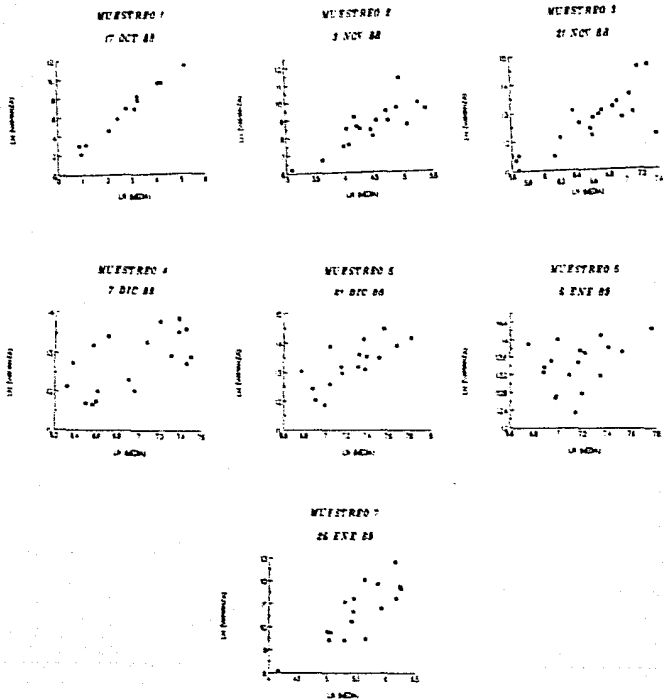


Figura 18 Gráfica de Taylor: muestreo espacial y graficación espacial para los primeros 7 muestreos realizados. Cada punto representa los valores de la varianza y la media del número de áfidos por inflorescencia dentro de un cuadrante.

La pendiente en este caso es de 1.51, significativamente diferente de 2 ($t=4.53$, g.l.=9, $p < 0.05$), y con un buen ajuste al modelo lineal ($R = 0.95$). Entre mayor es la abundancia de áfidos por planta (media), las poblaciones tienden a distribuirse numéricamente en forma un poco más equitativa. Según Soberón y Loewinsohn (1987), la Varianza de Proporciones está correlacionada negativamente con la media.

Estos resultados tal vez son un reflejo de mecanismos densodependientes, que tenderían a disminuir los números y/o las tasas de crecimiento en inflorescencias sobresaturadas. También pueden deberse a una relativa homogeneización de la calidad de las plantas, coincidente con los picos de abundancia de áfidos (Soberón y Loewinsohn, 1987). Otro posible componente sería la relativa sincronización en la dinámica de las poblaciones locales de áfidos en el Pedregal (Hanski, 1987).

7.4.2 Muestras espaciales, graficación espacial.

En este caso el valor de la pendiente, para los diferentes muestreos, oscila entre 2.1 en el primer muestreo y 0.77 en el sexto. La gran amplitud de los valores de la pendiente que se han encontrado concuerdan con los planteamientos de que la pendiente no es característica de la especie como lo postula Taylor.

Otros aspectos del análisis de la pendiente indican que los muestreos 1, 2, 5 y 7 no difieren significativamente de 2 (Cuadro 10) por lo que no tiene caso implementar algún tipo de interpretación biológica. El sexto muestreo por su parte, señala una amplia dispersión de puntos y un mal ajuste al modelo lineal, lo que da como resultado que la pendiente no difiera estadísticamente de cero ($R = 0.32$; $p > 0.05$). Esto último puede ser consecuencia del bajo rango de medias obtenidas para este muestreo (con un valor de solo 0.65; mientras que en los muestreos restantes el valor fluctúa entre 1 y 4.3). Lo anterior puede constituir un artefacto estadístico como lo señalados por Downing (1986) el cual hace incapaz que un rango de medias tienda a disminuir el valor de la pendiente.

Finalmente, solo el tercero y cuarto muestreos resultaron de buen ajuste y con pendientes significativamente menores de dos ($p < 0.05$).

En un gráfico espacial, para que puedan detectarse valores de pendiente menor de 2, es importante que los cuadrantes muestren:

- 1) un rango amplio de abundancias,
- 2) abundancias promedio tales que los efectos de la densodependencia u otros procesos biológicos que actúen como posibles mecanismos de modificación de la pendiente sean notorios, y
- 3) los efectos de tales procesos sean diferenciales, esto es que actúen con diferente intensidad en las diferentes unidades de muestreo.

Estos puntos al parecer no se cumplen para los muestreos 1, 2 y 7 donde el rango de abundancia es muy amplio (4.3, 2.3 y 2.8 respectivamente), pero las abundancias promedio por cuadrante son muy

bajas, de tal forma que los mecanismos de interacción entre los organismos pueden no ser muy importantes aún. Por ejemplo la densodependencia puede no estar actuando sobre la población.

En contraste para los muestreos 5 y 6 caracterizados por corresponder a los picos de abundancia de los áfidos y por tanto con problemas de acinamiento generalizado el rango de medias es relativamente bajo (0.65 y 1.03). Por ejemplo el efecto de la densodependencia estaría presente en la mayoría de las inflorescencias.

Por último en los muestreos 3 y 4 que resultaron con pendientes significativamente diferentes de 2, el rango de medias es de 1.7 y 1.05. En estos casos pudiera ser que el valor de la pendiente estuviera determinada por el efecto diferencial denso-dependiente, ya que muchas de las inflorescencias no mostraban acinamiento.

Las anotaciones anteriores se han hecho para dar una explicación coherente a los resultados tal y como se han obtenido. Pero debe de hacerse incapié en que, salvo en el muestreo uno, el grado de ajuste al modelo lineal es relativamente pobre. Esto tiene implicaciones relacionadas con el error estándar de la pendiente, y por ende, sobre el cuidado que debe tenerse para aplicar directamente los resultados a la búsqueda de interpretaciones biológicas de las mismas.

B. RELACIONES INTERESPECIFICAS DE Aphis rossypii. COMPETENCIA Y MUTUALISMO.

B.1 Introducción.

En los capítulos anteriores se han descrito los patrones temporales de abundancia y disposición espacial de Aphis rossypii en la Reserva del Pedregal de San Angel. El paso siguiente consiste en la discriminación de los factores y mecanismos responsables, que permitan explicar dichos patrones. En este sentido, es importante definir cuál es el papel de los organismos que interactúan directamente con el Áfido.

En este capítulo y en el siguiente se abordan las interacciones bióticas de A. rossypii, las cuales se referirán básicamente a la competencia, el mutualismo, el parasitoidismo, y la depredación. No obstante, aquí solo se abordarán las relaciones de competencia y el posible mutualismo con hormigas, y se dejará el análisis de las otras dos para el capítulo siguiente.

La competencia se ha definido (Begon et al., 1986) como una interacción entre individuos por un recurso limitante que comparten en común (luz, comida, espacio, etc), y puede ser de tipo intra- o interespecífica, según se vean involucradas una o más especies. En ambos casos, la naturaleza de la competencia es la misma: la interferencia entre individuos da como resultado una disminución efectiva en la tasa de crecimiento poblacional, afectando el desarrollo, la sobrevivencia y/o la fecundidad de los organismos involucrados.

Algunos estudios han abordado el efecto de la coexistencia de diferentes especies de áfidos que viven en la misma planta hospedera. En algunas especies, la coexistencia tiende a inducir una segregación a diferentes partes de la planta, como es el caso de Aphis fabae. Saliyix y Sullivan (Dixon 1985b) señalan que este áfido cambia su sitio de alimentación del tallo a las hojas de la planta de frijol, y de la parte superior a la inferior de las hojas, cuando Qcyrtosiphon pisum esta presente. De la misma forma, Addicott (Dixon, 1985b) también indican que el áfido del algodón Aphis gossypii y el áfido del crisantemo Macrosiphoniella sanborni viven sobre crisantemo en invernadero, pero comen de partes diferentes de la planta. Sin embargo, en otras especies que coexisten, no hay algún indicio de que la presencia de una especie altere la posición donde se alimenta la otra.

Con lo que respecta a otras consecuencias de la competencia interespecífica se tiene que Macrosiphum valerianae afecta adversamente el peso de Aphis varians cuando ambos comen sobre la misma planta (Addicott, 1978; citado por Dixon, 1985b). En otro caso la presencia del áfido D. platanoideus induce un aumento en la proporción de áfidos aliados de Periphyllus testudinaceus (Shearer, 1976; citado por Dixon,

1955b), aunque el efecto interespecifico sobre la producción de alados es menor que el efecto intraespecifico. Finalmente, la lluvia de miel que produce Chronaphis juglandicola cuando come sobre la parte superior de las hojas de nogal previene la colonización de Colaphis juglandis (Stroyan, 1977; citado por Dixon, 1955b).

La competencia suele ser altamente asinétrica y por lo tanto las consecuencias no son las mismas para ambas especies. Esto trae como resultado la exclusión de una ellas, o su coexistencia de tal forma que tienden a utilizar el habitat de manera relativamente diferente. En todo caso, los aspectos funcionales de la competencia de los áfidos con otras especies del mismo o diferente grupo, no ha sido muy desarrollada en la literatura científica.

Este parece no ser el caso de la relación de los áfidos con las hormigas, la cual se ha manejado como un ejemplo clásico de mutualismo. Esta relación se ha definido como aquella interacción en la cual hay un incremento neto en la adecuación de todos los individuos participantes (Boucher et al., 1952). En su forma más simple, el mutualismo se ha considerado como una relación, en la cual la hormiga consume los desechos azucarados de los áfidos (fructuosos, glucosa, melazitosa y sacarosa; Dixon, 1955b), y a cambio, éstos reciben protección en contra de sus enemigos naturales (Way, 1963; Buckley, 1967). Como resultado de este mutualismo, se observa una adaptación de los áfidos para vivir con las hormigas, lo que trae como consecuencia una serie de modificaciones estructurales y conductuales de los primeros (Linne, 1766; Stanley, 1951; Way, 1963).

Entre las especies de hormigas que mantienen relaciones mutualistas con los áfidos, se encuentran algunas de las subfamilias Aphidinae, Myrmicinae, Dolichoderinae y Camponotinae (Linne, 1766). Desde luego que no todas las hormigas muestran este tipo de interacción con los áfidos, ya que algunas en realidad son carnívoras como es el caso de los miembros de las subfamilias Dorylinae y Ponerinae (Dixon, 1955b).

Por otro lado, diferentes trabajos han enumerado una serie de efectos no solo positivos, sino también negativos o confusos, que resultan de esta asociación. Así por ejemplo: en colonias grandes de áfidos la atención de las hormigas hace que el tamaño de la colonia de áfidos se incremente, lo que trae como consecuencia un aumento en la tasa de alimentación y por lo tanto un deterioro más rápido en la calidad de la planta hospedera (Dixon, 1955b).

Por otra parte, Addicott y Cushman (1969) señalan que se puede dar una competencia entre áfidos de la misma o diferente especie por hormigas o un costo adicional en la localización de plantas hospederas que presenten hormigas disponibles (Buckley, 1967).

Finalmente, es posible que en la ausencia de hormigas los áfidos usen más su recurso de dispersión e incrementen la oportunidad de supervivencia de los clones (Dixon, 1953).

De ellos se desprende que el término mutualismo no es tan sencillamente aplicable a este tipo de interacción (Stanley, 1951; Banks, 1962; Vay, 1963; Addicott, 1979; Skinger y Whittaker, 1981, citados por Dixon, 1985b).

B.2 Competencia interespecifica de Aphis gossypii en la Reserva del Pedregal de San Angel.

En relación con los posibles competidores, se han reportado algunos otros herbívoros sobre Echeveria gibbiflora, en el Pedregal de San Angel. Entre ellos sobresalen:

Sandia xami (Lepidoptera: Lycentidae)
Lyrioniza munda (Diptera: Agromyzidae), y
Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae)

S. xami es una mariposa, especifica de E. gibbiflora que puede encontrarse durante todo el año (Seutelspacher, 1980).

La hembra adulta oviposita en las hojas o en las inflorescencias de E. gibbiflora. Las larvas emergidas tienen hábitos minadores y son altamente móviles dentro y entre plantas.

En la primera parte de la época de floración, S. xami muestra un pico de oviposición, utilizando casi con exclusividad las inflorescencias de la planta. Sin embargo, cuando los huevos son puestos en ellas, las larvas se alimentan solo en los primeros estadios de los botones, bajando después a las hojas sin que el daño sea especialmente importante en los botones.

A pesar de la gran abundancia del recurso de alimentación, el número de larvas en el campo siempre es muy bajo, posiblemente asociado a las consecuencias de sus patrones de oviposición (Scherbón et al., 1986).

Sphenarium purpurascens es un ortóptero de la familia Acrididae. Serrano y Ramos (1989) señalan que este chapulin es una especie polífaga que vive sobre una gran variedad de plantas como alfalfa, frijol y pastos silvestres.

En el Pedregal, esta especie se puede encontrar en los meses de julio a diciembre, y se alimenta por lo menos de 28 plantas diferentes (Cano, 1989). En adición, pudiera ser el herbívoro más importante del lugar, dado su gran tamaño poblacional y el amplio rango de especies de la cual se alimenta. En E. gibbiflora su daño se manifiesta dejando pequeñas horadaciones en toda la hoja que pueden provocar una desecación prematura en la misma.

No obstante, salvo en algunos sitios en particular, el daño provocado por este ortóptero parece no tener una especial importancia sobre la población de E. gibbiflora.

Por su parte, Lyrioniza munda es un díptero que se presenta con mayor frecuencia en los meses de febrero a marzo (Cruz, 1990). El

daño que provoca este minador son pequeñas horadaciones, secando solamente la porción en la que se encuentra y deja intacto el resto de la hoja.

La mayor proporción de hojas dañadas por la larva de la mosca se detecta durante el mes de marzo, en los individuos reproductivos de plantas aisladas (Cruz, 1980). En esta época las inflorescencias de E. gibbiflora están secas, y la población de áfidos pasa prácticamente desapercibida.

También se han detectado otros herbívoros de E. gibbiflora: un áfido, una escama y dos lepidópteros. No obstante, sus abundancias relativas son insignificantes y no se obtuvieron ejemplares adultos para su determinación adecuada.

La información anterior sugiere que los competidores en general no parecen jugar un papel importante en la dinámica poblacional de A. gossypii en el Pedregal, ya que: 1) son poco abundantes, 2) el daño sobre la planta es insignificante, 3) sus picos de abundancia no coinciden con los del áfido, y/o 4) sus hábitos alimenticios son diferentes.

8.3 Relaciones entre A. gossypii y las hormigas.

En relación con el posible mutualismo entre A. gossypii y las hormigas, se detectaron 4 especies de hormigas asociadas al forrajeo de los áfidos: dos especies del género Iridomyrmex, una especie del género Pseudomyrmex y una de la subfamilia Myrmicinae. A nivel del Pedregal se apreció una fuerte dominancia de las especies del género Iridomyrmex.

Una primera aproximación al estudio funcional del mutualismo consistió en una serie de experimentos de adición de larvas de sírfido a plantas con hormigas, y la observación de la respuesta de estas últimas. Los resultados fueron contundentes: en todos los casos las larvas fueron atacadas inmediatamente y expulsadas de la inflorescencia. Esto parece apoyar la posibilidad del mutualismo señalado. Sin embargo, queda por demostrar la importancia a nivel poblacional sobre los áfidos, y para ello, la abundancia y distribución espacial de las hormigas en el Pedregal es crucial.

A un nivel general la densidad de hormigas durante el ciclo 1985 siempre fue muy bajo, con un promedio general de 0.08 hormigas por 5 ramas de inflorescencias, considerando todos los muestreos (con un máximo de 0.23 en el quinto muestreo). Por otro lado, poco menos del 3% de las inflorescencias fueron visitadas por hormigas (máximo 7% en el segundo muestreo).

Ahora bien, si a nivel general las hormigas parecen tener poca importancia, a nivel local la situación puede ser diferente ya que se encontraron zonas donde al menos el 40% de las inflorescencias fueron visitadas activamente. Este es el caso de la zona V, la cual fue muestreada a finales de noviembre (ver metodología para deta-

iles). En este caso, se encontró que 45.8 % de las inflorescencias tenían hormigas, con un promedio general de 4.63 hormigas en 5 ramas de inflorescencia, algunos cuadrantes tuvieron más de 12 hormigas en promedio.

A continuación se enumeran algunos de los resultados más importantes en términos poblacionales al comparar una zona de baja densidad de hormigas (zona VI) con otra de "alta" densidad (zona V) dominadas por especies del género Lridomirmex. Es claro que deben tomarse muchas precauciones al querer hacer este tipo de comparaciones, dado que las posibles diferencias pueden atribuirse a otros factores, tales como el microclima. Sin embargo, tal comparación puede ser de utilidad para darnos una idea de la importancia que pudieran tener las hormigas sobre la población de Áfidos y orientar futuros estudios.

1) Llama la atención que en la zona "con hormigas", a pesar de que algunas plantas tenían gran cantidad de hormigas, la presencia de larvas de depredadores era un evento muy frecuente, sin que se notaran indicios de que éstas tendieran a ser expulsadas. De lo anterior se desprende que no hay una defensa perfecta contra la depredación por parte de las hormigas, y su efecto podría quedar restringido a limitar el movimiento de las larvas y posiblemente su tasa de consumo.

2) En la zona "con hormigas" se encontró una correlación positiva significativa entre el número de hormigas y el número de Áfidos, tanto a nivel general como a nivel de cuadrante ($p < 0.05$, y $p < 0.01$, respectivamente). No obstante también se encontró una correlación directa y significativa ($P < 0.25$) entre el número de Áfidos y el número de larvas depredadoras. Como consecuencia, la correlación entre hormigas y larvas depredadoras también resultó significativa ($P < 0.01$).

Una posibilidad es que las hormigas si tengan algún tipo de beneficio sobre las poblaciones de Áfidos, pero que a su vez, los sírfidos respondan densodependientemente a la abundancia de éstos. Lo anterior conllevaría a decir que la presencia de hormigas no afecta este último patrón, y por tanto, su valor defensivo puede no ser tan relevante.

3) En la zona "sin hormigas" se registraron en promedio 1.65 veces más Áfidos que la zona "con hormigas" (Figura 19), pero la estructura de edades no es estadísticamente diferente entre estas zonas ($G = 2$; 4 gl; $p > .25$).

A pesar de la gran cantidad de hormigas encontradas en la zona V, la abundancia de Áfidos es menor, lo que contrastaría con lo esperado para el caso de un mutualismo simple. No obstante y como se indicó con anterioridad, la diferencia en abundancias podría explicarse por otros factores.

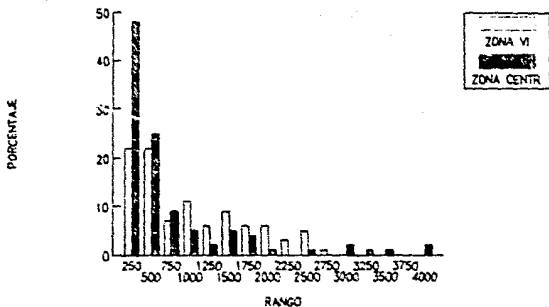


Figura 19 Patrones de distribución del número de áfidos, por 5 ranas de la inflorescencia de *E. gibbiflora* en la zona VI ("sin hormigas" ; n=106) y la zona V ("con hormigas" ; n=98) en la Reserva del Pedregal de San Angel. El muestreo se realizó el 21 de noviembre de 1988.

4) La zona "con hormigas" posee el doble de larvas de dípteros depredadores (0.83 contra 0.41 por cinco ramas, respectivamente). En consecuencia, la presencia de hormigas no disminuye la presión de la depredación por larvas de insecto.

La Figura 20 muestra los cambios de la abundancia de áfidos y la proporción (larvas/áfido), con diferentes categorías de abundancia de hormigas. De acuerdo a dicha figura, la abundancia de áfidos se incrementa de manera sistemática. En el caso de la proporción señalada, en un principio se incrementa (más rápido que los áfidos) hasta alcanzar un máximo de 0.0022 larvas por áfido, para después decaer drásticamente. Al parecer el número de depredadores no puede continuar aumentando a la misma tasa que los áfidos. Independientemente de la causa de este fenómeno, en la cual bien pueden intervenir las hormigas, es claro que a tamaños muy grandes de población de áfidos, la presión de depredación se ve reducida sustancialmente.

5) La población de áfidos en la zona "con hormigas" tiende a ser más agregada que en la zona VI. En este caso, las plantas con mayor número de hormigas tenían a su vez mayor cantidad de áfidos, alcanzándose valores de alrededor de 4000 áfidos por 5 ramas, mientras que los valores más altos en la zona VI fue menor a 2500 (Figura 19).

La aplicación a los datos del método de Taylor también aportan información acerca de la disposición espacial de los áfidos. En la zona de hormigas la pendiente fue significativamente mayor a 2, mientras que en la zona VI dicha pendiente fue significativamente menor a 2. Lo anterior sugiere dos tendencias diferentes para ambos casos: En la zona "con hormigas" es más contrastante la diferencia en la abundancia de áfidos entre las plantas que en la otra zona, lo que bien pudiera ser resultado del efecto de las hormigas al propiciar que algunas plantas individuales posean cantidades muy elevadas de áfidos.

Es posible que la función de las hormigas esté más relacionada con los beneficios directos del forrajeo de azúcares que con la defensa. La función de limpieza puede aumentar la tasa de sobrevivencia de los individuos.

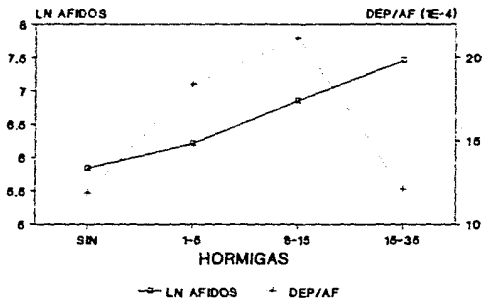


Figura 20 Abundancia de *A. gossypii* (AFID) y la relación larvas de díptero depredadores sobre áfidos (DEP/AF), a diferentes categorías de abundancia de áfidos.

9. RELACIONES INTERESPECIFICAS DE Aphis gossypii. DEPREDACION.

9.1 Introducción.

Otro de los factores bióticos que pueden limitar la distribución y abundancia de los organismos es la depredación, que consiste básicamente en el consumo de un organismo por otro. Este concepto puede ser aplicable a una gran variedad de interacciones y depredadores.

Hay dos formas en que los depredadores pueden ser agrupados: 1) la clasificación "taxonómica", que incluye a los carnívoros, los herbívoros y los omnívoros, y 2) la clasificación "funcional", que considera a los depredadores verdaderos, forrajeros, parasitoides y parásitos (Begon et al., 1966).

Los depredadores verdaderos matan a su presa después de atacarla y la consumen total o parcialmente. Durante su vida atacan muchas y/o diferentes presas. A este tipo de relación nos referiremos en el futuro al usar el término depredación.

Los parasitoides por su parte, son un grupo de insectos que cuando son adultos viven libremente y ponen sus huevos sobre o cerca de otros artrópodos, en su mayoría insectos. La larva parasitoide se desarrolla en el hospedero hasta la preadultés. En principio es poco aparente el daño, pero puede consumir la totalidad de la presa. En todos los casos, ésta muere durante el desarrollo larval del parasitoide. Los Áfidos son atacados por himenópteros, que insertan sus huevos en el cuerpo de estos, la larva parásita se desarrolla en el hospedero y finalmente la mata. La larva parásita pega el exoesqueleto del Áfido muerto a la superficie de la hoja e hila su capullo con esta. Este capullo es llamado comúnmente momia (Dixon, 1973).

De los principales depredadores de Áfidos muchos son insectos: larvas y adultos de neurópteros, coleópteros, y larvas de algunos sírfidos y cecidómidos. Ciertos pájaros también comen Áfidos, cuando estos son abundantes o la comida es escasa (Dixon, 1973).

Los insectos depredadores pueden consumir diferentes especies de Áfidos, pero los parasitoides son más específicos y están restringidos a una especie particular de ellos.

Entre los coccinélidos depredadores de Áfidos se tiene a A. bipunctata, Coccinella 7 punctata, Propylea 14 punctata e Hippodamia convergens. Estos no actúan sobre ninguna especie de Áfido en particular, sino sobre casi cualquier pulgón (Quintanilla, 1976).

Los sírfidos son comúnmente llamados moscas de las flores. En la fase larvaria se presentan en una gran variedad de hábitats, por lo que su distribución es cosmopolita. La importancia económica de las

larvas se refiere a las especies atriobragas de la subfamilia Syrphinae (Butce y Sampedro, 1979). Estos dípteros no actúan sobre una determinada especie de pulgón (Quintanilla, 1976), y algunas especies como Allograpta exotica, A. obliqua y Buccina clavata, en el transcurso de su periodo larval, destruyen de 30 a 40 pulgones diarios.

En el orden de los neurópteros, los representantes de la familia Chrysopidae son depredadores de pulgones. Mientras dura su periodo larval pueden llegar a matar entre 200 y 400 áfidos (Quintanilla, 1976). Una de las especies más importantes es Chrysopa carnea.

Entre los principales parasitoides de áfidos se tiene a Aphelinus mali (Hymenoptera: Aphelinidae) que ataca a Eriosoma lanigerum, pero también tiene otros huéspedes como son Brevicoryne brassicae y Myzus persicae. Otra especie bastante difundida es Lycaonidus platensis, (Hymenoptera: Aphididae) enemigo natural de Schizaphis graminum pero señalado asimismo como parásito de varios pulgones. Por su parte, Diaeretiella rapae (Hymenoptera: Aphididae) es parásito de S. graminum, M. persicae y B. brassicae. Hay varios parásitos más, pero solo éstos se han usado en la lucha biológica con resultados satisfactorios (Quintanilla, 1976).

Por su conducta y la producción de secreciones atractivas para las hormigas, los áfidos tienen pocos parásitos y depredadores especializados. Al parecer los insectos depredadores y parasitoides están más bien asociados con un habitat en particular (Dixon, 1973).

Muchos trabajos hacen incapie en que los enemigos naturales de los áfidos pueden reducir su tasa de incremento, en algunas ocasiones de manera dramática. Así, la exclusión de depredadores y parásitos del áfido Elatobium abietinum da como resultado un incremento diario de la supervivencia de las crías en un 29%. Esto revela que los enemigos naturales pueden estar jugando un papel importante en el colapso de la población en el verano.

Por otro lado, el ataque de los enemigos naturales no es homogéneo en el tiempo, por ejemplo Huges (1953) dice que el parasitismo solo tiene efectos importantes sobre la tasa potencial de incremento al inicio de la estación (27%). En lo demás, la mortalidad nunca excedió el 4%.

Al igual que los parásitos, los depredadores en general son importantes en una parte del ciclo del áfido, por ejemplo al inicio de una infestación en un hospedero secundario (Dixon, 1977) y al principio de la estación de crecimiento de la colonia (Cappuccino, 1987).

Con todo y que los depredadores pueden llegar a ser numerosos e infligir una gran mortalidad, ellos tienden en algunos casos a aparecer después de que los áfidos son numerosos y son inefectivos como factores de control poblacional (Dixon, 1977).

5.2 Principales depredadores de A. gossypii en la época de floración de E. gibbiflora.

Los ejemplares usados para la clasificación taxonómica de los depredadores de A. gossypii, fueron obtenidos principalmente de los muestreos realizados en la época de floración de E. gibbiflora. Sin embargo, en la época de prefloración la diversidad de depredadores parece ser mayor (Aguilar y Meneses com. pers.).

El parasitoidismo, por su parte, es un evento poco relevante en el Pedregal de San Angel. Solo se encontró en el 0.21% del total de Aífidos muestreados, y en un máximo del 9% de las inflorescencias, en el quinto muestreo. Dada la carencia de adultos parasitoides no se pudo obtener el material suficiente para una correcta determinación taxonómica.

Los principales depredadores de A. gossypii en el Pedregal de San Angel pertenecen a los tres ordenes siguientes:

- 1) Coleoptera: Hippodamia convergens (Coccinellidae),
- 2) Neuroptera: Chrysopa carnea (Chrysopidae) y
- 3) Diptera: Syrphus spinator (Sirphydae)
Syrphus sp. (Sirphydae)
Eupeodes americanus
Eupeodes volucris
Allograpta exotica (Sirphydae)
Allograpta obliqua (Sirphydae)
Diptero C no identificado

5.3 Patrones de oviposición de sírfidos: Ciclo 1988.

Los datos analizados en este ciclo se obtuvieron en forma asociada a los muestreos destructivos realizados cada quincena entre octubre de 1988 y febrero de 1989. Inmediatamente antes del muestreo, se colectó y contó la totalidad de huevos de sírfido de alrededor de 180 inflorescencias por muestreo (ver metodología).

Los datos indican que los principales huevos de depredador que se encontraron en E. gibbiflora fueron de sírfido. Los huevos de coleóptero y neuroptero rara vez se observaron en el campo; ambos eventos se detectaron en solo una planta muestreada.

Los huevos de sírfido son identificados en campo por su forma cilíndrica, color blanco y tamaño de aproximadamente un milímetro de largo. Los resultados que a continuación se presentan corresponden al grupo de sírfidos en su conjunto, ya que tampoco se estuvo en condiciones de poder diferenciarlos hasta especie.

El número de huevos por inflorescencia observa un valor máximo en el primer muestreo (octubre 17), con un promedio de 4.5 huevos (Figura 21). Sin embargo, la falta de datos previos impide conocer el comportamiento de oviposición anterior a esta fecha, por lo que existe la posibilidad de que la presión de depredación pudiera ser más alta.

A partir de la primera fecha de muestreo, la densidad decae hasta prácticamente desaparecer en el quinto (21 de diciembre), por lo que en las fechas correspondientes al máximo pico de abundancia de áfidos, casi no había huevos de sirfido.

Los sirfidos adultos no muestran una tendencia significativa en la elección del sitio de oviposición en la inflorescencia, cuando esta se divide en parte superior e inferior ($t = 2.72$, g.l. = 189, $P > 0.05$).

En la Figura 22 se aprecia la frecuencia del número de huevos por inflorescencia para los diferentes muestreos. En el primero de ellos casi todas las plantas (92%) tuvieron al menos un huevo de sirfido. Y en el segundo, dicho porcentaje aun se mantuvo relativamente elevado (82%). A partir de este momento el número de plantas ocupadas disminuye progresivamente.

En la época de mayor abundancia se detectaron plantas con cantidades relativamente grandes de huevos (16 huevos por inflorescencia).

En otro contexto se hicieron correlaciones de Spearman para establecer una posible relación densidad-dependiente entre el número de huevos de sirfidos y el número de áfidos totales considerando todas las inflorescencias. El cuadro 18 solo mostró correlaciones significativas en el tercero y cuarto muestreos, con una pendiente negativa y positiva respectivamente. El patrón que se desprende de este tipo de resultado no es muy claro y requiere de más observaciones. De forma complementaria a nivel de cuadrante en el segundo muestreo, el número de huevos depositados se correlacionó negativamente con la densidad de áfidos ($r = -0.129$, $R^2 = 0.01$, $P < 0.05$). Esto nos habla de una densidad-dependencia negativa a este nivel, la cual puede tener efectos importantes sobre la dinámica poblacional del áfido.

9.4 Patrones de oviposición de sirfidos depredadores: ciclo 1989.

Los patrones de oviposición también fueron estudiados durante el ciclo 1989, realizándose conteos semanales del número de huevos y larvas de sirfido, sobre un transecto de 125 inflorescencias. Los registros se realizaron entre los meses de septiembre de 1989 y febrero de 1990 (ver metodología).

La suma total de huevos encontrados durante todo el ciclo fue de 2867 huevos. Por su parte, el patrón de oviposición mostró dos

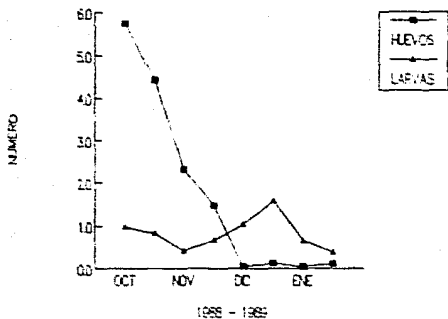


Figura 21 Variación temporal del número de huevos y larvas de dípteros depredadores de *A. gossypii*, por inflorescencia de *E. gibbiflora* durante el ciclo 1988.

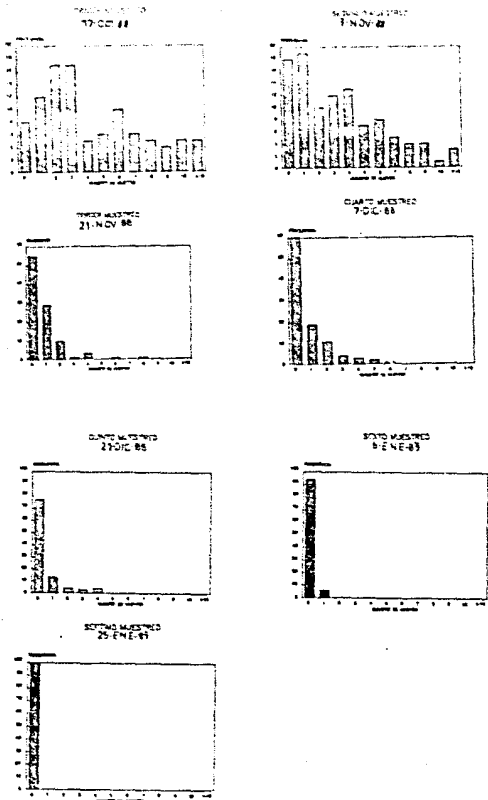


Figura 22 Distribución del número de huevos de dípteros depredadores de áfidos por inflorescencia de *E. gibbiflora*, en las diferentes fechas de muestreo.

picos, uno a mediados de octubre y otro a fines de noviembre, con un total de 225 y 320 huevos, respectivamente. Después de este segundo pico, el número de huevos decae de modo consistente hasta prácticamente desaparecer a finales de diciembre (Figura 23).

Este patrón es similar al mostrado por el porcentaje de plantas ocupadas, en el cual los valores máximos de ocupación son del 65% y 70% de las plantas en los correspondientes picos de abundancia (Figura 24).

Con lo que se refiere a la frecuencia del número de huevos totales por inflorescencia durante el ciclo, se tiene que la mayoría de las inflorescencias tuvieron un total de entre 15 y 32 huevos, con una media de 16.3. Además, 5 inflorescencias mostraron una carga total superior a los 50 huevos (Figura 25).

De las 17 semanas donde se detectaron eventos de oviposición, solo 2 plantas nunca fueron utilizadas (Figura 26). Aunque se presenta el caso de una inflorescencia que fue visitada 15 veces. El número de semanas que se espera que una planta sea visitada, en promedio, es de 6 semanas.

Los resultados sugieren que el patrón temporal de oviposición puede ser muy diferente de un año a otro. Mientras que en 1988-89 el número de huevos decae sistemáticamente desde finales de octubre, los registros de 1989-90 muestran un pico adicional a fines de noviembre, el cual no fue detectado en el primer período de registro.

Finalmente, la temperatura (máxima y mínima) y la precipitación, en los ciclos de 1988 y 1989, no parecen guardar una relación directa con los patrones de oviposición (Figura 27). Sin embargo, en ambos casos, los picos de abundancia de huevos se presentan después de la época de lluvias.

9.5 Larvas de insectos depredadores.

En forma paralela con los patrones de oviposición, se registraron también los cambios en el número y tipo de larvas de insectos depredadores durante ambos ciclos.

Con lo que respecta al registro del ciclo 1988, los datos muestran que el número total de larvas alcanza su máximo valor en el sexto muestreo (Figura 28), coincidiendo con el pico de abundancia de los Áfidos. En esta fecha el número de larvas prozedio por inflorescencia fue de 1.2 neurópteros, 2.3 coleópteros y 2.9 dípteros. En forma similar a los Áfidos, el número total de larvas decrece hasta pasar desapercibidas a principios de febrero.

Los coleópteros y neurópteros se hicieron presentes hasta el cuarto muestreo, mientras que las larvas de díptero se observaron desde antes del primero, siendo por lo tanto el único tipo de larvas depredadoras presente en los primeros tres muestreos. Estas también

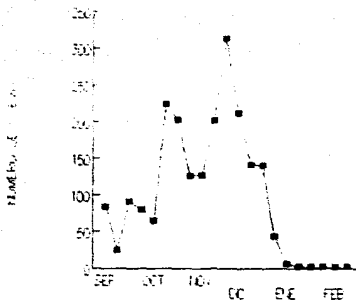


Figura 23 Variación temporal del número de huevos de sirfidos depredadores de *A. gossypii* en 128 inflorescencias de *E. gibbiflora*, en el ciclo 1989.

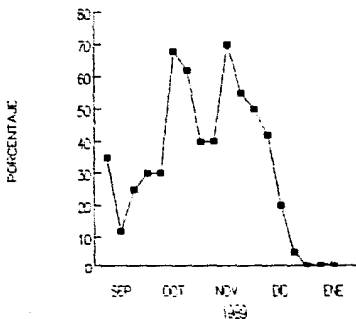


Figura 24 Porcentaje de inflorescencias de *E. gibbiflora* ocupadas con huevos de sirfidos depredadores de *A. gossypii* en el ciclo 1989 (inflorescencias = 128).

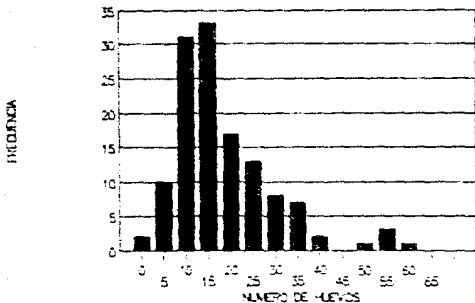


Figura 25 Frecuencia del número de huevos de sirfidos totales por inflorescencia durante el ciclo 1989 (inflorescencias = 128 ; huevos totales = 2297).

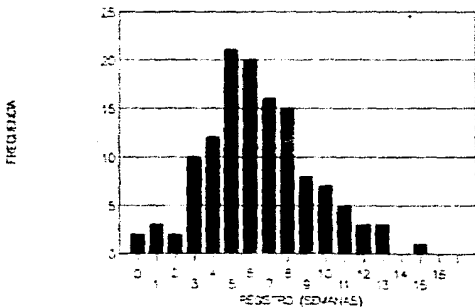


Figura 26 Frecuencia del número de semanas en las cuales una inflorescencia registró eventos de oviposición de sirfidos, durante el ciclo 1989 (inflorescencias = 128).

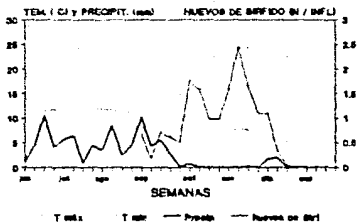
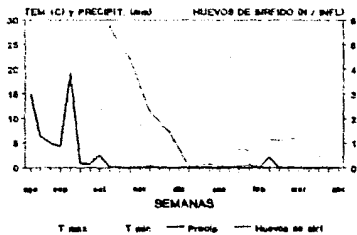


Figura 27 Variación temporal de la precipitación (—), temperatura máxima y mínima (-----) y patrones de oviposición de sirfidos durante el ciclo 1988 (a) y 1989 (b).

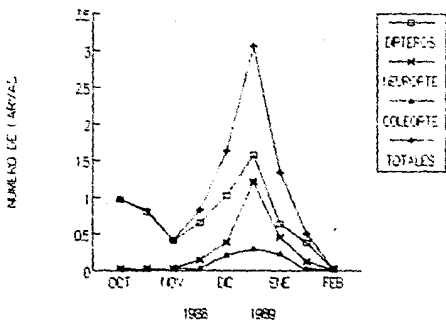


Figura 28 Variación temporal del número de larvas de los diferentes ordenes de insectos depredadores de A. gossypii colectadas en 5 ramas de inflorescencia de E. gibbiflora (n = 120) durante el ciclo 1966.

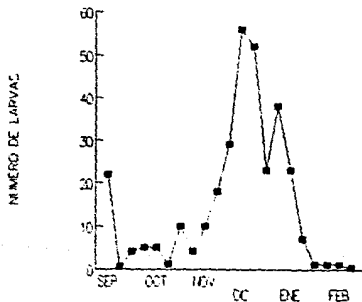


Figura 29 Variación temporal del número de larvas de dipteridos depredadores, en el ciclo 1969 (inflorescencias = 128).

constituyen el grupo de depredadores más importante desde el punto de vista numérico.

La información anterior fué complementada con los registros del número de larvas totales de dípteros, presentes en las 128 inflorescencias monitoreadas durante el ciclo de 1989.

En este caso se registró un total de 312 larvas, lo que corresponde a un promedio de 2.15 larvas por inflorescencia. A diferencia de los patrones de oviposición, aquí solo se observó un pico dominante de actividad de larvas sobre las plantas de E. gibbiflora (Figura 29), alcanzándose un valor máximo de 57 larvas totales, a principios de diciembre. Como es de esperarse, este pico de abundancias de las larvas de dípteros depredadores en general, se encuentra desplazada en relación con las fechas de mayor actividad de oviposición de los adultos. Desde mediados de enero no se volvieron a encontrar larvas en el campo.

Por otro lado para los datos de 1988 se establecieron las correlaciones entre el número de áfidos y el número de larvas presentes en una inflorescencia. El Cuadro 10 muestra los resultados de la correlación de Spearman, observándose una correlación positiva y significativa en los muestreos cuarto, quinto, séptimo y octavo. Estos resultados delatan una respuesta denso-dependiente del número de larvas en relación con los áfidos presentes, lo cual no implica que puedan realizarse como agentes de regulación poblacional efectivos, como se apreciará en los apartados siguientes.

9.6 Efectos de la depredación sobre la colonización de inflorescencias.

Para conocer el proceso de colonización se tomaron 200 ramas desocupadas y se les sometió a los tratamientos de exclusión a mano y control (ver metodología). Después de cuatro semanas de registro la densidad de áfidos en el experimento control fue de alrededor de 46.3 ± 18.2 áfidos por rama y en el de exclusión de 18.9 ± 24.2 áfidos (Figura 32), esto es, 2.5 veces mayor. Este patrón es similar para los diferentes estadios.

Lo anterior señala el fuerte impacto que la depredación tiene sobre el proceso de colonización de inflorescencias, en esta época del año, al extinguir colonias pequeñas de áfidos y al retardar el proceso de incremento poblacional. Ello posiblemente tiene impacto sobre el nivel que pudiera alcanzar la población y el tiempo en que ésta alcanza su pico de abundancia (Ver capítulo 10).

CUADRO 10 Correlación de Spearman del número de áfidos totales con larvas y huevos de sírfidos depredadores para los diferentes muestreos durante el ciclo 1988.

Muestreo	Larvas	Huevos
2	-	-0.0916 93 0.3766
3	0.0561 98 0.5804	-0.2354 98 0.0204
4	0.2092 97 0.0404	0.3493 97 0.0003
5	0.2784 100 0.0050	0.0452 100 0.6454
6	0.1522 100 0.13	0.1782 100 0.0763
7	0.3685 100 0.0001	-
8	0.3079 50 0.0311	0.2714 50 0.0575

- no hay datos suficientes para el análisis
 La primera cantidad es el coeficiente de correlación de Spearman
 La segunda cantidad es el número de infl. consideradas
 La tercera cantidad es el nivel de significancia

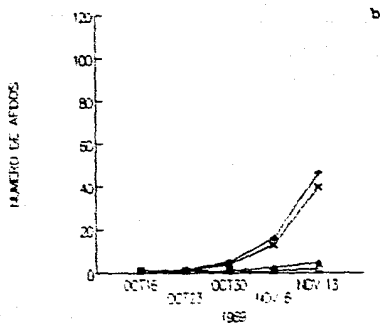
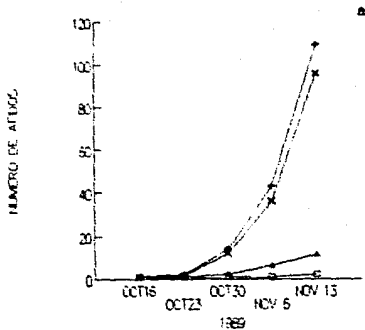


Figura 3a Colonización de *A. gossypii* sobre inflorescencias de *E. gibbiflora* (áfidos alados, apteros, ninfas y totales). (a) tratamiento de exclusión a mano de insectos depredadores y (b) tratamiento control.

9.7 Depredación y tamaño de la colonia.

Se escogieron 72 inflorescencias con colonias pequeñas de áfidos bien establecidas, y se dividieron en tres tratamientos: control (C), exclusión con capucha (EC) y exclusión a mano (EM; Ver metodología).

En tan solo 28 días, la densidad de áfidos en los tratamientos C, EC y EM fué de 347:49, 379:57 y 1255:157 respectivamente. El análisis de varianza muestra que no hay diferencias significativas entre los tratamientos C y EC (Cuadro 11). Sin embargo, la abundancia de áfidos en EM es 3 veces mayor que los otros tratamientos, mostrando diferencias significativas con ellos.

De los resultados anteriores se desprende, en contraste con los experimentos del apartado anterior, que en este caso la eliminación a mano de insectos depredadores no tuvo ningún impacto sobre las tasas de incremento poblacional. Esto puede interpretarse en el sentido sugerido por otros autores (Huges, 1953; Dixon, 1977; Cappuccino, 1987) de que los depredadores solo tienen un impacto drástico en colonias bien establecidas los depredadores poco tienen que hacer como mecanismos de control poblacional.

Por otra parte, debe explicarse el efecto de la capucha. En primera instancia el posible efecto de invernadero, parece no ser una explicación adecuada, ya que los registros comparativos de temperatura que se realizaron con una inflorescencia con capucha y una sin capucha (con un CR 21 MICROLOGGET de registro continuo), no mostraron diferencias significativas entre las marchas de temperatura.

Otra posible explicación es que la capucha proteja las colonias de otros tipos de depredadores. A pesar de que se carecen de evidencias directas para rechazar esta hipótesis, no parece ser muy viable ya que los registros y experiencias de campo sugieren que el ataque por pájaros, insectos adultos u otro tipo de depredadores, no es un evento frecuente.

Para finalizar otra hipótesis alternativa sugiere el hecho de que la capucha limite el movimiento de los áfidos fuera de la planta obligándolos a reproducirse en el mismo lugar. Si bien el tamaño de malla de la capucha es lo suficientemente grande como para permitir la entrada y salida de los adultos es posible que en la práctica si limite su movimiento o reduzca la velocidad del viento, bajo la suposición de que este factor fuera importante.

CUADRO 11 Resultado del análisis de varianza y comparaciones múltiples, en relación con la abundancia de *A. gossypii* bajo tres tratamientos: control (nivel 1); exclusión a mano de insectos depredadores (nivel 2) y exclusión con capucha (nivel 3; ver texto).

	DF	SS	MS	F	F-prob
total	69	29942593			
Control	2	13392067	6696033	27.107	0
Error	67	16550527	247023		

Comparación múltiple sobre el control

Nivel	Media	tamaño de muestra	separación
1	347.6067	23	a
2	379.6261	23	a
3	1284.792	24	b

10. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES.

El presente trabajo constituye un primer paso para abordar el estudio de la Ecología Poblacional de A. gossypii en la Reserva del Pedregal de San Angel. Uno de sus objetivos centrales fue el de dilucidar cuáles eran los factores y mecanismos, así como sus formas y momentos de acción, que determinaban el comportamiento poblacional del áfido, reflejado en sus patrones de variación espacial y temporal.

Tomando en consideración este marco de referencia, el trabajo se orientó a la descripción de diferentes componentes poblacionales: patrones de agregación, fluctuación poblacional, tasas de cambio y estructura de edades, así como las principales interacciones con otros organismos y con su medio físico. Hasta ahora, esta información se ha analizado con un enfoque correlacional, esto es, el registro simultáneo de una serie de variables y el establecimiento de la correspondencia espacial y temporal entre ellas. Lo anterior no excluye el hecho de que se hayan realizado algunos experimentos complementarios.

En los capítulos anteriores se describieron y analizaron con cierto nivel de profundidad estos componentes poblacionales, incluyendo algunas relaciones básicas entre ellos. En contraste, lo que se pretende aquí es dar una idea global de las características del Sistema Biológico en estudio, y proponer algunas ideas acerca de la forma en que los factores ecológicos podrían estar conjugando, para dar lugar a los patrones observados.

Antes de iniciar con la discusión y obtener conclusiones en este sentido, hay que recalcar algunos aspectos importantes del trabajo: en primer lugar, la mayor cantidad de información generada se obtuvo durante solo una de las etapas de crecimiento poblacional de A. gossypii, correspondiente a la época de floración de E. ribbiflora. Al respecto, y como se señaló en su momento, la fluctuación poblacional del áfido muestra dos etapas de crecimiento, que corresponden a dos condiciones diferentes de la planta: la prefloración y la floración. Además los áfidos también sobreviven a condiciones ambientales adversas, durante la época más seca del año.

De esta forma, el periodo de muestreo y registro de campo, solo corresponde a una parte del ciclo anual del áfido y se requiere extenderlo al resto del año. Desde luego que ello no impide que se puedan hacer algunos planteamientos básicos, a partir de observaciones e interpretaciones puntuales de lo que ocurre durante esta época.

Otro aspecto que también debe recalcar, es el hecho de que el trabajo no tiene pretensiones de comparar la dinámica poblacional de los áfidos entre años. A pesar de que se obtuvieron

registros durante dos años consecutivos, los objetivos en ambos casos fueron muy diferentes. De esta forma, los mecanismos y procesos abordados solo consideran lo que pasa durante el transcurso de un ciclo anual, y bien pudieran ser diferentes cuando se consideran variaciones interanuales.

Para iniciar la discusión, en primer lugar habrá de plantearse qué tan complejo es el Sistema Biológico en estudio, tanto en lo que se refiere al número de sus componentes estructurales, como a los mecanismos que determinan la conducta poblacional de los áfidos.

En cuanto a su composición estructural, se puede hacer inapcié en los siguientes puntos:

1. A. gossypii utiliza prácticamente una sola planta hospedera, a pesar de que se le haya reportado como polífago. En el Pedregal no se detectaron poblaciones importantes del Áfido sobre otras plantas.

2. En sentido práctico tampoco posee competidores importantes. Como se dijo en su momento, éstos o son poco abundantes, o sus picos de abundancia no coinciden con el del Áfido, o hacen un daño completamente diferente a la planta.

3. El parasitoidismo por su parte, es también un evento raro. Además, a la fecha se ha detectado sola una especie de parasitoide involucrada.

4. El áfido muestra una escasa diversidad de depredadores en esta época del año, aunque puede ser relativamente mayor en la primera etapa de crecimiento (Aguilar y Meneses, com. pers.). En todo caso, solo un grupo de insectos depredadores parece tener cierto efecto poblacional sobre A. gossypii.

5. Finalmente, otro posible componente de importancia es la interacción con las hormigas. En este caso, se observa un efecto bastante localizado espacialmente, y una fuerte dominancia de dos especies.

En conclusión, los datos anteriores parecen sugerir que el sistema en estudio es relativamente simple en cuanto a su composición estructural.

Por otro lado, en relación con los factores determinantes del comportamiento poblacional, los resultados indican que entre los más importantes figuran los siguientes: la calidad de la planta, la competencia intraespecífica, la dispersión entre plantas, la depredación y la interacción con las hormigas. Otro factor que pudiera estar jugando un papel relevante es la migración, considerada como el movimiento a gran escala de los organismos (hacia adentro y fuera del Pedregal). Sin embargo no tenemos ninguna evidencia, hasta el momento, de la importancia relativa de la misma.

De esta forma, los principales factores involucrados, o bien pertenecen al nivel trófico inferior (calidad de la planta), o bien corresponden a procesos internos de la misma población (competencia intraespecífica, dispersión y migración). Las relaciones con otros organismos, tanto del mismo como de diferente nivel trófico parecen ser menos importantes para controlar el nivel y comportamiento poblacional de Aphis gossypii en el Pedregal de San Angel. En este caso, su impacto es localizado, tanto espacial (hormigas) como temporalmente (depredadores).

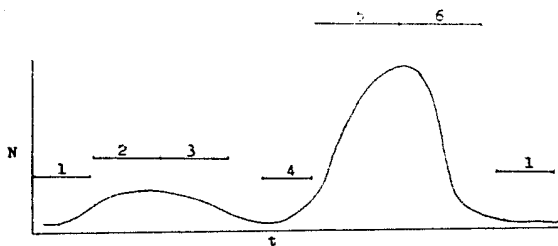
Para discutir la forma en que los factores ecológicos mencionados pudieran estar afectando la abundancia de áfidos, se ha dividido la fenología poblacional de A. gossypii en seis diferentes partes, considerando sus cambios dentro de un ciclo anual completo. La Figura 31 muestra una interpretación resumida de las características poblacionales, los posibles factores determinantes y las condiciones ambientales y de la planta hospedera. Es necesario volver a aclarar aquí que la interpretación vertida en esta figura es producto no solo de los datos obtenidos y reportados en este trabajo, sino que también se plantean en base a observaciones puntuales en otras épocas del año y los registros obtenidos por otros autores (Aguilar y Meneses) que han seguido trabajando con A. gossypii en el Pedregal de San Angel. Con todo esta interpretación planteada como hipótesis de trabajo puede servir como generadora de líneas de investigación a futuro.

Como puede apreciarse, con excepción de la calidad de la planta, parece no haber un factor relevante que actúe a lo largo de todo el año, observándose cierto grado de secuenciación en el momento en que actúan los mismos.

El componente abiótico, por otro lado parte, se abordó de manera superficial en el presente trabajo, en parte por la razón de que solo se dispuso de valores de precipitación y temperaturas (máximas y mínimas). Si bien, con estos parámetros no se observó correlación alguna a escala intra anual, ello no implica que los factores climáticos no pudieran estar jugando un papel relevante. Así por ejemplo, la temperatura y la precipitación bien pueden estar determinando los niveles de abundancia promedio, alcanzada en un año dado. Ello afectando de manera directa la tasa de incremento poblacional (Dixon, 1977), o de una forma indirecta, a través de su impacto sobre la calidad de la planta hospedera.

Otro mecanismo posible involucra la intensidad de la precipitación, ya que las lluvias muy intensas pueden disminuir efectivamente la abundancia de áfidos sobre plantas expuestas. Un ejemplo lo constituye el áfido de la col, Brevicoryne brassicae, en donde una fuerte precipitación fue capaz de "barrer" hasta dos terceras partes la población de áfidos (Huges, 1963).

Figura 31 Resumen de las características poblacionales, factores determinantes y condiciones ambientales para un periodo anual de referencia, propuesto para A. gossypii en la Reserva del Pedregal de San Angel (ver texto).



CARACTERÍSTICAS Poblacionales	POSIBLES FACTORES DETERMINANTES	CONDICIONES AMBIENTALES Y DE LA PLANTA
1 Fase de subsistencia		
densidades excesivamente bajas	escasas de plantas con características de calidad adecuadas, que permitan el establecimiento de las colonias.	precipitación escasa o prácticamente nula excepto al final de la fase.
colonias pequeñas o individuos aislados, raras vez colonias medianas.		rosetas de diámetro pequeño y pocas hojas
muchas plantas desocupadas		
2 Primera etapa de crecimiento poblacional.		
colonias establecidas sobre las hojas de la planta	mejoramiento de la calidad (nitrogeno) de la planta, como resultado de una activa fase de crecimiento y renovación de estructuras vegetativas.	buenas condiciones de humedad.
la población no alcanza abundancias muy grandes		amplia cobertura vegetal e incremento de la diversidad de plantas y animales
posibles migraciones (?) desde otros lugares y otras plantas hospederas		aumenta el diámetro de la roseta y el número de hojas

3 Primera fase de
decaimiento poblacional.

la población decae
hasta densidades muy
bajas

cambios en la compo-
sición química de la
planta (?)

primeras fases de
formación de in-
florescencias

colonias medianas
localizadas

depredación (?)

colonias en inflo-
rescencias recién
formadas.

cambios en la estruc-
tura morfológica de
la planta (?)

dispersión obligada (?)

factores climáticos
(lluvia)

4 Inicio de la segunda
fase de incremento
poblacional

colonización gra-
dual de inflorescen-
cias.

dispersión, movimiento
de individuos fuera
de la planta.

formación de
flores.

abandono gradual
de las hojas como
sitio de coloni-
zación.

depredación, disminu-
yendo la tasa de
colonización y
extinguendo colo-
nias pequeñas

lluvia escasa

dispersión, baja
tasa de encuentro
y colonización de
nuevas plantas

5 segunda fase de
incremento poblacional:

100% de intorrescencias brochadas

densidades muy elevadas de aridos por intorrescencia.

disminucion de las tasas de incremento poblacional con la densidad de

aridos (conciencia autorregulada)

establecimiento definitivo de las colonias

escape a los controles extrínsecos de la poblacion.

competencia intraspecifica

epoca recavareses de lluvia

consolidacion de la fase de floracion.

disminucion drastica del diámetro de la roseta

diversidad de plantas y animales disminuye drásticamente.

6 segunda fase de
decaimiento poblacional:

decaimiento drastico de la abundancia de aridos.

no hay movimiento hacia la estructura vegetativa de la planta.

emigración masiva fuera del Pedregal y hacia otras plantas hospederas alternativas.

distribucion drastica de la cantidad de la intorrescencia como recurso, basicamente reflejado es un acelerado proceso de desecacion de la sisma.

no hay lluvias.

la intorrescencia tiende a secarse completamente

Para nuestro caso, deberá evaluarse el papel que juega la intensidad de la lluvia durante la primera etapa de crecimiento poblacional del áfido, época en la cual aún se presentan lluvias abundantes.

Para analizar el efecto de los factores abióticos sobre los patrones poblacionales del áfido, deberán también considerarse las variaciones ambientales locales, en cuanto a las condiciones microclimáticas y edáficas. Esto puede ser relevante en virtud de la gran heterogeneidad que presenta el Pedregal, por su topografía muy accidentada, las condiciones desiguales de suelo y la gran diversidad de características de la cubierta vegetal, entre otras.

En otro orden de cosas, los resultados encontrados en este trabajo hacen recalcar otro aspecto interesante de la dinámica poblacional de A. rosae, en relación con los posibles mecanismos involucrados en el segundo periodo de crecimiento poblacional, el cual está asociado a la etapa de floración de E. pilbiflora.

Aquí podemos retomar algunas de las ideas mencionadas en el capítulo relacionado con la fluctuación poblacional. En primer lugar, es razonable considerar a una inflorescencia como una población local, relativamente aislada de las demás y con sus propias tasas de natalidad, mortalidad y migración. En este sentido puede concebirse el desarrollo simultáneo de una serie de poblaciones sujetas a las restricciones ambientales locales y de su propia planta hospedera.

En segundo lugar los datos también sugieren que las poblaciones no crecen en forma exponencial sino más bien observan un patrón de crecimiento autorregulado, esto es, con una disminución en la tasa de incremento conforme aumenta la densidad. Lo anterior sugiere la existencia de un valor máximo de abundancia de áfidos que puede soportar la inflorescencia (capacidad de carga).

Finalmente, hay que considerar que las inflorescencias como recurso son cambiantes en el tiempo. Por un lado están sujetas a un proceso de crecimiento y desarrollo de las estructuras florales, y por otro están sujetas también a la desecación. Esto último contribuye a que la calidad de la inflorescencia como recurso disminuya drásticamente.

De lo anterior se desprende que la capacidad de carga (K) también varía en el tiempo y es de esperarse un valor máximo de K localizado en algún punto entre el inicio de la floración y la completa desecación de la misma (Figura 32a).

Si a este último patrón, le adicionamos un modelo de crecimiento logístico para la población de A. rosae, se obtendría un resultante similar al de la Figura 32b.

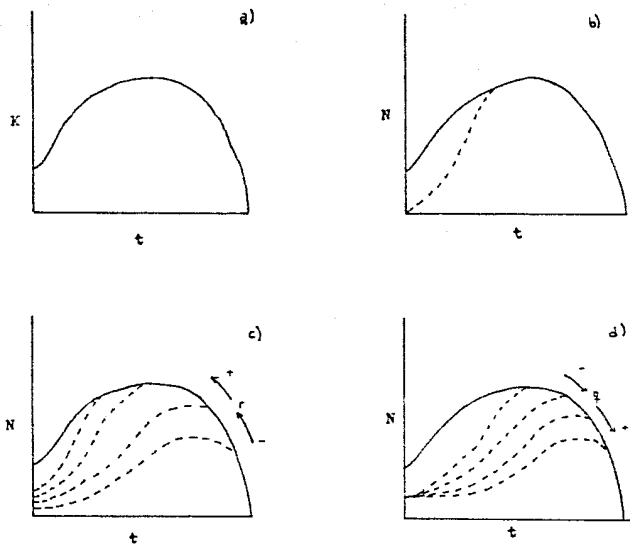


Figura 32 Modelo gráfico propuesto para la dinámica poblacional de A. gossypii durante el periodo de floración de E. gibbiflora. a) Variación de la capacidad de carga (K) de las inflorescencias de E. gibbiflora en el tiempo, b) Resultante de una dinámica poblacional que involucra un modelo de crecimiento logístico con una K variable, según el patrón anterior, c) Patrones de variación temporal de la abundancia de Áfidos a diferentes valores de la tasa intrínseca de crecimiento y d) lo mismo, afectando negativamente el valor de r a diferentes intensidades (q), solo durante un corto periodo al inicio de la etapa de crecimiento poblacional.

El modelo de crecimiento resultante, tiene implicaciones muy interesantes para la dinámica poblacional del áfido. Así los patrones de variación temporal claramente estarán determinados entre otras cosas, por el valor de r (la tasa intrínseca de crecimiento de la población). De tal forma que los factores que pudieran modificar directamente dicho valor podrían llegar a afectar de manera drástica, tanto el nivel como el tiempo en que se alcanza el pico máximo de abundancia (Figura 32c). Este podría ser, por ejemplo, uno de los mecanismos por el cual la temperatura pudiera estar determinando la variación temporal de la abundancia de áfidos, entre años.

Otra consecuencia importante que se deriva de este modelo es que efectos similares podrían obtenerse, si por alguna razón, se ve afectada positiva o negativamente la tasa de incremento, solo al inicio del ciclo poblacional (Figura 32d). En nuestro caso esto es de especial relevancia, ya que por un lado, la tasa de incremento inicial de la población puede ser potencialmente más elevada que la observada en campo, y por el otro, la depredación tiene un efecto negativo demostrado, sobre la tasa de colonización, cuando la población de áfidos aún es muy baja.

El modelaje de este tipo de sistemas parece ser relativamente fácil, pero ello escapa a los objetivos de este trabajo. Además, el sistema biológico es fácilmente manipulable, de tal forma que mediante la adición de áfidos o la aplicación controlada de insecticidas, pueden someterse a pruebas diferentes hipótesis derivadas de un modelo de este tipo.

Simultáneamente una dinámica poblacional como la descrita en los párrafos anteriores donde la competencia intraespecífica pudiera estar jugando un papel importante, puede en sí misma explicar los resultados obtenidos en cuanto a la disposición espacial discutida en el capítulo 7. De esta forma este podría ser un caso más en el cual el componente demográfico pudiera ser importante en la determinación de la disposición espacial.

Otro aspecto relevante que tampoco pudo considerarse en este trabajo, tiene que ver con los patrones de variación temporal de la calidad nutricional y los sistemas defensivos de la planta, en especial con sus defensas químicas. Estos son dos aspectos fundamentales que deben considerarse para la obtención de un modelo poblacional satisfactorio, que explique el comportamiento poblacional de los herbívoros (Rhoades, 1963).

En este sentido solo se ha reportado un trabajo enfocado a la descripción de los compuestos químicos de *E. gibbiflora*, que pueden estar involucrados en su defensa (Cruz, 1990). Sin embargo el muestreo fue puntual, de tal forma que no se tiene una perspectiva completa de las características químicas de la planta a través del año.

De esta manera, habrán de abordarse varios cuestionamientos de interés acerca de la dinámica temporal de la química de la planta, entre los cuales podrían señalarse los siguientes:

Cómo cambia en el tiempo, el tipo y la cantidad de las defensas químicas de la planta, en relación con la fenología de la misma y la intensidad de ataque de sus herbívoros?

Cuál es el impacto del estrés físico, en especial de la sequía a la que se ve sometida la planta durante la etapa de floración, sobre su capacidad defensiva?

En ese mismo sentido, cuál es el papel que puede estar jugando la química de la planta, sobre el abatimiento poblacional que sufren los áfidos después de iniciada la primera fase de crecimiento, ocurrida bajo adecuadas condiciones de humedad?

Cómo se correlacionan los patrones defensivos de la planta y aquellos relacionados con su biología reproductiva y con la abundancia de áfidos?

Habrà de contemplar una línea de investigación que contribuya a dar una respuesta adecuada a estos planteamientos, y permita conocer el efecto de los diferentes compuestos químicos involucrados en la defensa de la planta sobre la dinámica poblacional de A. gossypii.

Para finalizar este capítulo, se intentará ubicar los resultados de este trabajo en relación con los patrones obtenidos para otros áfidos, y que se han reportado en la literatura.

El decaimiento poblacional que observa A. gossypii en la fase de estudio está relacionada con el deterioro de la inflorescencia como recurso alimenticio. Este parece ser un fenómeno relativamente común, y otros trabajos también han mostrado como la planta hospedera determina el fin de un ciclo poblacional. Así, Addicott (1978a) en sus estudios poblacionales sobre cuatro especies de áfidos (Macrosiphum valerianae, Aphis varians, A. helianthi y A. salicariae) señala que la duración máxima de sus poblaciones locales se corresponde con el ciclo de vida de la planta hospedera (Epilobium angustifolium). Por su parte Huges (1963), menciona que cuando las hojas de la planta mueren, el áfido de la col (Brevicoryne brassicae) presente sobre ellas, también muere. En otro caso, Gilbert (1988) indica que ninguna población de Masonaphis maxima sobrevive después de que se abren los frutos de Rubus parviflorus, y muchas poblaciones colapsan después de la tercera generación, cuando la planta hospedera se ha secado.

El trabajo de Addicott (1976a) presenta además otros puntos de referencia para contrastar los resultados de este trabajo. De entrada, el comportamiento de las poblaciones de áfidos que estudió, muestran ciertas semejanzas con el patrón observado para A. gossypii, a saber: a) en general, y a nivel de metapoblación, los áfidos muestran cierta tendencia a alcanzar un valor máximo, y su decaimiento está asociado al de la planta hospedera. La duración máxima de la colonia es del orden de 16 semanas, y b) la ocurrencia e intensidad de los factores que pudieran afectar la población de áfidos (hormigas, depredadores, etc.) es esencialmente estocástica, de tal forma que muchas poblaciones locales fueron iniciadas asincrónicamente, y se observó una amplia variedad de patrones de crecimiento poblacional.

Es claro que la dinámica de las metapoblaciones, es un resultado sumativo de las dinámicas de las respectivas poblaciones locales. En el caso de Addicott (1976a), los patrones de las metapoblaciones y las poblaciones locales son muy diferentes entre sí. De esta forma, mucho del comportamiento de la metapoblación en A. fabae y A. faberianae depende de las altas tasas de extinción y colonización que ocurren durante las 10 primeras semanas de registro. Es interesante señalar que las extinciones pueden darse incluso a densidades relativamente altas.

En nuestro caso algunas observaciones indican que colonias grandes de áfidos pueden sufrir colapsos repentinos hasta prácticamente desaparecer. Este tipo de fenómenos son más frecuentes en la primera fase de crecimiento de los áfidos y pudieran deberse a la deprecación o a alguna enfermedad (Aguilar y Méndez com. per.). A pesar de ello en comparación con las poblaciones de Addicott las de A. gossypii parecen ser más persistentes sobre todo cuando han sobrepasado cierto nivel de abundancia. Un reflejo de ello posiblemente sea el hecho de que en el Fedregal el 100% de las inflorescencias son fuertemente atacadas por A. gossypii, mientras que en su caso la proporción de plantas utilizadas en general es menor al 30%, y en algunas especies no es muy superior al 10%.

Addicott sugiere que una adecuada descripción de la dinámica de poblaciones locales no puede ser obtenido a través de un estudio a nivel de metapoblación y la dinámica de esta a su vez no puede ser entendida sin considerar la dinámica de las poblaciones locales. Con todo la dinámica observada en las metapoblaciones de A. gossypii parece reflejar mejor los eventos que ocurren a nivel de poblaciones locales, en comparación a las poblaciones trabajadas por este autor. Lo anterior no desmerita la importancia de hacer más investigaciones de campo alrededor de este aspecto.

Otro estudio que con el cual se pueden establecer algunas comparaciones es el de Hughes (1963) que muestra un patrón de fluctuación poblacional de aumento-disminución. En este caso, las poblaciones del Áfido de la col (Brevicoryne brassicae) pasan el otoño sobre el follaje de esta planta. Durante la primavera, la planta empieza a florecer y las cabezuelas empiezan a ser utilizadas como sitios de alimentación preferible. Este comportamiento de movimiento de las hojas a las inflorescencias es similar al que muestra A. gossypii en la Reserva del Pedregal de San Angel.

En Australia donde se hizo este estudio, el Áfido B. brassicae pasa partenogenéticamente su ciclo en solo la planta de la col. Sin embargo, Hughes señala que esto no parece ser el caso de la Región de Camberra, donde la col esta presente todo el año, pero el Áfido no es muy abundante cuando la planta esta la planta esta floreciendo. Por lo tanto para completar su ciclo pasa a una hospedera de verano (Hirschfeldia incana) donde, si las condiciones son buenas permanecen hasta que est aflorece. Aquí pasan no menos de dos generaciones (la primera alada y la segunda alada migrante).

En la planta de la col, al inicio hay bajas densidades de B. brassicae pero debido a las altas tasa reproductivas, la poca migración, y los bajos niveles de parasitoidismo y enfermedades (por hongos), se observa un rápido incremento en la densidad de Áfidos. Posteriormente la población decae como consecuencia de la reducción de las tasas reproductivas, un incremento en la emigración, enfermedades por hongos, parasitoidismo y depredación y la muerte de las hojas de la planta hospedera.

Hughes señala que la concentración de las reservas alimenticias de las estructuras florales de la planta proveen condiciones ideales para que una colonia se desarrolle con rapidez. Pero las condiciones favorables de alimentación son únicamente temporales: cuando las reservas alimenticias son translocadas al desarrollo de las semillas se da un proceso que resulta equivalente al envejecimiento de los tejidos, sobre el cual los Áfidos comen. Estos fenómenos que suceden sobre las cabezuelas, bien podrían estar pasando en las inflorescencias de E. gibbiflora.

El-Saadany y Abdel-Fattah (1976) trabajaron por su parte con los Áfidos Myzus persicae y Aphis gossypii durante las dos principales estaciones de crecimiento de cultivo de papa en Egipto.

En la primera estación la infestación se inició con la aparición de las primeras hojas de las plantas, y se observó un pico máximo de abundancia en el mes de mayo. A partir de allí, la población declinó hasta desaparecer en el mes de junio. En la segunda estación la población de M. persicae se incrementó a un pico al final de la primera semana de noviembre, seguido de una

disminución gradual hasta que desapareció en la tercera semana de diciembre. A. gossypii por su parte, observo un pico máximo de 2.5 áfidos el 2 de noviembre.

Los autores indican que el tamaño poblacional en la primera estación fue de 7.5 y 18 veces mayor que la segunda, para M. persicae y A. gossypii respectivamente. Estos dos picos también se observaron en este trabajo con A. gossypii, pero en el caso de la papa, el pico de abundancia de A. gossypii fue mucho menor sobre las inflorescencias que sobre las hojas. El-Saadany y Abdel-Fattah no encontraron alguna correlación significativa entre la abundancia de áfidos con la temperatura y la humedad relativa en la primera plantación, mientras que en la segunda, la relación fue negativa con la temperatura y positiva con la humedad. Concluyen que el que la no correlación en la primera estación es resultado de que las condiciones climáticas están en el rango óptimo requerido por la especie, mientras que en la segunda estación podrían jugar un papel mas determinante.

Si bien por ahora solo podemos hacer una primera aproximación interpretativa acerca de como está estructurado el Sistema en estudio, y plantear algunas ideas acerca de su funcionamiento, ésta información ha resultado fundamental para orientar líneas de investigación que a la larga deberán concretarse en un conocimiento cada vez mayor del mismo, y posiblemente en su modelación y manipulación.

- 1 Addicott, J.F. 1978. The population dynamics of aphids on fireweed: a comparison of local population and metapopulation. *Can.J.Zool.* 56:2534-2564.
- 2 Addicott, J.F. and Cushman, J.H. 1989. Intra and interspecific competition for mutualist ants as a limited and limiting resource for aphids. *Oecologia* 79: 315-321.
- 3 Alvarez, S.F., J.J. Canabias, J. Meave, F. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tojar y A. Valiente. 1981. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. *Fac. Ciencias UNAM* 49 pp.
- 4 Anderson R.M., D.M. Gordon, M.J. Crawley and M.F. Hassell. 1982. Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature* 296:245-248.
- 5 Banks, 1954. A method for estimating populations and counting large numbers of *Aphis fabae* Scop. *Bull.Entomol.Res.* 45:751-756.
- 6 Begon, M., Harper J.L. and C.R. Townsend. 1990. *Ecology (Individuals, population and communities)*. Ed. Blackwell Scientific Publications, London, 784 pp
- 7 Bermeudez, 1987. La Roca Prodigia. *Información científica y tecnológica.* 9(125):23-25.
- 8 Beutelspacher, C.R. 1980. *Mariposas diurnas del Valle de México*. Ed. Científicas, México.
- 9 Blackman, R.L. and V.F. Eastop. 1984. *Aphids on the worlds crops an identification guide*. John Wiley & sons, N.Y. 413 pp. *Afidos, taxonomia, biología.*
- 10 Bodenheimer, F.S. and E. Swirski. 1957. *The aphidoidea of the middle east*. The Weizman Science press of Israel. 373 pp.
- 11 Boucher, D.H., James S., Leeler K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Ann.Rev.Ecol. Syst.* 13:315-347.
- 12 Buckley, R.C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 18:111-138.
- 13 Butze, J.R. y G.R. Sampedro. 1979. *Sírfidos del Pedregal de San Ángel, México, D.F. (Diptera: Syrphidae)*. *An. inst. Biol. UNAM* 50, Ser. Zoología 1:537-552.
- 14 Cano, S.Z. 1989. *Ecología de la relación entre Wigandia urens (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Ángel D.F. (México)*. Tesis Fac. Dien. UNAM.
- 15 Capuccino, N. 1987. Comparative population dynamics of two goldenrod aphids: spatial patterns and temporal constancy. *Ecology* 68(1):1634-1646.

17. Goffe, G. L. 1971. Fluctuation and density of aphid populations and their predators in some processes. *J. Anim. Ecol.* 54:415-441.
18. Conover, W. J. 1971. *Practical nonparametric statistics*. Ed. J. Wiley and Sons.
19. M. J. G. 1973. Estudio sobre herbivoría y demografía en *Malvaceae* ~~Cruciferales~~ Brassicaceae, una planta perenne en el Fedragal de San Ángel. Tesis de Maestría en Ciencias. Fac. de Cien., Biol. UNAM.
20. Dixon, A.F.G. 1973. Biology of aphids. Folleto. Studies in Biology No. 44. Edward Arnold Printed and bound in Great Britain at Camelot Press Ltd, Southampton. pp. 1-54. ol. 30:155-174.
21. Dixon, A.F.G. 1977. Aphid ecology: Life cycles, polymorphism, and population regulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:329-363.
22. Dixon, A.F.G. 1985a. Structure of aphid populations. *Ann. Rev. Entomol.* 30:155-174.
23. Dixon, A.F.G. 1985b. Aphid Ecology. Ed. Blackie, New York, pp 1-157.
24. Downing, J.A. 1966. Spatial heterogeneity: evolved behaviour or mathematical artefact?. *Nature* 202:255-257.
25. Eiko, K. 1988. Assessment of Aphid Colonies by Hoverflies. I. Maple aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae). *J. Ethol.* 6:39-48.
26. Eiko, K. 1988. Assessment of Aphid Colonies by Hoverflies II. Pea Aphids and syrphid species: *Metasyrphus senarius* (Wiedemann), *Metasyrphus trequens* (Matsumura) and *Syrphus vitripennis* (Meigen) (Diptera: Syrphidae). *J. Ethol.* 6:49-53
27. Eiko, K. 1989. Assessment of Aphid Colonies by Hoverflies III. Pea Aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae). *J. Ethol.* 7:1-6.
28. El-Saadany, S. and M. I. Abdel-Fattah. 1976. Fluctuation of population densities of three homopterous pest, *BYZUS PERSICAE* (Sulzer), *APHIS Gossypii* Glover and *Empoasca decolorans* Pasli, attacking potato plants in Egypt. *Bull. Soc. Ent. Egypte* 60:367-394.

- 29 Elliott, N.C. and R.W. Kieckhefer. 1980. Cereal aphid population in winter wheat: spatial distributions and sampling with fixed levels of precision. *Environ.Entomol.* 15: 954-958.
- 30 Emden van, H.F. 1972. Aphid technology. Academic press, London N.L. 1-304.
- 31 Essing, E.O. 1947. Aphids feeding on violaceous plants in California. *Hilgardia* 17(18): 595-617.
- 32 Gilbert, N. 1980. Comparative dynamics of single-host aphid. I. the evidence. *J.Anim.Ecol.* 49: 351-369.
- 33 Gray, K.W. and J. Schun. 1941. A method and contrivance for sampling pea aphid population. *J.Econ.Entomol.* 34(3):411-415.
- 34 Hanski, I. 1980. Spatial patterns and movement in coprophagous beetles. *Oikos* 34:293-310.
- 35 Hanski, I. 1987. Cross- correlation in population dynamics and slope of spatial variance- mean regressions. *Oikos* 50(1):148-151.
- 36 Hernandez, J.J.L. 1984. Variación del contenido de semillas del suelo en 3 habitats de la comunidad de Senecio crassus (Pedregal de San Angel, Mexico. E.F.) Tes:is de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM.
- 37 Hillie Ris Lambers, D. 1950. Host plants and aphid classification. *Proc. Eighth Internatl.Congr.Ent.,Stockholm* 1948:141-4.
- 38 Holman, J. 1974. Los áfidos de Cuba. Instituto Cubano del libro, la Habana. 200pp
- 39 Huges, R.D. and N. Gilbert. 1968. A model of an aphid population-a general statement. *J.Anim.Ecol.* 37:553-563.
- 40 Huges, R.D. 1963. Population dynamics of the cabbage aphid, Brevicoryne brassicae. *J.Anim.Ecol.* 32:393-424.
- 41 Kershaw, 1954. Aphid sampling in sugar beet. *Plant.Path.*13:101-6.
- 42 Krebs, Ch.J. 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 2nd. ed. Harper International Edition. U.S.A. pp1-60.
- 43 Kring, J.B. 1955. Biological separation of Aphis gossypii Glover and Aphis sed Kaltentbach. *Ann.Entomol.Soc.Amer.* 48:442-444.

- 43 Wright, J.H. 1968. The life cycle of the peach aphid, Myndus
persicae Glover, an example of facultative migration.
Ann.Ent.Soc.Amer. 61:284-290.
- 44 Ludwig, J.A. and J.F. Reynolds. 1963. Statistical ecology. ed.
Wiley, Sons, N.Y. pp 19-59.
- 45 MacIay, W.L. y Richard E.E. 1969. Clave de los géneros de
homópteros de México (Hymenoptera:Formicidae). II Simposio
Nacional de Insectos Sociales. Memoria I. Castejon, Mor.
pag. 1-82
- 47 Metcalf, C.L. y A.F. Flint. 1975. Insectos destructivos e
insectos utiles (sus costumbres y su control). 4ta ed. Ed.
Continental México. 1177 pp.
- 48 Ortiz, C.L. 1980. El microclima de Ciudad Universitaria.
Tesis. Licenciatura en Geografía. UNAM. México. 102 pp.
- 49 Palmer, M.A. 1952. Aphids of the Rocky Mountain Region. Thomas
Say Foundation: 5:118-50.
- 50 Farrá, I.V. 1968. Ecología de la polinización en una población
de Echeverria glandulifera L.C. en el Pedregal de San Ángel
C.U. México. Tesis. fac. Ciencias. UNAM, México. 88 pp
- 51 Peña M.R. y Renaudiere G. 1965. Los afidos (Homoptera
aphididae) de importancia Agrícola en México. Memoria del
octavo Congreso Nacional de Zoología. Saitillo, Coahuila.
Tomo II. 1064-1105.
- 52 Peña, M.R., J. Holman. y M.R. Esguerra. 1967. Instructivo para la
identificación y análisis de los pulgones alados del bajío.
E.N.C.E. I.F.N. Pag 1-35
- 53 Peña, M.R. 1968. Comentarios a los ciclos biológicos de los
áfidos de importancia agrícola en México. Comunicación
personal en el Seminario Científico del CRAE-ClAB, Celaya
Gto.
- 54 Fielou, D.F. 1961. Note on a volumetric method for the
determination of numbers of apple aphid, Myndus rosae Deb. on
samples of apple foliage. Can.J.Plant.Ser. 41: 442-7
- 55 Foote, R.W. 1978 An Introduction to Quantitative Ecology.
McGraw Hill, New York.
- 56 Quintanilla, R.H. 1976. Pulgones, características morfológicas
y biológicas. especies de mayor importancia agrícola.
Folleto. Argentina 1-15.
- 57 Reiche, C. 1977. Flora excursoria en el Valle de México. 2da
ed. Ed. Manuel Porrúa Méx. (rep. de la ed. de 1926).

- 56 Kinoades, D.F. 1983. Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Herbivore population dynamics and plant chemistry. Cap. of Academic Press, in.
- 59 Kzedowski, J. 1984. Vegetación de. Fecregal de San Angel (D.F. México). An. Bol. Soc. Cienc. Biol. 1-4 6:89-129.
- 60 Kzedowski, J. y G.C. Kzedowski. 1979 Flora fanerógama del Valle de México. vol. 1 C.E.C.S.H. México
- 61 Serrano, L.G. y Ramos E.J. 1989. Biología de *Solenopsis gemipennis* Champrentier, y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera:Acrididae). Anales Inst. Biol. Univ. Auton. México Ser. Zool. 59(2):107-152.
- 62 Satohuchi, G. 1981. Occurrence and fecundity of two color forms in *Aphis gossypii* Glover of two color forms in *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on Bashaen leaves. Appl. Ent. Zool. 10(1):50-52.
- 63 Simon, J.E.F.; Flores, G.C. & Jara, E.F. 1980. Influencia del *Aphis gossypii* Glover en la precocidad del algodónero. Reunión Latinoamericana de fito-ecología. 8va., Ecología. Resúmenes.
- 64 Soberón, J., C. Cordero, E. Benrey, F. Parlanga, C. García-Saiz y G. Berge. 1986. Patterns of oviposition of *Sandya yami* (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to its food-plant appearance. Ecol. Ent. (en revisión).
- 65 Soberón, M.J. and M. Loewinsonn. 1987. Patterns of variation in the numbers of animal populations and the ecological foundations of Taylor's law or the mean. Oikos 48(3):249-262.
- 66 Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. Biometría. principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Ed. Blume, España pp 1-819.
- 67 Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations. 2nd. Ed. London. Chapman and Hall.
- 68 Stanley, E.F. 1951. The role of the ant in the biological control of homopterous insects. Can. Entomol. 83:93-97.
- 69 Strickland, A.H. 1954. An Aphis counting grid. Plant Path. 3:73-75.
- 70 Takada, H. 1988. Interacional variation in the photoperiodic response for sexual morph production of Japanese *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Achididae). J. Appl. Entomol. 105(2):188-197.

- 71 Takahashi, F. 1963. Descriptions of some new and little known species of aphids of Japan, with key to species. *Trans.Amer.Ent.Soc.*, 92:519-527.
- 72 Taylor, E.A. and P.F. Smith. 1955. Three methods for extracting thrips and other insects from rose flowers. *J.Econ.Entomol.* 48:767-768.
- 73 Taylor, L.R. 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Ann. Rev. Ent.* 29:321-357.
- 74 Taylor, L.R. , I.P. WoIwood and J.N. Ferry. 1980. Variance and the large scale spatial stability of aphids, moths and birds. *Jour.Anim.Ecol.* 49:831-854.
- 75 Taylor, L.R. and R.A.J. Taylor. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. *Nature* 265:415-421.
- 76 Turchin, P. and F. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis* varietes: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology* 70(4):1008-1016.
- 77 Valiente, B.A. y Luna G.E. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. *Acta Botánica Mexicana.* 9:13-30.
- 78 Vendramin, J.D. and D. Nalanc. 1981. Damage evaluation of *BRIS GQSSYRII* Glover, 1877 (Homoptero: Aphididae) in the cotton cultivar "IAC-17". Avaliação de danos de *Aphis GQSSYRII* no algodoeiro cultivar "IAC-17". *An.Soc.Entomol.Bras.* 10(1):89-90.
- 79 Wall, R.E. 1933. A study of color and color-variation in *BRIS GQSSYRII* Glover. *Ann.Entomol.Soc.Amer.* 26(3):425-463.
- 80 Walther, E. 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences.
- 81 Way, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing homoptera. *Ann.Rev.Entomol.* 8:307-344.
- 82 Wellings, P.W., R.J. Chambers, A.F.G. Dixon and D.P. Aikman. 1985. Sycamore aphid numbers and population density. I some patterns. *J.Anim.Ecol.* 54: 411-424.
- 83 Wellings, P.W., R.J. Chambers, A.F.G. Dixon and D.P. Aikman. 1985. Sycamore aphid numbers and population density. I. Some patterns. *J.Anim.Ecol.* 54: 411-424.

APENDICE 1.

CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS Y DE COLORACION DE

A. rossyplii.

1.1. Caracteres morfológicos

Adultos Apterós: El cuerpo mide entre 0.9 y 1.8 mm de longitud. El dorso es membranoso, con una franja estrecha transversal esclerosada en el tergito VIII, la que usualmente no se desarrolla en los ejemplares más pequeños. Poseen pelos dorsales de 8-20 μ . Los dos pelos del tergito VIII miden 12-30 μ y en ejemplares mayores hasta 50 μ . Los pelos ventrales, en ejemplares más pequeños, miden de 18 a 30 μ y en los más grandes hasta de 60 μ .

La frente es sinuosa en ejemplares bien desarrollados, con el tubérculo frontal medio bien desarrollado. En los ejemplares pequeños la frente es sólo ligeramente convexa. Los pelos frontales igual al diámetro basal del segmento antenal III o a la mitad de éste; Las antenas son de 0.5 a 0.65 veces el largo del cuerpo, con 5 a 6 segmentos. El proceso terminal de 2 a 3 veces más largo que la parte basal del último segmento antenal. Los pelos antennales miden de 6 a 18 μ de largo. El rostro se prolonga hasta la coxa posterior y en ejemplares pequeños éste es relativamente más largo. Con el último segmento rostral de 1.25 a 1.3 μ , y en los ejemplares pequeños es hasta 1.5 veces más largo que el segmento II del tarso posterior.

Los sínculos son 1.3 a 2 veces más largos que la cauda. En los ejemplares más pequeños, como regla general, son relativamente más cortos. La cauda es 1.0 a 1.5 veces más larga que su ancho basal, con 4 a 7 pelos. Los pelos de los fémures casi siempre son cortos, en especial los de la superficie dorsal, que miden de 5 a 20 μ , pero con uno o dos pelos en la superficie ventral mucho más largos y fuertes (de 35 a 50 μ). En ejemplares más pequeños estos pelos son de aproximadamente 25 a 30 μ de largo. El segmento II del tarso posterior mide 80 a 90 μ y en ejemplares más pequeños es de aproximadamente 60 μ . Los tres segmentos tarsales poseen pelos en números de 3.3 y 2 (Holman, 1974; Blackman y Eastop, 1984; Peña, 1955).

Adultos alados: El cuerpo mide de 0.95 a 1.75 mm de largo. El dorso abdominal es membranoso con escleritos marginales en los segmentos II y IV, los escleritos postsínculares están bien desarrollados y tienen una estrecha franja transversal en el tergito VIII.

Las antenas son de 0.6 a 0.75 veces el largo del cuerpo. El proceso terminal 1.5 a 3.0 veces más largo que la parte basal del segmento VI. Los rinarios secundarios en el segmento III, más bien planos, en números de 3 a 5, el segmento IV sin rinarios. La frente es sinuosa.

Los sífnuculos son de 0.10 a 0.15 el largo del cuerpo, y 1.5 a 2.0 veces más largo que la cauda. La cauda es oscurecida, o al menos en su parte distal, siempre más pálida que los sífnuculos.

La vena media presenta 2 bifurcaciones, y las alas posteriores tienen 2 venas oblicuas (Holman, 1974; Blackman y Eastop, 1984; Peña, 1965).

1.2. Color de los ejemplares aclarados

Adultos ápteros: El dorso es incoloro. La cabeza oscurecida hasta negra. Los segmentos antenales I y II, Ápice del V y todo el segmento VI, usualmente oscuros, el resto de las antenas son pálidas. En ocasiones, la mitad apical del segmento II y el ápice del V, así como la base del VI y la parte media del proceso terminal, pueden también ser pálidos.

Los sífnuculos son oscurecidos hasta negros. La cauda es pálida u oscurecida, siempre menos pigmentada que los sífnuculos. Las placas anal y genital usualmente oscurecidas. Las patas pálidas con el tarso y ápices de las tibiae negros.

Los ejemplares muy pequeños son incoloros excepto en el área alrededor del rinario primario del segmento antenal VI, el ápice del proceso terminal, la parte distal de los sífnuculos, la cauda, el ápice de las tibiae y los tarsos (Holman, 1974).

Adultos alados: El dorso es incoloro, con las áreas esclerosadas oscurecidas hasta negras. La cabeza y las antenas oscurecidas o negras, algunas veces con las partes basales de los segmentos antenales III y V algo más pálidas. Los sífnuculos son negros, y la cauda oscurecida solamente en ejemplares grandes (de otro modo suele ser pálida o con el ápice oscurecido). Los fémures son oscurecidos con bases pálidas y ápices negros. Las tibiae pálidas, con la parte apical negra y los tarsos negros (Holman, 1974).

1.3. Coloración de ejemplares vivos.

Aphis rossypti Glover, es un áfido de tamaño y color extremadamente variable, con coloraciones que van desde el amarillo hasta el verde oscuro. Wall (1933) clasificó el color en 10 categorías, que iban desde el luminoso al oscuro, estudiando la heredabilidad de estas formas y su relación con el tamaño del cuerpo: los ápteros de colores luminosos eran más pequeños en tamaño y con los apéndices más cortos. Estas características tendían a incrementarse con la categoría del color.

Finalmente observó que en una generación partenogenética ocurría una amplia gama de coloraciones, y que las hembras ápteras con colores oscuros o intermedios tenían la capacidad de producir formas oscuras predominantemente aladas. Estos resultados indicaban que las formas de diferente color no representaban diferentes razas de áfidos. Por otra parte, Inaizumi (1969, 1970) observó que las diferencias de color estaban relacionadas con la planta hospedera.

Setokuchi (1981) trabajando con Aphis gossypii sobre Colocasia antiquorum consideró tres coloraciones de las hembras ápteras vivíparas partenogenéticas: verde, amarillo e intermedio. Comparó la tasa reproductiva y el crecimiento poblacional entre las diferentes formas de color, encontrando que las amarillas eran más abundantes a altas temperaturas (27°C) y que su tasa reproductiva fue mayor que la de la forma verde (a 24.2°C). Las crías no siempre fueron del mismo color que sus padres y muchas crías de color verde cambiaron a amarillo cuando fueron sometidas a altas temperaturas.

Holman (1974) menciona que los ejemplares pequeños o formas inmaduras tienden a estar matizados de amarillo, amarillo pálido o blanquecino, además de tener los sifunculos casi del color del cuerpo y sólo con los ápices oscuros. Las partes medias de las antenas y casi la totalidad de las tibiae son de coloración pálida.

Blackman y Eastop (1984) señalan que los adultos producidos en colonias apiñadas y con altas temperaturas pueden ser menores que 1 mm de longitud y de color amarillo pálido, casi blanco.

En el Pedregal de San Angel se encontraron formas predominantemente oscuras, aunque se colectaron ejemplares más claros e incluso verde amarillento en números muy reducidos.

AFENDICE 2

Método de extracción

1.- Material utilizado para la extracción.

- a) un frasco de vidrio de boca ancha de 500 ml con tapa.
- b) muestras de inflorescencias sumergidas en aproximadamente 200 ml de agua caliente (38- 26°C).
- c) una jarra de plástico de 2 litros.
- d) un colador de plástico de 15 cm de diámetro con malla de 5mm.
- e) una malla de tui con un aro de alambre del mismo diámetro que el colador.

2.- Método

a) A cada una de las muestras contenidas en una bolsa de plástico, se le agregó agua caliente. Se enjuagó 2 veces y se vació en el colador.

b) Las inflorescencias se colocaron en un frasco de vidrio con el agua caliente y se sacudieron vigorosamente (32 agitaciones). Se vaciaron en el colador.

c) Nuevamente las inflorescencias se colocaron en el frasco y se les volvió a adicionar agua caliente y se repitió el punto anterior.

d) Las inflorescencias fueron fraccionadas y se sacudieron dos veces más como en el punto b.

e) Con un poco de agua caliente se lavaron las paredes del colador, se retiró la malla de tui y con la ayuda de un pincel se colectaron cuidadosamente los áfidos y se colocaron en un frasco con alcohol al 70%.

3.- Eficiencia de extracción.

Se tomaron 25 muestras cuyas concentraciones de áfidos fueran diferentes y se dividieron cualitativamente en 5 grupos diferentes. Se llevó a cabo el método de extracción, después de cada sacudida y vaciado, la malla era retirada y los áfidos colectados en frascos individuales. Al final de la operación se contaron los áfidos que quedaron en las inflorescencias. Se contaron los áfidos de cada frasco y se calculó el porcentaje de eficiencia.

El método empleado resultó altamente eficiente para la extracción de áfidos en las inflorescencias. Como puede observarse en la Figura 33 desde la segunda sacudida la eficiencia de extracción (e.e.) es superior al 90% en todos los estadios excepto en los adultos ápteros. Posiblemente los adultos ápteros tiendan a permanecer más afianzados a la planta, lo que resultaría en el porcentaje relativamente menor de extracción. No obstante para la cuarta sacudida la e.e. oscila entre el 95 y 100% para los diferentes estadios.

El método empleado mostró también ser muy eficiente para todo el rango de densidades empleado.

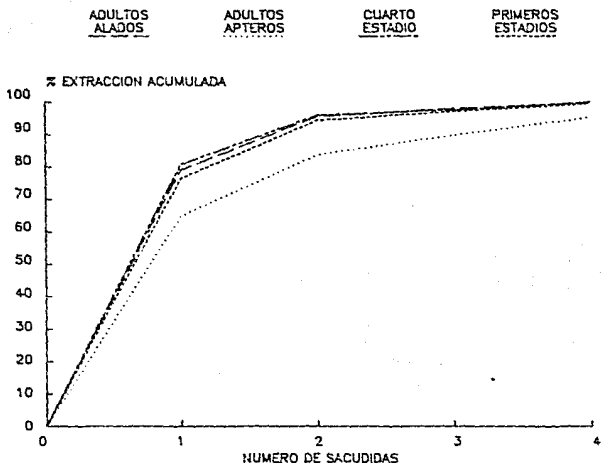


Figura 33 Eficiencia del método de extracción empleado en este trabajo, para diferentes grupos de edad (ver texto).