

239553



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**TABLA DE VIDA Y PARAMETROS DEMOGRAFICOS  
DE callophrys (sandia, Xamia) Xami Reakirt  
(LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE) EN LA RESERVA  
ECOLOGICA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
**B I O L O G O**  
P R E S E N T A N :  
**SERGIO LOPEZ MENDOZA  
DAVID RAMIREZ SANCHEZ**



DIR. DE TESIS: DRA. BETTY BENREY BOGUS LAVSKY

MEXICO, D. F.

1996



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

OCE-408

PARA FUNDACION UNAM  
POR EL APOYO PARA LA  
REALIZACION DE ESTE  
TRABAJO.

Julio de 1996



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
"TABLA DE VIDA Y PARAMETROS DEMOGRAFICOS DE Callophrys xami Reakirt (Sandia xami,  
Xamia xami, LEPIDOPTERA LYCAENIDAE) EN LA RESERVA ECOLOGICA DEL PEDREGAL DE SAN  
ANGEL"

realizado por Sergio López Mendoza y David Ramírez Sánchez

con número de cuenta 8626658-9 , pasante de la carrera de Biología  
8625300-9

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dra. Betty Benrey *Betty Benrey*

Propietario

Dr. Jorge Soberón *Jorge Soberón*

Propietario

Biol. Eduardo Morales *Eduardo Morales*

Suplente

Biol. Gabriela Jiménez Casas *Gabriela Jiménez Casas*

Suplente

Biol. Carlos Cordero *Carlos Cordero*

Consejo Departamental de Biología

*Alejandro Martínez Mena*  
M. en C. Alejandro Martínez Mena

# CONTENIDO

RESUMEN.....	1
1.- INTRODUCCIÓN.....	3
I.- ECOLOGÍA DE POBLACIONES.....	3
a) Demografía.....	4
- Tablas de Vida.....	4
- Mortalidad por enemigos naturales.....	7
- Papel de la planta de alimentación.....	8
b) Regulación poblacional.....	10
c) Sistema biológico.....	13
- Generalidades sobre la mariposa <i>Callophrys xami</i> .....	13
- Generalidades sobre la planta <i>Echeveria gibbiflora</i> .....	17
II.- OBJETIVOS.....	19
a) Generales.....	19
b) Particulares.....	19
2.- ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODO.....	17
I.- LA RESERVA ECOLÓGICA DE "EL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL".....	20
II.- TRABAJO DE LABORATORIO.....	21
a) Evaluación de pegamentos para huevos.....	21
b) Cultivo de mariposas.....	21
c) Evaluación de enemigos naturales.....	22
III.- TRABAJO DE CAMPO	
a) Evaluación de pegamentos para huevos .....	23
b) Tabla de vida.....	24

c) Evaluación de mortalidad por enemigos naturales.....	26
<i>i.-</i> Huevos.....	26
<i>ii.-</i> Larvas de 1o. a 4o. estadio.....	27
<i>iii.-</i> Pupas.....	27
IV.- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	28
a) Comparación entre pegamentos.....	28
b) Comparación entre proporciones.....	28
c) Comparación entre curvas de sobrevivencia.....	28
d) Comparación entre porcentajes de sobrevivencia para diferentes estadios.....	29
3.- RESULTADOS.....	30
I.- PRUEBAS DE PEGAMENTO PARA HUEVOS.....	30
a) Evaluación de los pegamentos.....	30
b) Evaluación de los pegamentos (adhesión).....	30
II.- TABLA DE VIDA.....	33
III.- EVALUACIÓN DE PÉRDIDAS POR ENEMIGOS NATURALES.....	47
4.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	52
I.- TABLA DE VIDA.....	52
a) Mortalidad en el estadio de huevo.....	53
-Efecto de la planta de la alimentación.....	53
-Efecto de la densidad de individuos por planta.....	54
-Efecto de la interacción entre el tipo de planta y la densidad....	54
-Observaciones sobre el método de trabajo.....	54
b) Efecto de la estacionalidad.....	56

II.- EVALUACIÓN DE MORTALIDAD.....	57
III.- REGULACIÓN POBLACIONAL.....	58
IV.- CONCLUSIONES.....	60
5.- BIBLIOGRAFIA.....	63
6.- APÉNDICES.....	69
I.- CÁLCULO DE VARIABLES DE LA TABLA DE VIDA.....	69
II.- CÁLCULO DE VALORES PARA EL AJUSTE DE LAS CURVAS DE SOBREVIVENCIA.....	70
III.- CÁLCULO DE VALORES PARA EL ANÁLISIS DE LAS PROPORCIONES.....	73
IV.- CALCULO DEL FACTOR DE CORRECCIÓN PARA LAS DENSIDADES DE HUEVOS PERDIDOS.....	84

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Clasificación taxonómica de <i>Callophrys xami</i> y <i>Echeveria gibbiflora</i> .....	17
Tabla 2.- Comparación entre promedios de huevos encontrados (para dos tipos de pegamentos) en la época de lluvias.....	31
Tabla 3.- Comparación entre promedios de huevos encontrados (para dos tipos de pegamentos) en la época de sequía.....	32
Tabla 4.- Parámetros demográficos de <i>C. xami</i> para el mes de julio de 1994.....	34
Tabla 5.- Análisis de devianza (ajuste de curvas de sobrevivencia) para el mes de julio de 1994.....	35
Tabla 6.- Parámetros demográficos de <i>C. xami</i> para el mes de noviembre de 1994..	36
Tabla 7.- Análisis de devianza (ajuste de curvas de sobrevivencia) para el mes de noviembre de 1994.....	37
Tabla 8.- Análisis de covarianza para los huevos eclosionados en julio de 1994.....	39
Tabla 9.- Análisis de covarianza para los huevos eclosionados en noviembre de 1994.....	40
Tabla 10.- Análisis de covarianza para los huevos no eclosionados en julio de 1994.....	41
Tabla 11.- Análisis de covarianza para los huevos no eclosionados en noviembre de 1994.....	42
Tabla 12.- Análisis de covarianza para los huevos perdidos en julio de 1994.....	43
Tabla 13.- Análisis de covarianza para los huevos perdidos en noviembre de 1994..	44
Tabla 14.- Análisis de covarianza para los huevos parasitados en julio de 1994.....	45
Tabla 15.- Análisis de covarianza para los huevos parasitados en noviembre de 1994.....	46
Tabla 16.- Factores de mortalidad por estadio.....	48
Tabla 17.- Análisis de covarianza para los huevos perdidos en el estadio larval IV experimentos de depredación.....	49

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Tipos de curvas de sobrevivencia.....	6
Figura 2.- Esquema del ciclo de vida de <i>Callophrys xami</i> .....	15
Figura 3.- Mapa del sitio de estudio.....	20
Figura 4.- Proporciones de huevos encontrados (pruebas de pegamentos) para la época de lluvias.....	31
Figura 5.- Proporciones de huevos encontrados (pruebas de pegamentos) para la época de sequía.....	32
Figura 6.- Curvas de sobrevivencia para el mes de julio de 1994.....	35
Figura 7.- Curvas de sobrevivencia para el mes de noviembre de 1994.....	37
Figura 8.- Proporción de huevos eclosionados para el mes de julio de 1994.....	39
Figura 9.- Proporción de huevos eclosionados para el mes de noviembre de 1994.....	40
Figura 10.- Proporción de huevos no eclosionados para el mes de julio de 1994.....	41
Figura 11.- Proporción de huevos no eclosionados para el mes de noviembre de 1994.....	42
Figura 12.- Proporción de huevos perdidos para el mes de julio de 1994.....	43
Figura 13.- Proporción de huevos perdidos para el mes de noviembre de 1994.....	44
Figura 14.- Porcentaje de huevos parasitados para el mes de julio de 1994.....	45
Figura 15.- Porcentaje de huevos perdidos para el mes de noviembre de 1994.....	46
Figura 16.- Proporción de individuos muertos en cada estadio, experimento de depredación por estadio.....	48
Figura 17.- Proporción de individuos perdidos durante el estadio larval IV, experimento de depredación por estadio.....	49
Figura 18 - Proporción de individuos vivos por cada estadio.....	50
Figura 19.- Proporción sexual de adultos emergidos en cada estadio.....	50
Figura 20.- Resumen de los experimentos de depredación por estadio.....	51

## RESUMEN

Los ecólogos que estudian poblaciones de plantas y animales tratan de contestar tres preguntas principales acerca de las especies que les interesan (Dempster, 1983):

1ª.- ¿Cuáles son los factores de mortalidad que causan las fluctuaciones en los números poblacionales?

2ª.- ¿Cómo actúa cada uno de estos factores?

3ª.- ¿Qué determina el nivel medio de abundancia de una población particular? Es decir, ¿Por qué algunas especies son escasas y otras abundantes?

A pesar de que existe un gran número de trabajos enfocados a estudiar las causas de las fluctuaciones en las poblaciones de insectos, a la fecha la información empírica generada es escasa. Por lo que consideramos importante hacer más estudios demográficos de campo para así poder entender la dinámica poblacional de una especie en particular y desarrollar modelos matemáticos más realistas.

Este trabajo forma parte de un proyecto sobre dinámica poblacional iniciado, en el entonces laboratorio de Ecología del Instituto de Biología (ahora laboratorio de Ecología Teórica del Centro de Ecología), hace mas de 10 años por el Dr. Jorge Soberón Mainero. En este estudio en particular se busca responder por qué *Callophrys xami*, una mariposa de la familia de los licénidos que habita en la Reserva Ecológica de El Pedregal de San Ángel, es poco abundante en relación con la alta disponibilidad de su recurso alimenticio. Se elaboraron estudios demográficos (tablas de vida y experimentos de depredación por enemigos naturales) y se evaluó el efecto de la densidad de individuos por planta así como las características de la planta de alimentación (conspicuidad) sobre los patrones de mortalidad en los diferentes estadios del ciclo de vida.

Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con lo propuesto por otros estudios en insectos; la mortalidad es muy intensa en los primeros estadios (Curva de sobrevivencia Tipo III). Además se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de las larvas de estas mariposas que se desarrollaron en plantas con diferente grado de conspicuidad, solo durante la época de sequía. No se encontraron efectos significativos debidos al grado de conspicuidad de la planta recurso y a la densidad de individuos por planta sobre el porcentaje de huevos parasitados; esta interacción influyó sobre las proporciones de huevos perdidos y eclosionados. También se determinaron factores de mortalidad específicos para cada estadio; en el estadio de huevo el parasitismo (por parte de *Trichogramma pretiosum*) y las lluvias son los principales, en los estadios larvales I y II los artrópodos (arañas), en los estadios larvales III y IV moscas parasitoides (taquínidos) y en el estadio pupal larvas de escarabajos (derméstidos). Estos resultados sugieren que la baja abundancia de esta mariposa puede ser resultado de una intensa mortalidad en el estadio de huevo.

# **1.- INTRODUCCIÓN.**

## **I.- ECOLOGÍA DE POBLACIONES**

La ecología de poblaciones se encarga del estudio de la abundancia y distribución de una o varias especies en una localidad y de sus causas. Esto implica conocer, no solamente el número de individuos que componen una población, sino cómo y por qué este número cambia con el tiempo (Franco, 1990).

El clima, los nutrientes, los enemigos naturales (incluyendo parásitos y patógenos), los mutualistas, los competidores, la calidad y cantidad de recursos, así como la disponibilidad de agua son algunas de las fuerzas que determinan cambios en el número de individuos de una población. Uno de los mayores desafíos para la disciplina de la ecología es medir el poder relativo de cada una de estas fuerzas, descubriendo las interacciones entre ellas, y así poder explicar los patrones de abundancia y distribución de plantas y animales que observamos en la naturaleza (Hunter y Price, 1992); por lo que los ecólogos han debatido largamente sobre la importancia de las interacciones tróficas en la determinación de la distribución y abundancia de los organismos (Power, 1992). Por ejemplo, la dinámica poblacional (factores que afectan el número de individuos en una población), y la elección de la planta de alimentación; en insectos herbívoros está determinada principalmente por enemigos naturales y por la limitación de recursos, dependiendo del punto de vista y sistema de estudio del investigador (Hunter y Price, 1992).

Por otra parte, los estudios sobre dinámica poblacional se enfrentan con frecuencia a la dificultad de determinar la edad de los individuos y este problema se supera, en el caso de muchos insectos, trabajando en términos de estructura de fases o estadios más que en términos temporales (días, meses, etc.) (Southwood, 1991). Donde el ciclo de vida de los individuos de una población puede estar constituido de una serie de estados reconocibles que se suceden uno después de otro hasta la muerte (Manly, 1990).

## **a) Demografía**

Los métodos que un investigador utiliza para estudiar una población se conocen como demografía (Franco, 1990), rama de la ecología de poblaciones, que estudia la estructura de edades y los patrones de natalidad y mortalidad en una población a lo largo del tiempo. Existen grandes diferencias entre los seres vivos vistos a través de la demografía y sus herramientas; por ejemplo, para algunas especies de árboles la esperanza de vida puede ser de cientos de años mientras que para algunas bacterias es de horas o minutos (Solbrig y Solbrig, 1979; Sarukhán, 1987; Soberón, 1987).

### **- Tablas de Vida**

Fue Deevey, en 1947, quien enfocó la atención de los ecólogos sobre la utilización de las tablas de vida, tal como se venían desarrollando por los demógrafos, haciendo una llamada de atención sobre las posibilidades de implementar las mismas técnicas, desarrolladas por los actuarios, a poblaciones animales con enfoques e intereses diferentes a las aplicaciones en poblaciones humanas (Rabinovich, 1984).

Los patrones de natalidad, mortalidad y crecimiento son un reflejo del ciclo de vida de los organismos (Begon y Mortimer, 1981; Begon *et al.*, 1990) y el medio más común para examinar estos patrones se conoce como tabla de vida, la cual resume las causas del cambio numérico (Soberón, 1987). Existen básicamente dos tipos de tablas de vida:

I) Estática o vertical; que examina la estructura de edades de una población en un tiempo específico y se utiliza comúnmente para organismos con generaciones traslapadas y ciclo de vida largo.

II) Dinámica, horizontal o de cohorte; que examina a los individuos nacidos en un mismo intervalo de tiempo, determinando la mortalidad a lo largo del tiempo para cada una de las series de edades, se utiliza para organismos con generaciones discretas y ciclo de vida corto (Krebs, 1978; Varley, *et al.*, 1984; Rabinovich, 1984; Begon y Mortimer, 1984; Begon, *et al.*, 1990 y Franco, 1990).

Dentro de los parámetros demográficos comúnmente utilizados se considera a la mortalidad y a la fecundidad como factores determinantes en la dinámica de una población. La mortalidad se puede definir como el número de individuos que fallece en un determinado estadio o edad. Diferentes formas de expresarla son la tasa de mortalidad cruda, la tasa de mortalidad específica por sexos o edades, la tasa de mortalidad por causas específicas y la tasa de mortalidad instantánea. La fecundidad se puede definir como el número de hembras adultas en edad reproductiva con que contribuye una sola hembra a la siguiente generación y se puede dividir en fecundidad realizada y potencial. Ambos valores contribuyen para conocer la proporción de incremento neto de la población (Bellows, *et al.*, 1992).

Mediante la obtención de parámetros demográficos como la tasa de mortalidad, se puede construir la curva de sobrevivencia que puede ser imaginada como la gráfica de la probabilidad de pasar a diferentes edades o estadios. Se han reconocido tres tipos fundamentales de curvas de sobrevivencia (Fig. 1): La curva tipo I corresponde a poblaciones en las cuales la probabilidad de sobrevivir es prácticamente igual a uno durante la mayoría de las etapas del ciclo de vida, ocurriendo una muerte masiva hacia las edades o estadios finales, como en el caso de los humanos. La curva tipo II representa un sistema en el cual hay un número constante de individuos que muere por unidad de tiempo, independientemente del número de individuos que ha sobrevivido, muchas aves constituyen buenos ejemplos. La curva de tipo III representa un sistema en el que el número de individuos que muere es cada vez menor a medida que la población avanza a edades o estadios superiores. La mortalidad afecta fundamentalmente a los individuos más jóvenes de la población (a organismos que se encuentran en edades o estadios inferiores), muchos peces, invertebrados marinos, algunos insectos y parásitos presentan este tipo de curva.

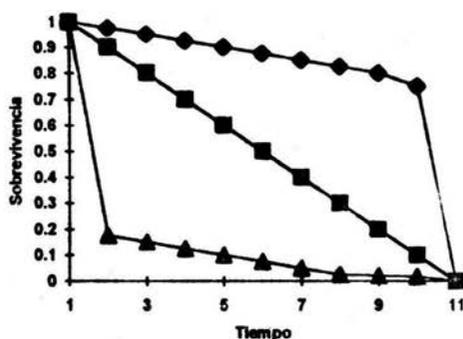


Figura 1.- Esquema de las diferentes curvas de sobrevivencia. Tipo I (rombos), Tipo II (cuadros) y Tipo III (triángulos). En el eje  $x$  se representa al tiempo (edades o estadios del ciclo de vida), en el eje  $y$  se representa a la sobrevivencia (logaritmo de  $l_x$ ).

Con la posible excepción de las aves, muchos de los estudios sobre tablas de vida se han realizado con los lepidópteros más que con otros animales. Esto es porque muchos son plagas de bosques y cultivos, mientras que otros son lo suficientemente escasos como para ser tema de conservación. La mayoría son fitófagos y realizan la mayor parte de su alimentación durante los estadios larvales, muchos están restringidos en la elección de la planta de alimentación (Dempster, 1983). En general, las tablas de vida y sus análisis proveen una herramienta cuantitativa con la que es posible explorar consecuencias potenciales o sugerir hipótesis acerca de las interacciones biológicas (Luck, *et al.*, 1988).

Sin embargo, otro uso particular de las tablas de vida es evaluar el impacto de los enemigos naturales y tratar de responder a dos tipos distintos de preguntas (Bellows, *et al.*, 1992):

a) ¿Cuál es la mortalidad, en términos numéricos, causada por un agente en particular? ¿Cuál es la contribución de cada uno de estos factores a la mortalidad total?

b) ¿Cuál es el papel ecológico que juega un enemigo natural en un sistema en particular?

### **- Mortalidad por enemigos naturales**

Los estudios que evalúan el impacto de los enemigos naturales sobre sus hospederos caen dentro de dos categorías generales (Bellows *et al.*, 1992):

La primera involucra poblaciones de huéspedes por separado; una población con un enemigo natural particular, la otra población sin enemigo natural. Cuando los resultados de las densidades y mortalidades en ambas poblaciones son comparados, las diferencias son atribuidas al efecto del enemigo natural. Las evaluaciones de este tipo cuantifican el impacto de los enemigos naturales en términos de la cantidad de mortalidad causada por un agente para una generación dada o para un conjunto de generaciones del hospedero y la consecuente reducción total en la densidad del mismo; sin embargo estas evaluaciones no proporcionan una descripción de otros factores de mortalidad, como los ambientales, que puedan actuar conjuntamente con el enemigo natural. La segunda categoría involucra la construcción y el análisis de las tablas de vida para las poblaciones afectadas por un agente de mortalidad, permitiendo conocer el papel ecológico que desempeña un enemigo natural en un sistema particular.

En general, entre los enemigos naturales (depredadores como los vertebrados) de las mariposas, especialmente las aves, tienden a ser más importantes en estadios o etapas larvales avanzados y estados pupales; mientras que los artrópodos son depredadores importantes en huevos y estadios larvales tempranos (Dempster, 1983). Dependiendo del tipo de depredador, existen diferentes mecanismos de defensa por parte de las presas. Algunas larvas de mariposas remueven o quitan hojas parcialmente comidas (que sirvan como señales a los enemigos naturales), cortándolas de la planta para evitar ser encontradas por posibles depredadores y parasitoides (Heinrich, 1979; en Godfray, 1994). Aunque también esta conducta ha sido interpretada como la remoción de señales visuales para otros depredadores como las aves (Godfray, 1994).

Muchos lepidópteros hospederos viven gregariamente en tejidos gruesos que les proporcionan protección ante la búsqueda de los parasitoides. Las larvas quizá se retiran hacia el interior del tejido cuando los parasitoides están presentes, otras permanecen inmóviles en presencia del parasitoide para evitar revelar su posición (Richerson y De Loach, 1972; en Godfray, 1994).

### **- Papel de la planta de alimentación**

En cuanto a los efectos de la variación de recursos (en este caso particular, la planta de alimentación), una de las hipótesis de trabajo muy utilizada en relación con la conducta de oviposición es que las hembras adultas escogen especies de plantas que maximizan la sobrevivencia y el crecimiento larval (Thompson y Pellmyr, 1991). Los adultos de *Callophrys xami* son poco abundantes en el Pedregal de San Ángel en relación con la alta disponibilidad de su recurso alimenticio (Soberón, *et al.*, 1988), por lo que se ha especulado sobre la importancia del patrón de oviposición, ya que este es un evento particularmente crucial en el ciclo de vida de muchos lepidópteros, al ser las larvas recién eclosionadas relativamente inmóviles y por lo tanto dependientes de la elección de la planta de alimentación por parte del adulto (Renwick y Chew, 1994).

La calidad nutricional (Walde, 1995) y las defensas químicas (Luck, *et al.*, 1988) influyen en la relación de las larvas con sus enemigos naturales, ya que la mayoría de los insectos fitófagos viven expuestos en los sitios donde se alimentan y por lo tanto son vulnerables al ataque de un amplio rango de enemigos naturales.

En varios lepidópteros, se ha observado que algunos compuestos químicos obtenidos durante la alimentación larval (alcaloides y pirrolizidinas) de su planta de alimentación, pueden ser incorporados a los adultos para la defensa contra sus depredadores; los machos transfieren estas sustancias en el eyaculado y las hembras a su vez los incorporan a los huevos como protección (Godfray, 1994).

El papel de los enemigos naturales en la regulación natural de las poblaciones de mariposas esta lejos de ser determinado, por lo que se hace más dependiente de consideraciones teóricas que de evidencias de campo.

## **b) Regulación poblacional**

La regulación poblacional puede ser definida como el regreso denso-dependiente de una población a su densidad de equilibrio después de haber sido perturbada dicha densidad. En general existen dos propuestas sobre como se controla el tamaño poblacional.

Por un lado la propuesta más utilizada en este campo considera que las poblaciones animales mantienen un equilibrio dinámico con su ambiente (fluctuaciones periódicas), a bajas densidades y muy lejos del nivel donde los recursos son utilizados por completo. Este concepto se origina en los trabajos de Nicholson (1933, 1954; en Dempster, 1983), donde propone que las tasas de mortalidad y natalidad están afectadas por el tamaño poblacional (que pueden ser denso-dependientes). De hecho, cualquier factor que tenga un impacto prolongado y variable en la reproducción, sobrevivencia, o dispersión de los animales podría teóricamente actuar como un factor regulador (sobre las fluctuaciones de las densidades poblacionales); en la literatura hay algunos estudios que sugieren que los enemigos naturales y la competencia intraespecífica pueden actuar de esta forma. Se ha propuesto que para que un enemigo natural pueda regular a la población de su hospedero, debe existir una relación positiva entre la densidad del hospedero y las tasas de mortalidad causada por el enemigo natural (Hassell, 1978; Morrison, *et al.*, 1980). De este modo la denso-dependencia actúa en todas las poblaciones y bajo todas las densidades.

La propuesta alternativa a la hipótesis de la regulación surgió de las ideas publicadas por Milne (1957; en Dempster, 1983). Él reconoce que, para cualquier tiempo, una población presenta un límite superior, que está definido por la capacidad de carga del ambiente. Este límite superior (o “techo”) varía con el tiempo y de una localidad a otra. Cada población también presenta un límite inferior (o “piso”) que es el tamaño mínimo, por debajo del cual las extinciones locales pueden ocurrir. Entre estos dos extremos el tamaño de las poblaciones fluctúa (aparentemente de forma

aleatoria) en respuesta a una interacción compleja de factores denso-independientes (como el clima) y denso-dependientes (como la disponibilidad y calidad de recursos, enemigos naturales, etc.). La denso-dependencia solo actúa cuando se rebasa el límite superior y esta solo se puede presentar como competencia interespecífica.

Estas dos ideas alternativas sobre control poblacional son conceptualmente muy diferentes, pero desafortunadamente ambas han sido tratadas como 'regulación' por algunos ecólogos. La capacidad de carga, límite superior del tamaño poblacional, es necesariamente un aspecto de todas las poblaciones debido a la naturaleza finita de los recursos, pero algunos han equiparado esta capacidad con un nivel de equilibrio alrededor del cual las fluctuaciones poblacionales se regulan (Dempster, 1983).

Es posible probar estas dos propuestas a partir de los datos obtenidos mediante tablas de vida. Si la hipótesis de la regulación alrededor de un equilibrio se aplica de manera general, esperaríamos encontrar que los procesos denso-dependientes sean identificables en muchos de los datos de tablas de vida. La forma y la magnitud de cualquier mecanismo denso-dependiente nos podría indicar si la regulación es probable, y las poblaciones raramente podrían comenzar a extinguirse o sobre-explotar sus recursos. En contraste, los mecanismos denso-dependientes serían menos aparentes si se apoya la hipótesis de la limitación por un techo y cualquier mecanismo que sea identificado podría ser el resultado de una competencia por recursos (que pueda ocurrir a densidades muy altas). Además de esto, la sobre-explotación de los recursos y las extinciones podrían ser mucho más frecuentes (Dempster, 1983).

En el caso de los insectos endofíticos (como las agallas y los minadores), que generalmente son atacados por varias especies de parasitoides, estos son afectados por la disponibilidad de la planta recurso además de presentar una compleja interacción con sus enemigos naturales (Kato, 1994). Por esto, este tipo de insectos pueden presentar una regulación poblacional afectada por la variación de los recursos y por la mortalidad causada por enemigos naturales (tanto depredadores como parasitoides).

En los lepidópteros el movimiento de los adultos controla la estructura poblacional y los movimientos de las larvas son insignificativos, pero quizá estos sean más importantes de lo que se piensa en la dinámica poblacional (ej. Dether 1959 b, Holdren y Ehrlich; en Godfray, 1982) de estos insectos. Dempster (1983), encontró que en lepidópteros hay dos factores claves de suma importancia: 1) la depredación y 2) si la hembra posee una dotación completa de huevos. Benrey (1986) estudio el papel de *T. pretiosum* en la regulación en la densidad poblacional de *C. xami* y encontró que si bien este parasitoide no influye en la distribución agregada de los huevos si puede potencialmente contribuir a las densidades poblacionales bajas de la mariposa. Al examinar los patrones de parasitismo en el tiempo, se encontró que estos son denso-dependientes para al menos un intervalo que corresponde a las densidades más bajas de huevos de la mariposa. Esto ha llevado a proponer un modelo de la regulación poblacional de *C. xami* por parte de *T. pretiosum*, en el cual el factor denso-dependiente es capaz de regular sólo a bajas densidades lo cual conduce a un régimen de equilibrios múltiples (Soberón y Benrey, 1988).

### **c) Sistema biológico**

#### **- Generalidades sobre la mariposa *Callophrys xami***

Los artrópodos y particularmente los insectos, son un grupo notable, no solo por su diversidad sino también por la gran cantidad de individuos (Meglitsch, 1972; Vázquez, 1980). Es un grupo con un gran número de especies y con distribución cosmopolita (Gillott, 1991). Casi 7 de cada 10 animales corresponden a la clase Insecta (May, 1989); como otros artrópodos los insectos son animales segmentados cubiertos por una dura cutícula.

Las Mariposas están comprendidas dentro de la clase Insecta, orden Lepidoptera. El nombre de este orden tiene su origen en las voces griegas *lepis* (escama) y *pteron* (ala) y se deriva precisamente de la particularidad de que sus integrantes tienen alas con escamas (De la Maza, 1987). Presentan al igual que todos los insectos, un cuerpo dividido en tres partes: cabeza, tórax, y abdomen. En la cabeza están la boca, las antenas, los palpos y los ojos. El tórax, dividido en tres segmentos, lleva tres pares de patas articuladas (un par unido a cada segmento torácico) y dos pares de alas (en el segundo y tercer segmento). El abdomen es la parte más segmentada del cuerpo; esta formada por diez segmentos. Los lepidópteros ocupan el cuarto puesto en cuanto al número y diversidad de especies, se calcula que existen aproximadamente 200,000 especies de polillas y mariposas en la tierra, aunque hasta la fecha sólo se han descrito alrededor de 120,000 (Novák, 1991).

La Familia Lycaenidae es una de las familias de mariposas con mayor cantidad de especies, alrededor de 6000, de distribución cosmopolita, con una gran diversidad en los trópicos. Los colores son llamativos que van desde el azul hasta el cobre (Preston-Mafham y Preston-Mafham, 1988). Por lo general son de tamaño pequeño y las patas anteriores son funcionales sólo en las hembras, ya que en los machos están reducidas. Los machos de algunos géneros presentan en el ala anterior escamas sexuales o androconias, en forma de una mancha compacta oscura en el área discal (De la Maza,

1987). Las larvas son de tipo onisciformes, a menudo la coloración va desde el azul hasta el café (Preston-Mafham y Preston-Mafham, 1988). Los huevos pueden ser aplanados o semiesféricos. La pupa o crisálida es pequeña, de colores pardos (De la Maza, 1987) y son de tipo obecto, es decir sus apéndices están presionados contra el cuerpo. Miden por lo general el doble de largo que de ancho (Parlange, 1991).

La Subfamilia Theclinae, donde se ubica *Callophrys xami*, se caracteriza por presentar tibias medias y posteriores con pequeñas espiras, flagelo antenal sin sedas en banda, masa antenal cilíndrica, el lado interno de la proboscis presenta sedas sensorias en algunos taxa, la venación de las alas posteriores generalmente presenta de 10 a 11 venas, la séptima se emite hasta el margen costal o el ápice excepto en algunos taxa peculiares. En las alas posteriores exhiben una o más colas en el margen anal, presentando una curvatura del lóbulo alar entre los márgenes externo y anal. Los miembros de la tribu Eumaeini se caracterizan porque en las alas posteriores presentan una extensión obvia en forma de cola. Las alas anteriores presentan libres la vena subcostal y la R1 (Parlange, 1991).

*C. xami* pertenece a esta tribu (Tab. 1), se registra para zonas secas y rocosa que van desde México hasta el sur de Texas y más al norte hasta la parte sur del condado de Yavapai, en Arizona (Pyle, 1981). Las épocas de mayor abundancia para esta mariposa en el Valle de México, se citan de julio a septiembre, de diciembre a enero y quizá otra época de abril a mayo, según Ziegler y Escalante (1964), aunque se le puede encontrar durante todo el año (Beutelspacher, 1980). Soberón *et al.*, (1988) encontraron que existen brotes definidos en los patrones de oviposición. Los dos brotes corresponden al final de la época de lluvias y al inicio de la época de secas. La distribución espacial de los huevos por planta es agregada a lo largo de todo el año. Esto es debido a que hay plantas preferidas. Así mismo, se encontró que la preferencia está asociada con características físicas de la planta como: altura, grado de aislamiento y densidad de conespecíficos.

El ciclo de vida (Fig. 2) ha sido descrito por Ziegler y Escalante (1964), y más recientemente por Parlange (1991), donde se registra una duración en promedio de 40 a 50 días para el ciclo completo. Presenta un estadio de huevo, cuatro estadios larvarios, uno prepupal, el pupal y el adulto (Parlange, 1991). La duración de cada uno de los estadios varía según la época del año (Benrey, *et al.*, 1994). El estadio de huevo dura 8 días (tiempo promedio), larva de primer estadio 5 días, larva de segundo estadio 4 días, larva de tercer estadio 5 días, larva de cuarto estadio 6 días, la prepupa 3 días, la fase de pupa que es la más variable puede durar de 15 a 30 días y el adulto hasta 45 días en laboratorio y 28 días en el campo (Jiménez, 1987; Jiménez y Soberón 1989; Cordero, 1987; Cordero y Soberón, 1990).

CICLO DE VIDA DE *Callophrys xami*

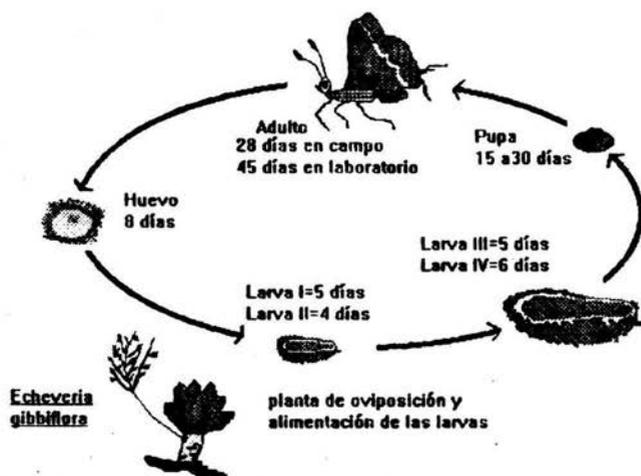


Figura 2- Esquema del ciclo de vida de *C. xami* sobre plantas de *Echeveria gibbiflora*. Las hembras, previamente apareadas ovipositan sobre la planta de alimentación de las larvas; donde se desarrollan hasta el estadio larval IV. Al finalizar este, se alejan de la planta para pupar en la hojarasca del suelo. Al centro de la figura se observan los tiempos promedio de duración de cada estadio.

Las larvas se alimentan de plantas de la familia Crassulaceae, siendo su principal planta de alimentación en el Pedregal de San Ángel *Echeveria gibbiflora*, donde las larvas consumen las hojas, flores, y tallos (Benrey, *et al.*, 1994). Aunque en menor proporción también se alimentan de *Sedum dendroideum*, arbustos de tallos erectos, colgantes y cuya época de floración es de febrero a septiembre (Sánchez, 1980). Así mismo Soberón, *et al.*, (1988) mencionan que las hembras eligen a la planta de acuerdo a la conspicuidad de la planta y/o a la calidad del hospedero (diámetro de la roseta, presencia de inflorescencias, etc.).

Existen otros trabajos como los patrones de parasitismo de *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) sobre *C. xami*, esta avispa parásita los huevos durante las primeras 24 a 48 horas de haber sido puestos, la hembra adulta oviposita un promedio de 4 huevos por hospedero, las larvas del parasitoide se desarrollan dentro del hospedero y emergen alrededor del decimoquinto día después de la oviposición (Benrey, 1986).

Los machos de *C. xami* presentan un sistema de apareamiento territorial (Cordero, 1986; Cordero y Soberón, 1990). Esto es, defienden áreas que tienen límites topográficos bien definidos (rocas grandes, muros, vegetación alta.), dentro de los cuáles no se encuentran concentraciones de hembras ni de recursos atractivos para ellas.

Los machos defienden activamente sus territorios por medio de una serie de vuelos agresivos dirigidos en su mayoría contra machos coespecíficos y otros insectos voladores, estos territorios son ocupados por diferentes machos en diferentes años. Todo indica que los territorios son utilizados como sitios de encuentro con hembras.

Acerca de la conducta de la hembra los estudios son escasos, dada la dificultad de seguirlas en el campo. Estas son más móviles que los machos y se pueden dispersar a grandes distancias (Cordero, 1986).

**- Generalidades sobre la planta *Echeveria gibbiflora***

La planta de alimentación de esta mariposa pertenece a la familia de las crasuláceas (plantas con hojas suculentas), se le conoce comúnmente como "oreja de burro" (*E. gibbiflora*) la cual es una planta perenne en forma de roseta con tallos gruesos y postrados, y que se encuentra abundantemente en el Pedregal de San Ángel. La propagación asexual es relativamente poco importante, y la mayor parte del reclutamiento es por semillas. Se reproducen anualmente durante el mes de octubre hasta enero. Las inflorescencias son paniculadas y las flores son hermafroditas, con 10 estambres y 5 estilos, pediceladas y de color rojo.

Tabla 1.- Clasificación taxonómica: a) *C. xami*, según Clench (1981) y Johnson (1981). Actualmente el género está en revisión, por lo que se pueden encontrar sinonimias para esta mariposa (Robbins, R. *com. pers.*), b) *E. gibbiflora*, según Walter (1972).

Nivel taxonómico	<i>Callophrys xami</i>	<i>Echeveria gibbiflora</i>
<b>ORDEN</b>	<i>LEPIDOPTERA</i>	<i>LILIOPSIDA</i>
<b>SUBORDEN</b>	<i>DITRYZIA</i>	
<b>SUPERFAMILIA</b>	<i>PAPILIONIDEA</i>	
<b>FAMILIA</b>	<i>LYCAENIDAE</i>	<i>CRASSULACEAE</i>
<b>SUBFAMILIA</b>	<i>THECLINAE</i>	
<b>TRIBU</b>	<i>EUMAEINI</i>	
<b>SUBTRIBU</b>	<i>CALLOPHRYNA</i>	
<b>GENERO</b>	<i>Callophrys</i>	<i>Echeveria</i>
<b>ESPECIE</b>	<i>Callophrys xami</i> Reakirt (1867)	<i>Echeveria gibbiflora</i> D. C.
<b>SUBESPECIE</b>	<i>Callophrys xami xami</i>	

Es una planta autógama facultativa, polinizada por el colibrí *Cynathus latirostris* (Trochilidae) (Eguiarte, *et al.*, 1993). Se localiza preferentemente en sitios rocosos, riscos, acantilados y flujos de lavas recientes (Walther, 1972) y se reporta que hay mas de una planta por metro<sup>2</sup> (Soberón, *et al.*, 1988) y el patrón de distribución es agregado (Larsson *et al.*, 1993).

## II.- OBJETIVOS

### a) General

Realizar experimentos de campo, sobre cohortes de organismos producidas en el laboratorio, para estimar y analizar los valores de mortalidad y sobrevivencia; que contribuyan a la elaboración de la tabla de vida de las mariposas *Callophrys xami* en la Reserva Ecológica de “El Pedregal de San Ángel”.

### b) Particulares

i) Evaluar el efecto de la conspicuidad (cubierta y descubierta por la vegetación) de la planta de alimentación sobre la mortalidad de *C. xami*.

ii) Evaluar el efecto de la densidad de huevos de la mariposa por planta, sobre la mortalidad de *C. xami*.

iii) Evaluar el efecto de la estacionalidad (época de sequía y lluvias), a lo largo de un año, sobre la mortalidad de *C. xami*.

iv) Determinar cuáles son los enemigos naturales en cada estadio del ciclo de vida de *C. xami*.

## 2.- ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODO.

### I.- LA RESERVA ECOLÓGICA DE "EL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL"

La Reserva Ecológica de El Pedregal de San Ángel es una comunidad arbustiva xerofítica que se desarrolla sobre un afloramiento basáltico producido por el volcán Xitle (Rzedowski, 1954; Eguiarte y Búrquez 1987; Soberón *et al.*, 1991; Parra *et al* 1993). Se localiza al suroeste del Valle de México, en la actual ciudad de México (entre los 19°20'33" y 19°13'45" de latitud norte y entre 99°08'26" y 99°14'37" de longitud oeste, a una altura de 2,250 m.s.n.m. La topografía es muy irregular y abrupta, originando una comunidad xerofítica, no obstante el clima templado subhúmedo con lluvias moderadas en verano (que se simboliza como: Cb(w1) (w); según el sistema de clasificación climática de Köppen, modificado por García) (Soberón, *et al.*, 1991; Parra, *et al.*, 1993).

Tanto la zona como la vegetación han sido descritas detalladamente por Rzedowski (1954), que reconoce a esta comunidad con el nombre de *Senecionetum praecocis* (matorral de *Senecio praecox*) y se localiza en la parte más baja del Pedregal de San Ángel.

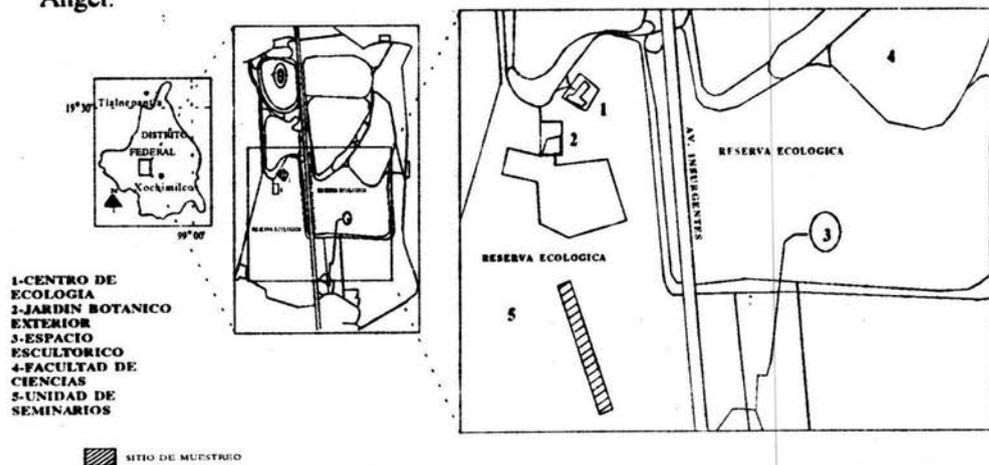


Figura 3.- Ubicación del sitio de estudio. a) Mapa del Distrito Federal, b) Mapa de Ciudad Universitaria y c) Ubicación del sitio de trabajo (tomado de Flores, en preparación).

## II.- TRABAJO DE LABORATORIO

### a) Evaluación de pegamentos para huevos

El trabajo de laboratorio consistió en montar un dispositivo que nos permitiera obtener los datos necesarios en campo para la tabla de vida, la cohorte a iniciar estaría conformada por una densidad determinada de huevos, dado que el número de huevos y larvas requeridos es muy elevado en comparación con los huevos encontrados en el campo, se decidió producir y cultivar esta mariposa en laboratorio para disponer con todas las edades o estadios de la mariposa y así obtener los datos demográficos y de enemigos naturales.

Dado que el pegamento natural de la hembra sobre los huevos (obtenidos en el laboratorio) era removido en la manipulación y traslado a su planta hospedera en el campo, la gran mayoría de estos se perdían o caían, lo que dificultaba o hacía imposible obtener un número de datos suficientes para la elaboración de la tabla de vida. Por lo tanto se realizó una prueba con diferentes tipos de pegamento (Pritt, Resistol blanco, silicón) y goma entomológica; que consistió en poner 4 huevos de una misma hembra en un solo pedazo de hoja fresca de *E. gibbiflora*; cada uno de estos adherido con los cuatro diferentes tipos de pegamento en cajas de Petri (con 20 cajas totales como réplicas). Después de 5 días se revisaron y se anotaron los huevos eclosionados y los huevos no eclosionados.

### b) Cultivo de mariposas

Para cultivar a *Callophrys xami* en el laboratorio se utilizaron las técnicas propuestas por Jiménez (1987), Jiménez y Soberón (1988) y Parlange (1991) con el fin de obtener una colonia base. La colonia se inició con una colecta de hembras fértiles de campo en el Jardín Botánico, utilizando redes aéreas, cada hembra capturada se trasladó al laboratorio dentro de jaulas de tela tipo tul; en donde se les alimentaba con una solución de azúcar al 10% y después de 15 minutos aproximadamente fueron

puestas a ovipositar, por un periodo de dos horas, dentro de botes de plástico (con capacidad de un litro) que contenían hojas de *E. gibbiflora*. Cada huevecillo se trasladó a un pedazo de la planta hospedera y se cultivó dentro de una caja de Petri por separado hasta la fase de pupa. Los adultos que emergieron, se cultivaron dentro de insectarios o jaulas separando machos de hembras, cada uno fue numerado con el método propuesto por Jiménez (1987). Con los adultos de esta primera generación se realizaron cruzas selectivas, según el método propuesto por Jiménez y Soberón (1988) para esta mariposa, con el fin de evitar fenotipos anormales (alas deformes, espiritrompas bífidas, etc.). Este método consiste en poner dos hembras adultas hermanas en una jaula con un macho adulto no emparentado (de diferente madre de las hembras).

Las hembras fecundadas obtenidas de los apareamientos previos, fueron puestas a ovipositar con el método antes mencionado. Los individuos obtenidos en esta generación se utilizaron en los experimentos realizados en el campo.

### **c) Evaluación de enemigos naturales**

Los huevos, larvas y pupas que se colocaron en el campo, se recolectaron al finalizar el tiempo promedio de duración de cada estadio (7 días para los huevos, 5 días para las larvas y 15 días para las pupas) para determinar la mortalidad específica debida a los enemigos naturales. Estos organismos fueron trasladados al laboratorio; donde se cultivó a cada uno por separado en cajas de Petri anotando el estadio, la fecha de colecta del campo, la fecha de eclosión del adulto, el sexo, así como la fecha y causa de la muerte. En algunos casos, no fue posible establecer la causa de la muerte (dado que algunas larvas presentaban una coloración negra, o bien de las pupas nunca emergían los adultos y al abrirlas estas estaban vacías y presentaban una coloración oscura) y el estadio en que se produjo.

### III.- TRABAJO DE CAMPO

#### a) Evaluación de pegamentos para huevos

Debido a que el pegamento entomológico resultó ser el menos dañino (para más detalles ver sección de resultados); en esta parte se evaluó la efectividad del pegamento entomológico (medida como el grado de adhesión y el número de huevos eclosionados), en exposición a condiciones de campo. Este se preparó diluyendo lentamente 200 g de goma arábica (de preferencia en lagrimas) en un recipiente con 250 ml de agua destilada caliente, hasta que se formó una mezcla homogénea sin grumos, a la cual se le añadió una solución formada con 120 g de azúcar comercial diluida en 50 ml de agua destilada, manteniendo caliente la mezcla se agregaron 20 ml de formol al 4% y se revolvió hasta que el preparado se tornó espeso, pero fluido y se dejó enfriar (Morón y Terrón, 1988).

Se siguió un diseño experimental con muestras pareadas que consistió en colocar cuatro huevos de *C. xami* por hoja de *E. gibbiflora* (dos por la parte del haz y dos por la parte del envés), en cada lado de la hoja un huevo estaba adherido artificialmente (con pegamento entomológico) y otro estaba adherido naturalmente por las hembras ovipositoras.

Cada hoja (tratamiento), con los cuatro huevos, se trasladó al campo para ser colocada al azar sobre plantas previamente marcadas. Cada tratamiento se colocó sobre 19 plantas (réplicas) diferentes durante la época de lluvias (finales de julio y principios de agosto de 1995) y 19 réplicas durante la época de sequía (diciembre de 1995). Después de 5 días, se colectaron las hojas y se contabilizaron huevos que aún permanecían sobre las hojas y los huevos perdidos.

## **b) Tabla de vida**

Para evaluar el efecto de la estacionalidad sobre la mortalidad de *C. xami* se escogieron dos temporadas de trabajo durante el año de 1994; en julio (época de lluvias) y en noviembre (época de sequía).

En cada temporada de trabajo de campo se desarrolló un sistema experimental de tipo factorial que consistió en seleccionar dos grupos de plantas hospederas de acuerdo con el grado de conspicuidad de la planta: a) cubiertas por la vegetación y b) descubiertas; para evaluar que efecto tiene la apariencia de la planta de alimentación sobre la mortalidad para cada uno de los estadios de esta mariposa. Para seleccionar las plantas se utilizó un transecto de 200 m de largo en dirección noroeste-sureste, con marcas cada 10 metros de distancia.

A partir del punto inicial, se etiquetaron 80 plantas de cada tipo (cubiertas y descubiertas) que estuvieran enraizadas dentro de 5 metros de distancia en línea perpendicular a cada lado del transecto. Los criterios para considerar cubierta una planta se basaron en al menos tres factores: 1) árboles o arbustos que cubren a la planta, 2) plantas altas que crecen en la vecindad inmediata y 3) rocas que rodean a cada individuo; la importancia relativa de estos tres factores varía de acuerdo a la época del año y a la escala de tiempo considerada (Benrey *et al.*, 1994). En cada tipo de planta se colocaron, de manera artificial (con un pincel humedecido en agua y goma entomológica), siete diferentes densidades de huevos, cultivados en el laboratorio, por planta (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20) con sus respectivas réplicas asignadas al azar en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (cerca del Jardín Botánico Exterior, frente a la unidad de seminarios). Los huevos se colocaron tanto en el haz como en el envés de las hojas, tratando de reproducir el patrón de oviposición de las hembras de esta mariposa; de la densidad uno se hicieron 20 réplicas mientras que para las demás densidades se hicieron 10 réplicas. Antes de colocar los huevos sobre la planta, se revisó cuidadosamente que no hubiera huevos puestos de manera natural o larvas de

cualquier estadio; en caso de encontrar algún organismo, se retiró y colocó sobre otra planta cercana para no alterar las densidades propuestas en el diseño del experimento.

Durante siete días consecutivos se revisaron los huevos pegados en el campo anotando para cada planta el número de huevos que estaban eclosionados, no eclosionados y perdidos. En caso de encontrar huevos recién ovipositados por hembras de campo, estos se colocaron en plantas vecinas que no fueron marcadas para los experimentos. Después de este lapso de tiempo se colectaron todos los huevos que no eclosionaron en pequeños tubos de ensayo para su posterior revisión en el laboratorio, donde se trasladó cada huevo por separado a una cápsula de gelatina. Una vez en el laboratorio, se esperó a que emergieran parasitoides en caso de haberlos y se anotó el número de parasitoides por huevo, así como el sexo de cada uno. Para el estadio de huevo, se consideraron tres factores de mortalidad: a) los individuos perdidos, b) individuos no eclosionados e c) individuos parasitados. A partir de estos datos se calcularon los porcentajes de huevos perdidos, eclosionados, no eclosionados y parasitados.

Las larvas que eclosionaron se contabilizaron y se siguieron mediante revisiones periódicas dos veces por semana (cada tres y cuatro días). Al llegar al final del tercer estadio, todas las plantas con larvas se cubrieron con jaulas de tela tipo tul y alambre (con la finalidad de que los adultos emergidos no escaparan) continuándose las revisiones periódicas, hasta que emergieran todos los adultos de las mariposas.

Los adultos recién emergidos se recolectaron en jaulas de campo y se determinó su sexo en el laboratorio, anotando los datos de la planta de procedencia (tipo de planta, densidad de huevos, marca del transecto, etc.).

Con los datos obtenidos al final del experimento, se determinó el número total de individuos sobrevivientes al final de cada estadio; estos datos se utilizaron en la construcción de las tablas de vida y las respectivas curvas de supervivencia.

### **c) Evaluación de mortalidad por enemigos naturales**

Para evaluar las pérdidas por enemigos naturales se utilizó un diseño similar al utilizado para obtener los datos de la tabla de vida, con la diferencia de que solo se usaron 4 densidades (1, 4, 8 y 16 individuos por planta), 10 réplicas para la densidad de uno y 5 réplicas para las demás densidades, en el caso del estadio pupal; 8 réplicas para la densidad de uno y 4 réplicas para las demás densidades, en el caso de los estadios restantes. Cada tratamiento consistió en colocar las densidades de organismos antes mencionadas (cultivados en laboratorio) en el campo, sobre plantas previamente marcadas, al inicio de cada estadio y se colectaron después de 7 días (para el estadio de huevo), 5 días (para los estadios larvales) y 15 días (para el estadio de pupa) tomándose en consideración el tiempo promedio de duración de cada estadio.

Debido a que no fue posible obtener el número suficiente de organismos (a partir de los cultivos en el laboratorio) para colocar todos los tratamientos (con réplicas) al mismo tiempo, se utilizó un diseño de bloques al azar, que consistió en seleccionar 5 plantas cubiertas por la vegetación y 5 descubiertas que se localizaran dentro de un rango de 20 metros a lo largo de la línea del transecto (bloque). Para cada tipo de planta se asignó de manera aleatoria la densidad, 2 plantas con densidad de 1 individuo, 1 planta con 4 individuos, 1 planta con 8 individuos y 1 planta con 16 individuos.

#### **i.- Huevos**

Utilizando las mismas plantas marcadas del experimento anterior (tabla de vida), se colocaron diferentes densidades de huevos (2 plantas con un huevo y una planta con 4, 8 y 16 huevos respectivamente) por bloques al azar. Revisando al tercer y séptimo día de haber sido colocados anotando en cada revisión el número de huevos que permanecían sobre la planta y el número de huevos perdidos. Al finalizar las dos revisiones, se colectaron todos los organismos encontrados (tanto huevos sin eclosionar como larvas de primer estadio) para posteriores revisiones en el laboratorio y se cultivaron hasta llegar al estadio adulto; por otra parte, los huevos parasitados se

llevaron al laboratorio hasta que emergieran los parasitoides registrándose el número y el sexo de cada uno.

### **ii- Larvas de 1o. a 4o. estadio**

El diseño experimental fue similar al utilizado en el estadio de huevo, con la diferencia de que los organismos se cultivaban en laboratorio hasta que tuvieran el estadio requerido para los experimentos. También se realizaron dos revisiones en campo al término de las cuales se colectaron todos los organismos encontrados y se anotó el estadio en que se encontraban a la fecha de colecta; cada uno se cultivó por separado en cajas de Petri con su planta de alimentación, se anotó la fecha y causa de muerte (en caso de ser posible) así como el sexo (en caso de alcanzar el estadio adulto).

### **iii- Pupas**

Para el estadio pupal se pudieron realizar cinco revisiones en campo (dado que en este estadio el tiempo que los organismos permanecieron en el campo fue de 15 días, realizando revisiones cada tercer día), al término de las cuales se colectaron a los organismos y se colocaron entre dos bases de las cajas de Petri con la finalidad de que cuando el adulto emergiera pudiera extender sin ningún problema sus alas, cada adulto fue sexado y se anotó el tipo de planta a la que pertenecía.

#### **IV.- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS**

##### **a) Comparación entre pegamentos**

Los datos obtenidos en las pruebas de adhesión entre pegamentos, se analizaron mediante una prueba estadística de comparación de medias, “t” de student para muestras pareadas (Crawley, 1993). El promedio de cada tipo de pegamento (natural y artificial) y para cada parte de la hoja (has y envés) se calculó con todos los datos de huevos perdidos. Solo se compararon promedios entre tipos de pegamentos.

##### **b) Comparación entre proporciones**

Para evaluar diferencias entre las proporciones de individuos de cada categoría (perdidos, eclosionados o muertos por algún factor particular) se utilizaron análisis de covarianza (Crawley, 1993) ya que combina elementos de regresión y análisis de varianza. En este estudio se consideró al tipo de planta (2 niveles) y a la densidad (7 niveles) como factores estadísticos discretos.

Estos análisis se realizaron en el paquete estadístico GLIM (Apéndice 6.III). Los valores de proporciones (para cada categoría de densidad y tipo de planta hospedera) se calcularon de dividir la variable de respuesta (número de individuos al final del experimento) y la covariable (número de individuos al inicio del experimento). La covariable es importante debido a que este número inicial determina el número final de individuos perdidos, parasitados, etc.

##### **c) Comparación entre curvas de sobrevivencia**

Para la comparación de las curvas de sobrevivencia entre tipos de plantas (tratamientos) por época (lluvias o sequía), se ajustaron modelos log-lineal; se consideró al tiempo como variable continua y al tipo de planta (cubiertas y descubiertas por la vegetación) como factor estadístico (i. e. variable categórica). El ajuste del

modelo se hizo con el paquete estadístico GLIM (Crawley, 1993) y la bondad de ajuste del modelo fue evaluada con una prueba de G (Apéndice 6. II).

#### **d) Comparación entre porcentajes de sobrevivencia para diferentes estadios**

Los datos de los experimentos de sobrevivencia por estadios se analizaron mediante una tabla de contingencia de 2 renglones por 4 columnas; donde los renglones fueron los dos tipos de planta (cubiertas y descubiertas) y las columnas fueron los diferentes estadios (huevo, larvas 1 y 2, larvas 3 y 4, pupas). Los observados se calcularon de dividir el número de individuos muertos por enemigos naturales entre el número de individuos al inicio de cada experimento (Crawley, 1993).

### **3.- RESULTADOS**

#### **I.- PRUEBAS DE PEGAMENTO PARA HUEVOS**

##### **a) Evaluación de los pegamentos**

En el caso de los huevos adheridos con el pegamento entomológico, el 90 % de los huevos eclosionó; mientras que para el resto de los pegamentos, solo eclosionó un 5% de los huevos, por lo que se utilizó para la tabla de vida el pegamento entomológico.

##### **b) Evaluación de los pegamentos (Adhesión)**

En cuanto a la efectividad del pegamento entomológico, se encontró que sí existen diferencias significativas entre la proporción de huevos perdidos entre este pegamento y el pegamento natural de las hembras ovipositoras; para huevos pegados en la parte del haz y envés de las hojas, en la época de lluvias (Tab. 2 y Fig. 4). Mientras que para la época de sequía no se encontraron diferencias significativas entre ambos tipos de pegamentos para los huevos puestos en el envés de las hojas (Tab. 3 y Fig. 5).

Tabla 2.- Comparación del promedio de huevos encontrados para huevos pegados natural y artificialmente, en ambas partes de la hoja. Temporada de lluvias. Hipótesis nula: No hay diferencias entre los porcentajes de huevos perdidos, para los dos tipos de pegamentos. Donde e. e.= error estándar, t= valor calculado de la comparación entre medias, g. l.= grados de libertad,  $P_{(\alpha=2)}$ = Probabilidad de equivocarse al rechazar la  $H_0$  (considerando ambos extremos de la distribución) y  $H_0$ := Hipótesis nula.

Parte de la hoja	ENVÉS	ENVÉS	HAZ	HAZ
Pegamento	NATURAL	ARTIFICIAL	NATURAL	ARTIFICIAL
Promedio	0.764706	0.647059	0.705882	0.235294
e. e.	0.041279	0.052393	0.04763	0.041279
t	74.0966	-----	10.58557	
g. l.	34	-----	34	
$P_{(\alpha=2)}$	0.000001	-----	0.00001	
$H_0$ :	Se rechaza	-----	Se rechaza	

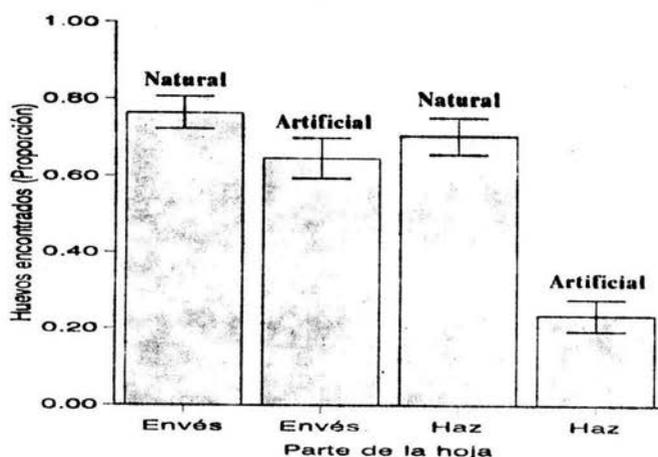


Figura 4.- Valores promedio (+/- error estándar) de las proporciones de huevos perdidos, para huevos pegados natural y artificialmente, en ambas partes de la hoja (haz y envés).

Tabla 3.- Comparación del promedio de huevos encontrados para huevos pegados natural y artificialmente, en ambas partes de la hoja. Temporada de sequía. Hipótesis nula: No hay diferencias entre los porcentajes de huevos perdidos, para los dos tipos de pegamentos.

Parte de la hoja	ENVÉS	ENVÉS	HAZ	HAZ
Pegamento	NATURAL	ARTIFICIAL	NATURAL	ARTIFICIAL
Promedio	0.823529	0.823529	0.882353	0.764706
e. e.	0.033341	0.033341	0.023815	0.041279
t	0	-----	4.28368	
g. l.	34	-----	34	
$P_{(\alpha=2)}$	1.0000	-----	0.0001	
$H_0$ :	Se acepta	-----	Se rechaza	

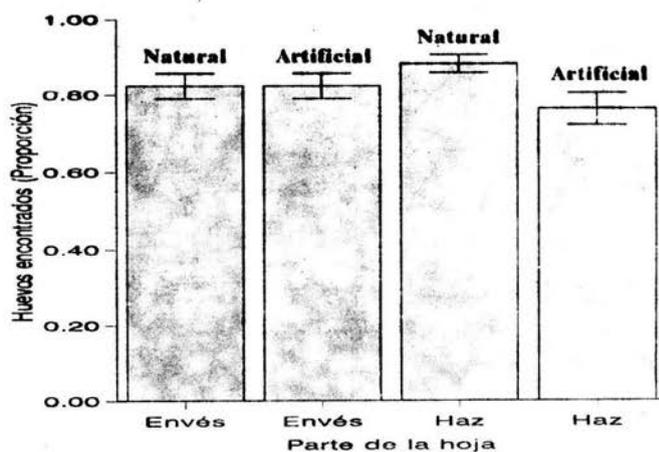


Figura 5.- Valores promedio (+/- error estándar) de las proporciones de huevos perdidos, para huevos pegados natural y artificialmente, en ambas partes de la hoja (haz y envés).

## II.- TABLA DE VIDA

Con los datos obtenidos, se elaboraron las tablas de vida horizontal para la época de lluvias (Tab. 4) y de sequía (Tab. 6); se obtuvieron las curvas de sobrevivencia respectivas (Figs. 6 y 7). Estas se ajustaron aun modelo tipo tres (alta mortalidad que decrece con forme avanzan los estadios), según el paquete estadístico GLIM (Tabs. 5 y 7).

En las plantas descubiertas la tasa de mortalidad (medida como el promedio de las pendientes de la curva) fue menos intensa que en las plantas cubiertas, para la época de sequía; mientras que para la época de lluvia, la tasa de mortalidad fue similar para ambos tipos de plantas. En cuanto al poder de mortalidad ( $k_x$ ), medido como el número de organismos que mueren de un estadio a otro en escala logarítmica, el valor más alto se presentó en las plantas cubiertas (estadio de huevo) durante la época de lluvias. Con respecto a la esperanza de vida (promedio del tiempo de vida restante para un individuo que sobrevive al inicio del estadio o intervalo de edad indicado; *sensu* Carey, 1993), el valor más alto también se presentó en las plantas cubiertas (larvas de tercer estadio) durante la época de sequía.

Tabla 4.- Parámetros demográficos de *C. xami* para la cohorte del mes de julio (época de lluvias), (a) plantas cubiertas y (b) plantas descubiertas.  $x$ = Categoría de edad o estadio.  $a_x$ = Número de individuos por categoría de edad.  $l_x$ = Proporción de sobrevivientes por categoría de edad.  $d_x$ = Número de individuos que muere en el intervalo  $x$  a  $x+1$ .  $q_x$ = Proporción de mortalidad por categoría de edad.  $k_x$ = Poder de mortalidad por categoría de edad.  $e_x$ = Esperanza de vida por categoría de edad.  $T_x$ = Sumatoria de la proporción promedio de sobrevivientes por categoría de edad.  $L_x$ = Proporción promedio de sobrevivientes entre dos categorías consecutivas de edad.

a)

ESTADIO	$x$	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$k_x$	$e_x$	$T_x$	$L_x$
HUEVO	1	580	1.00000	519	0.89483	2.252	1.276	0.705	0.553
LARVA I	2	61	0.10517	18	0.29508	0.349	1.701	0.153	0.089
LARVA II	3	43	0.07414	34	0.79070	1.564	1.404	0.063	0.045
LARVA III	4	9	0.01552	7	0.77778	1.504	1.909	0.018	0.009
LARVA IV	5	2	0.00345	0	0.00000	0.000	2.500	0.009	0.003
PUPA	6	2	0.00345	0	0.00000	0.000	1.500	0.005	0.003
ADULTOS	7	2	0.00345	2	1.00000	----	1.000	0.002	0.002

b)

ESTADIO	$x$	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$k_x$	$e_x$	$T_x$	$L_x$
HUEVO	1	580	1.00000	492	0.84828	1.886	1.356	0.781	0.576
LARVA I	2	88	0.15172	53	0.60227	0.922	1.935	0.205	0.106
LARVA II	3	35	0.06034	14	0.40000	0.511	2.054	0.099	0.048
LARVA III	4	21	0.03621	9	0.42857	0.560	1.788	0.051	0.028
LARVA IV	5	12	0.02069	8	0.66667	1.098	1.625	0.022	0.014
PUPA	6	4	0.00690	1	0.25000	0.288	1.428	0.008	0.006
ADULTOS	7	3	0.00517	3	1.00000	----	1.000	0.003	0.003

Tabla 5.- Análisis de devianza (bondad de ajuste del modelo:  $\text{Sobrevivencia} = 1 + \text{Tipo de planta} + \text{Tiempo (estadio)} + \text{Tiempo}^2 + [\text{T. de planta} \times \text{Tiempo}] + [\text{T. de planta} \times \text{Tiempo}^2]$ ) para los datos de sobrevivencia de *C. xami*, mes de julio,  $R^2 = 97$  (porcentaje de variación de los datos que explica el modelo), 12 g. l. **G** = valor calculado de la comparación de diferencias entre observados y esperados, g. l. = grados de libertad, y **P** = probabilidad menor de equivocarse al rechazar la hipótesis nula y n. s.= no significativa.

Fuente de variación	G	g. l.	P
Tipo de planta	1	1	0.3173
Tiempo	3395	1	$1 \times 10^{-7}$
Interacción	10.03	1	$13 \times 10^{-3}$
Error	104.01	10	
Total	3510.04	13	

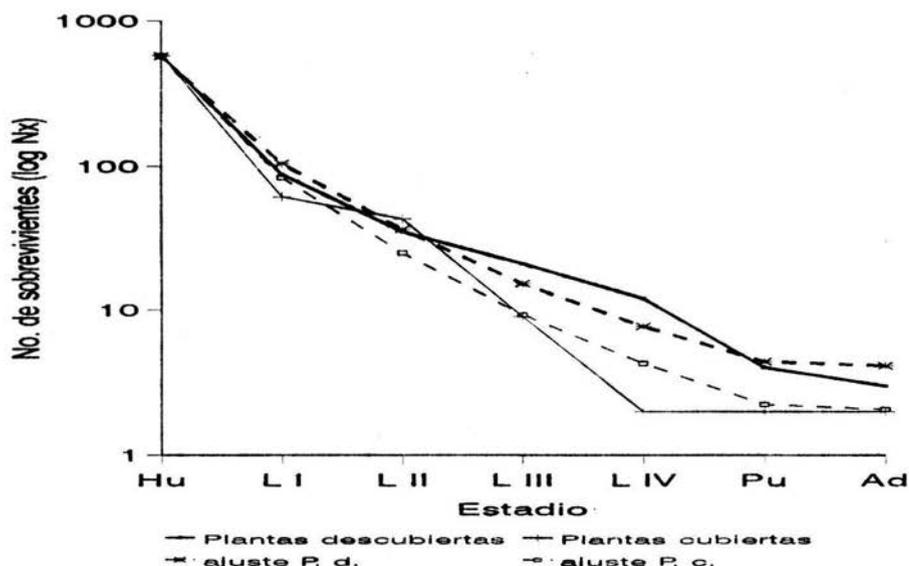


Figura 6.- Curvas de sobrevivencia de *C. xami* para el mes de julio, 1994. Hu= huevos, LI= larvas de 1er. estadio, LII= larvas de 2o. estadio, LIII= larvas de 3er. estadio, LIV= larvas de 4o. estadio, Pu= pupas y Ad= adultos. P. C.= plantas cubiertas y P. D.= plantas descubiertas. Donde las líneas continuas representan a los valores observados y las líneas discontinuas representan a los valores calculados con base en el modelo.

Tabla 6.- Parámetros demográficos de *C. xami* para la cohorte del mes de noviembre (época de sequía), (a) plantas cubiertas y (b) plantas descubiertas.

a)

ESTADIO	$x$	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$k_x$	$e_x$	$T_x$	$L_x$
HUEVO	1	580	1.00000	422	0.72759	1.301	1.461	0.929	0.636
LARVA I	2	158	0.27241	101	0.70253	1.212	1.659	0.293	0.177
LARVA II	3	47	0.08103	33	0.70213	1.211	2.213	0.116	0.053
LARVA III	4	14	0.02414	4	0.28571	0.336	3.083	0.064	0.021
LARVA IV	5	10	0.01724	0	0.00000	0.000	2.500	0.043	0.017
PUPA	6	10	0.01724	0	0.00000	0.000	1.500	0.026	0.017
ADULTOS	7	10	0.01724	10	1.00000	----	1.000	0.009	0.009

b)

ESTADIO	$x$	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$k_x$	$e_x$	$T_x$	$L_x$
HUEVO	1	580	1.00000	380	0.65517	1.065	2.141	1.440	0.672
LARVA I	2	200	0.34483	8	0.04000	0.041	2.270	0.767	0.338
LARVA II	3	192	0.33103	125	0.65104	1.053	1.923	0.429	0.223
LARVA III	4	67	0.11552	13	0.19403	0.216	1.975	0.206	0.104
LARVA IV	5	54	0.09310	23	0.42593	0.555	1.388	0.102	0.073
PUPA	6	31	0.05345	30	0.96774	3.434	1.031	0.028	0.028
ADULTOS	7	1	0.00172	1	1.00000	----	1.000	0.001	0.001

Tabla 7.- Análisis de devianza (prueba de bondad de ajuste del modelo) para los datos de sobrevivencia de *C. xami*, mes de noviembre de 1994.  $R^2= 95.7$ , 12 g. l.

Fuente de variación	G	g. l.	P
Tipo de planta	45	1	$1 \times 10^{-5}$
Tiempo	2731	1	$1 \times 10^{-7}$
Interacción	78.14	1	$1 \times 10^{-5}$
Error	127.43	10	
Total	2981.5	13	

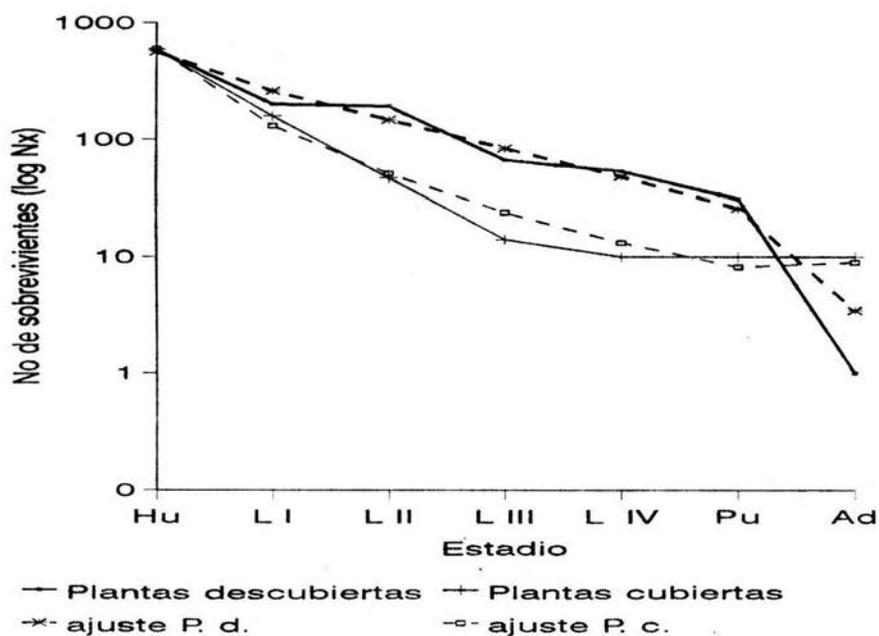


Figura 7.- Curvas de sobrevivencia de *C. xami* para el mes de noviembre, 1994.

En cuanto a los huevos eclosionados para el mes de julio, se encontraron diferencias significativas entre las proporciones promedio, debidas a la interacción entre tipo de planta y la densidad de huevos por planta (Tab. 8 y Fig. 8). En general, las proporciones de huevos eclosionados fueron menores a 0.2; a bajas densidades (1 a 8 huevos/planta) las proporciones de eclosionados fueron mayores para los huevos colocados sobre plantas cubiertas, mientras que para altas densidades (16 y 20 huevos/planta) las proporciones fueron mayores para los huevos colocados sobre plantas descubiertas. Para el mes de noviembre, no se encontraron diferencias significativas entre las proporciones de huevos eclosionados; en general fueron mayores a 0.2 y menores a 0.6 (Tab. 9 y Fig. 9).

Para los huevos no eclosionados (Tabs. 10, 11 y Figs. 10, 11), no se encontraron diferencias significativas entre las proporciones promedio (menores a 0.4), en ambas épocas (julio y noviembre).

Para los huevos perdidos, en el mes de julio (Tab. 12 y Fig. 12), se encontraron diferencias significativas entre las proporciones promedio debidas al efecto de la interacción del tipo de planta y la densidad; estas proporciones son mayores a 0.4 y menores a 0.9. En el mes de noviembre (Tab. 13 y Fig. 13), también se encontraron diferencias significativas, pero debidas solamente al tipo de planta; y la proporción más alta fue de 0.65.

Las proporciones promedio de huevos parasitados, no presentaron diferencias significativas, para ambos meses (Tabs. 14, 15 y Figs. 14, 15); aunque en julio hubo más huevos parasitados en plantas cubiertas y en noviembre en plantas descubiertas.



Tabla 8.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos eclosionados de *C. xami*. Julio de 1994. S. C. = suma de cuadrados, g. l. = grados de libertad, C. M. = cuadrados medios, *F* = Valor calculado de diferencia de varianzas y *P* = probabilidad de equivocarse al rechazar la hipótesis nula.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	<i>F</i>	<i>P</i>
Tipo de planta	11.31	1	11.31	6.2056	0.0139
Densidad	38.62	6	6.436	3.5317	0.0027
Interacción	60.22	6	10.0367	5.5070	0.0001
Error	266.09	146	1.8225		
Total	376.24	159			

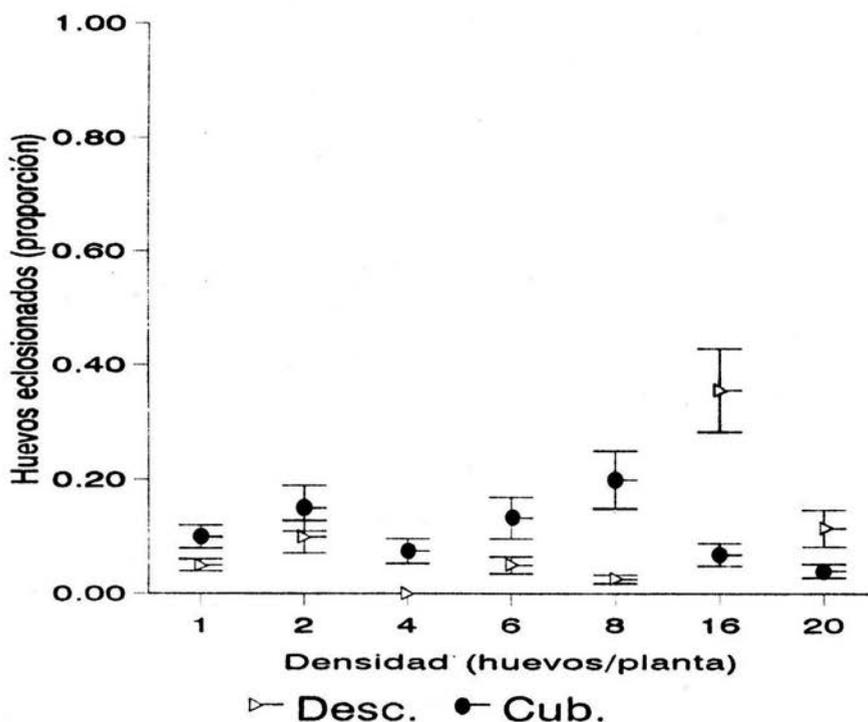


Figura 8.- Proporción de huevos eclosionados, julio 1994. En ambos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 9.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos eclosionados de *C. xami*.  
 Noviembre de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	5.1949	1	5.1949	2.1202	0.1475
Densidad	12.03	6	2.005	0.8183	0.5574
Interacción	20.922	6	3.487	1.4232	0.2095
Error	357.72	146	2.4501		
Total	395.86	159			

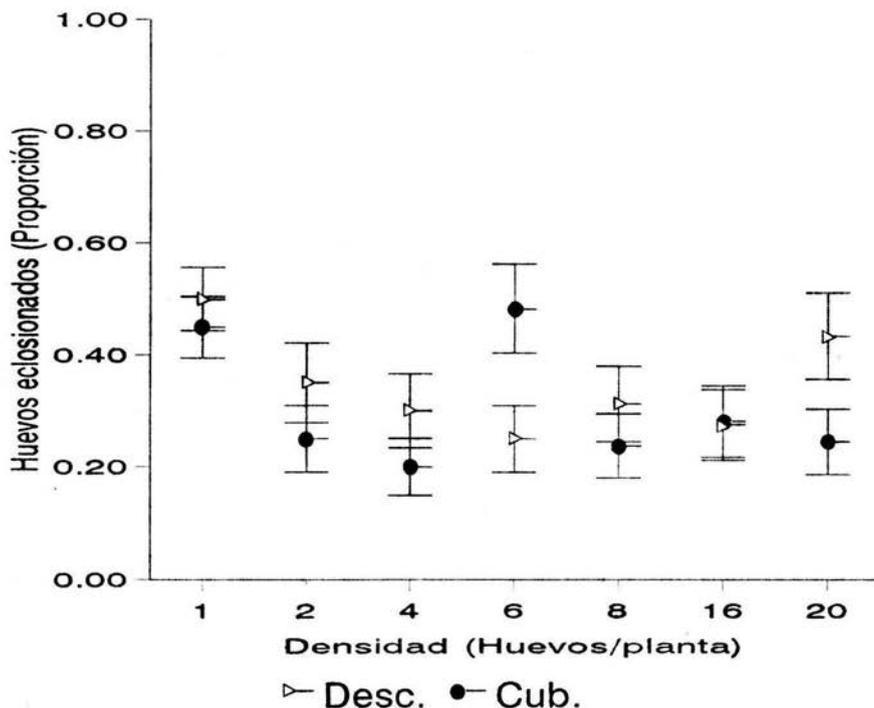


Figura 9.- Proporción de huevos eclosionados, noviembre 1994. En ambos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 10.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos no eclosionados de *C. xami*. Julio de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	0.008	1	0.008	0.00345	0.9532
Densidad	14.431	6	2.4052	1.03838	0.4029
Interacción	13.535	6	2.2558	0.97380	0.4452
Error	338.18	146	2.3163		
Total	366.14	159			

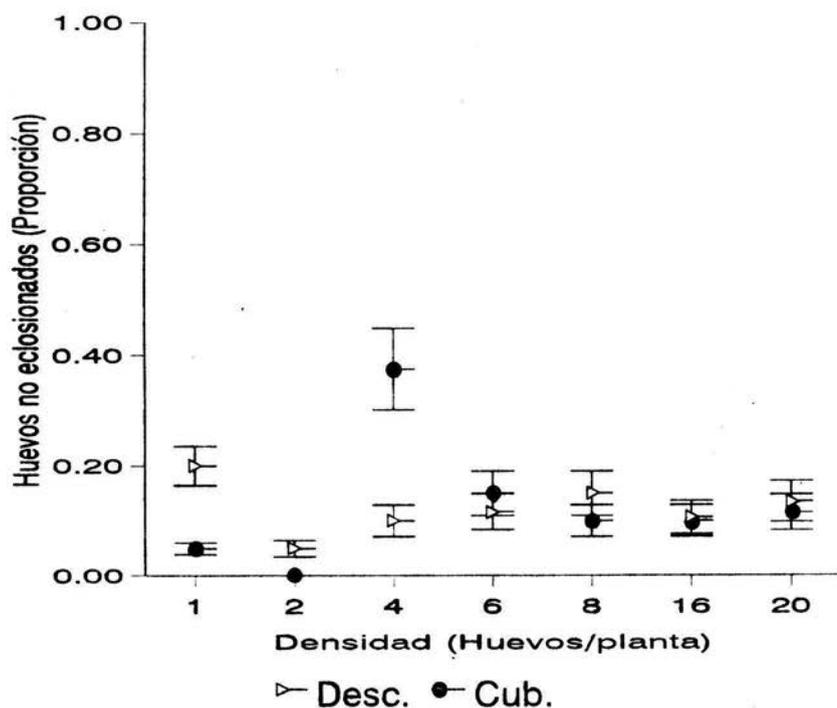


Figura 10.- Proporción de los huevos no eclosionados, julio 1994. En dos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 11.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos no eclosionados de *C. xami*.  
 Noviembre de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	1.1927	1	1.1927	0.4573	0.5000
Densidad	16.584	6	2.764	1.0777	0.3785
Interacción	11.348	6	1.8913	0.7374	0.6203
Error	374.45	146	2.5647		
Total	403.58	159			

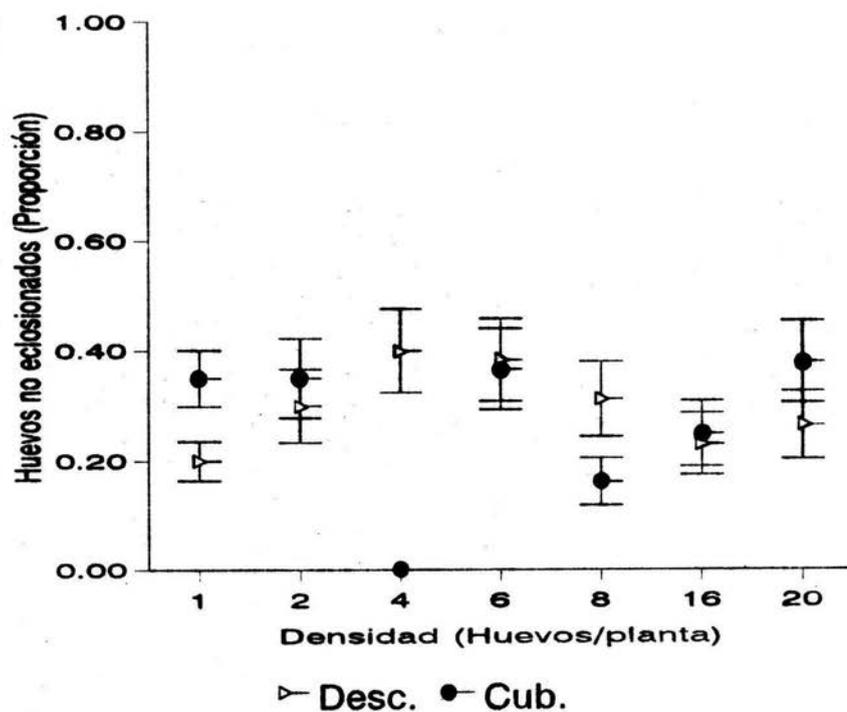


Figura 11.- Proporción de los huevos no eclosionados, noviembre 1994. En dos tipos de plantas a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y descubiertas (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 12- Análisis de covarianza para la proporción de huevos perdidos de *C. xami*. Julio de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	1.21	1	1.21	0.3354	0.5639
Densidad	19.78	6	3.2966	0.9137	0.4869
Interacción	62.47	6	10.4166	2.8871	0.0109
Error	526.77	146	3.6080		
Total	610.24	159			

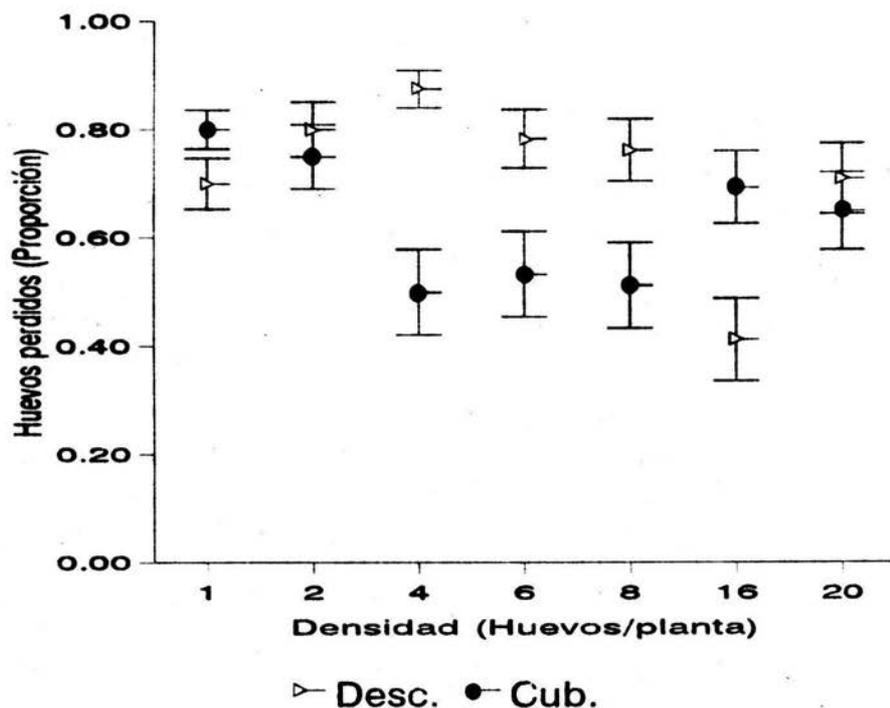


Figura 12.- Proporción de huevos perdidos, julio 1994. En dos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 13.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos perdidos de *C. xami*. Noviembre de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	32.47	1	32.47	9.6539	0.0023
Densidad	26.410	6	4.4016	1.3087	0.2568
Interacción	24.162	6	4.027	1.1973	0.3110
Error	408.06	146	3.3634		
Total	491.10	159			

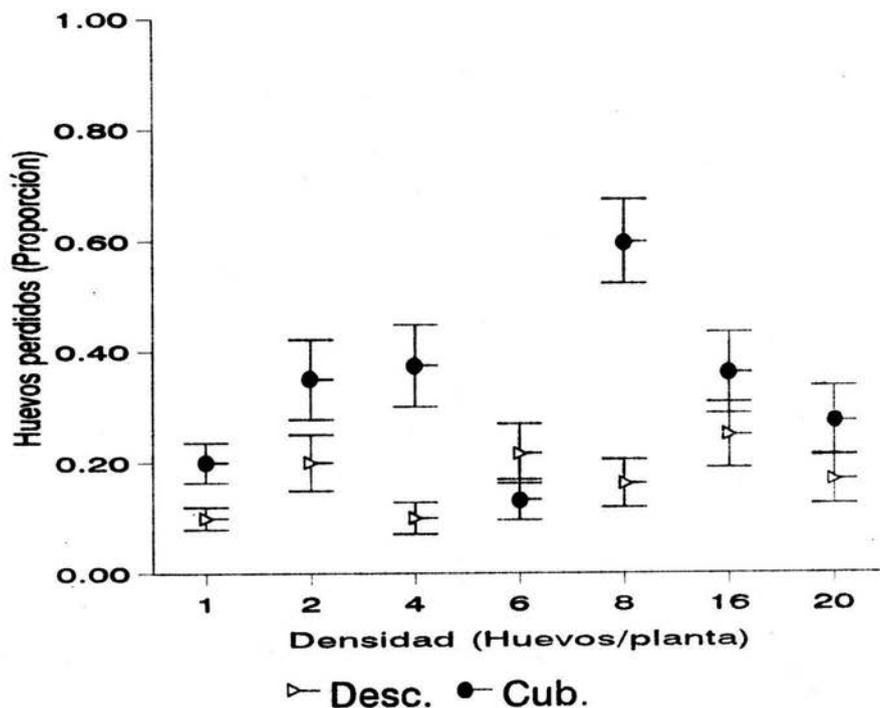


Figura 13.- Proporción de huevos perdidos, noviembre 1994. En dos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas por la vegetación (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 14.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos parasitados de *C. xami*. Julio de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	7.766	1	7.766	3.4115	0.0772
Densidad	8.963	6	1.4938	0.6562	0.6851
Interacción	4.99	6	0.83167	0.3653	0.8936
Error	54.633	24	2.2764		
Total	76.347	37			

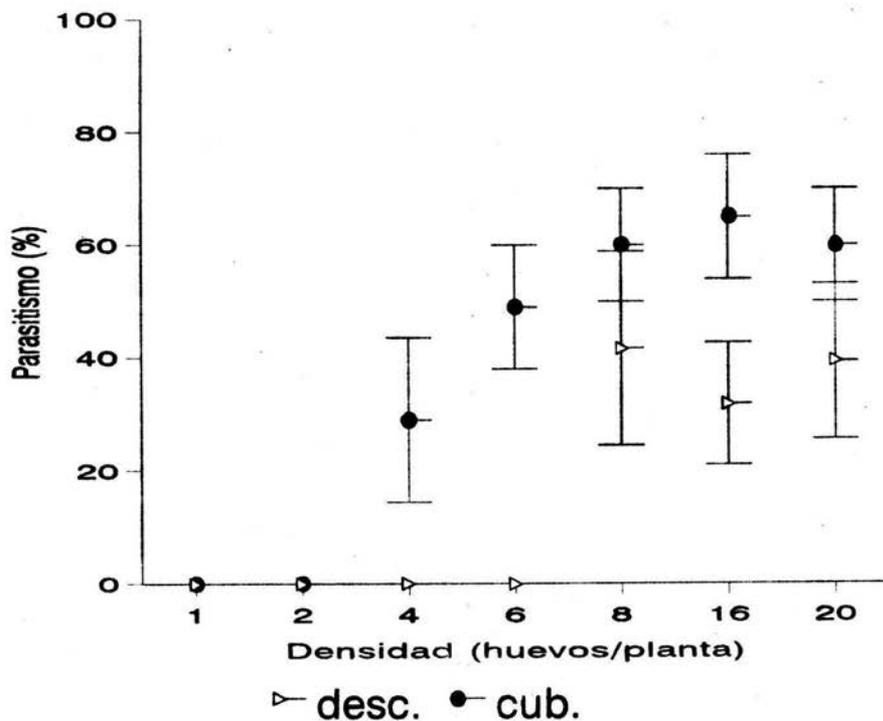


Figura 14.- Proporción de huevos parasitados, julio 1994. En dos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

Tabla 15.- Análisis de covarianza para la proporción de huevos parasitados de *C. xami*.  
 Noviembre de 1994.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	0.9172	1	0.9172	0.4038	0.5293
Densidad	28.58	6	4.7633	2.0972	0.0785
Interacción	1.48	6	1.2467	0.1086	0.9949
Error	79.495	35	2.2713		
Total	110.48	44			

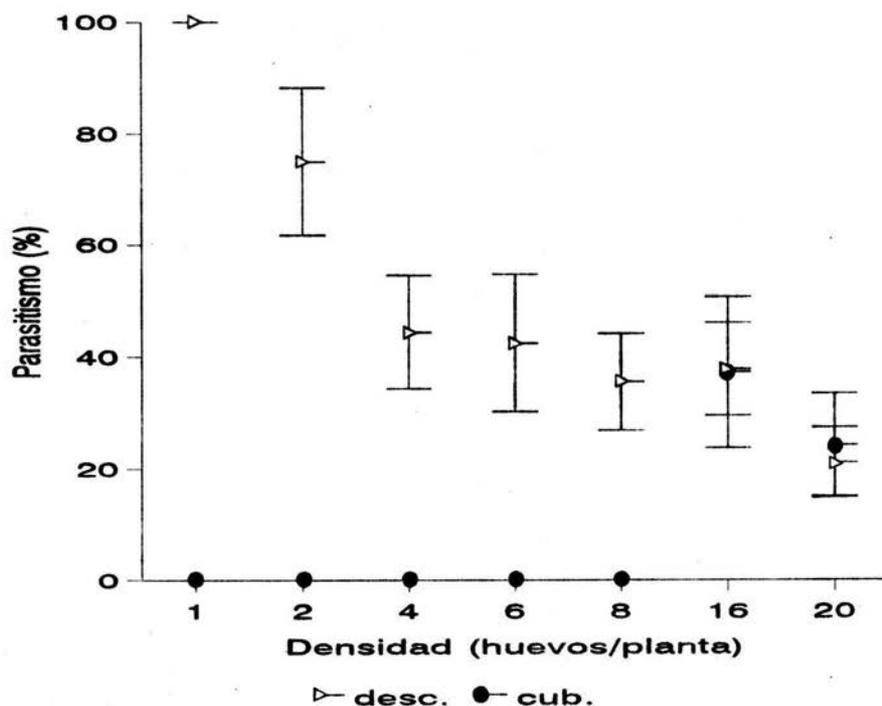


Figura 15.- Proporción de huevos parasitados, noviembre 1994. En dos tipos de plantas: a) cubiertas por la vegetación (Cub.) y b) descubiertas por la vegetación (Desc.) y para diferentes densidades (1, 2, 4, 6, 8, 16 y 20 huevos por planta).

### III.- EVALUACIÓN DE PÉRDIDAS POR ENEMIGOS NATURALES

Se encontraron diferentes factores de mortalidad por estadio (Tab. y Fig. 16). Para el estadio de huevo se encontró que las lluvias y las avispas parasitoides (*T. pretiosum*) son los más importantes; para las larvas de 1er y 2o estadio no se encontraron parasitoides de los individuos colectados en el campo, pero se observaron algunas larvas (2 individuos del 1er estadio y 1 individuo de 2o estadio) atrapadas y consumidas por arañas (Fams: Salticidae y Theridiidae), puestas en plantas descubiertas. Las larvas de 3er y 4o estadio fueron atacadas por moscas parasitoides (Fam: Tachinidae). Las pupas fueron atacadas por larvas de coleópteros (Fam: Dermestidae) y quizá algunos roedores pequeños o aves.

No se encontraron diferencias significativas en cuanto al a proporción número de individuos muertos al final del experimento de depredación por estadio (Prueba de  $G = 2.77$ , g. l. = 3,  $P > 0.05$ ).

Para el estadio de larvas IV (Fig. 17) si se encontraron diferencias significativas entre proporciones de individuos perdidos, debidas al tipo de planta. Ya que la proporción de perdidos es mayor para las plantas cubiertas por la vegetación. No se encontraron diferencias con respecto a los individuos que sobrevivieron (Fig. 18) hasta el final del experimento de depredación por estadio, que por lo menos llegaron al estadio de pupa. La proporción sexual (Fig. 19) de los adultos está sesgada a las hembras en los individuos que fueron expuestos a la depredación durante los estadios larvales y es cercana a 0.5 en los individuos que fueron expuestos durante los estadios de huevo y pupa.

Para los estadios de huevo, larvales I al III y pupas (Fig. 20), no se encontraron diferencias significativas entre los huevos perdidos (en proporción) debidas al tipo de planta (cubiertas o descubiertas) o a la densidad (1, 4, 8 y 16 individuos por planta).

Tabla 16.- Factores de mortalidad por estadio.

ESTADIO	F. BIOTICOS	F. ABIOTICOS
HUEVOS	<i>Trichogramma pretiosum</i>	Lluvias
LARVAS I	Arácnidos y bacterias	Posiblemente lluvias
LARVAS II	Arácnidos y bacterias	Posiblemente lluvias
LARVAS III	Taquínidos y aves	Posiblemente lluvias
LARVAS IV	Aves	Posiblemente lluvias
PUPAS	Roedores, aves y derméstidos	Posiblemente lluvias
ADULTOS	Aves	

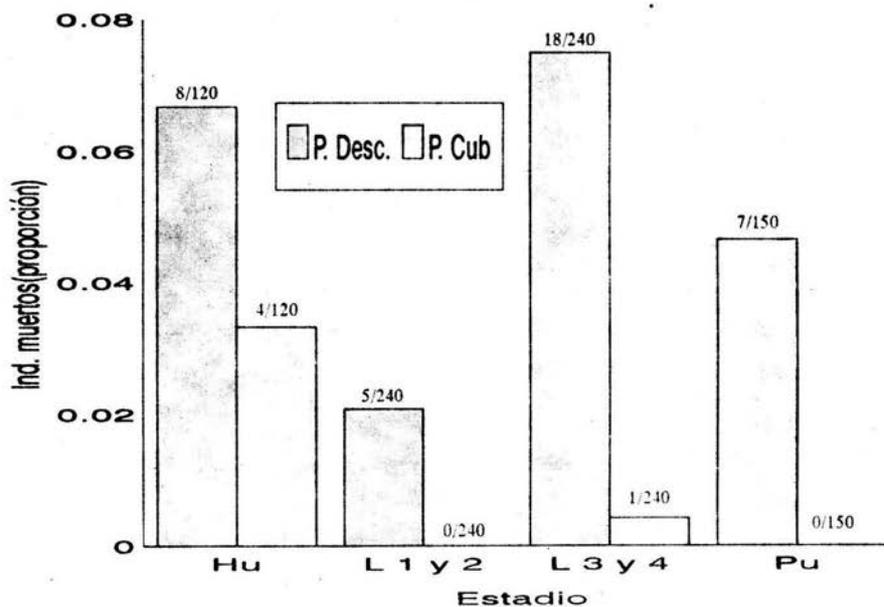


Figura 16.- Proporción de mortalidad (el número de individuos muertos al final del experimento entre el número de individuos totales al inicio del experimento) por enemigos naturales en los diferentes estadio del ciclo de vida. P. Desc= Plantas descubiertas y P. Cub= Plantas cubiertas. Sobre las barras se presenta los cocientes de mortalidad.

Tabla 17.- Análisis de covarianza para la proporción huevos perdidos en el experimento de depredación. Estadio larval IV, 1995.

Fuente de variación	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Tipo de planta	28.65	1	28.65	9.7636	0.0038
Densidad	9.94	3	3.3133	1.1291	0.3520
Interacción	4.19	3	1.3966	0.4759	0.7013
Error	93.9	32	2.9344		
Total	136.68	39			

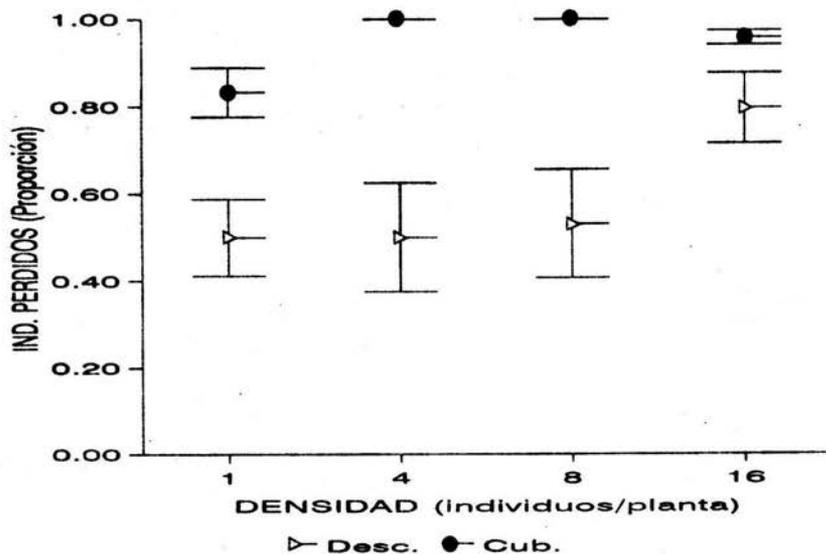


Figura 17.- Proporción promedio de individuos perdidos al final del estadio de Larva IV en *C. xami*.

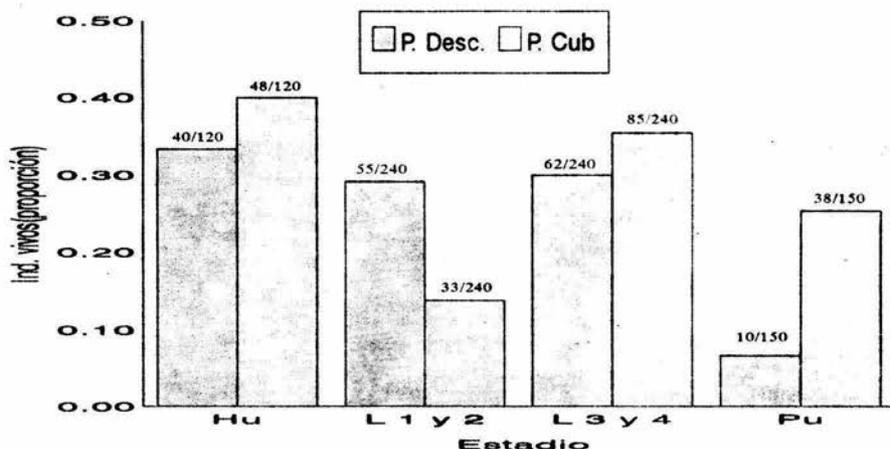


Figura 18.- Proporción de sobrevivientes (número de individuos vivos, al final del experimento entre el número de individuos totales al inicio del experimento), en los diferentes estadios del ciclo de vida. Para los estadios de huevo y larvas (1, 2, 3 y 4) se consideraron como sobrevivientes a todos los individuos que alcanzaron el estadio de pupa; para el estadio de pupa solo se consideraron los individuos adultos que emergieron. P. Desc= Plantas descubiertas y P. Cub= Plantas cubiertas.

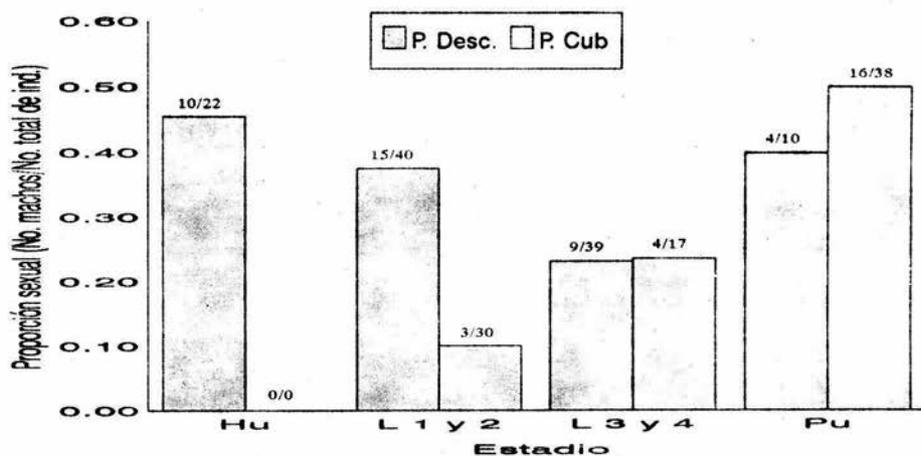


Figura 19.- Proporción sexual (medida como el cociente entre el número de machos con respecto al total de individuos que llegaron al estadio adulto) en los diferentes estadios del ciclo de vida. P. Desc= Plantas descubiertas y P. Cub= Plantas cubiertas.

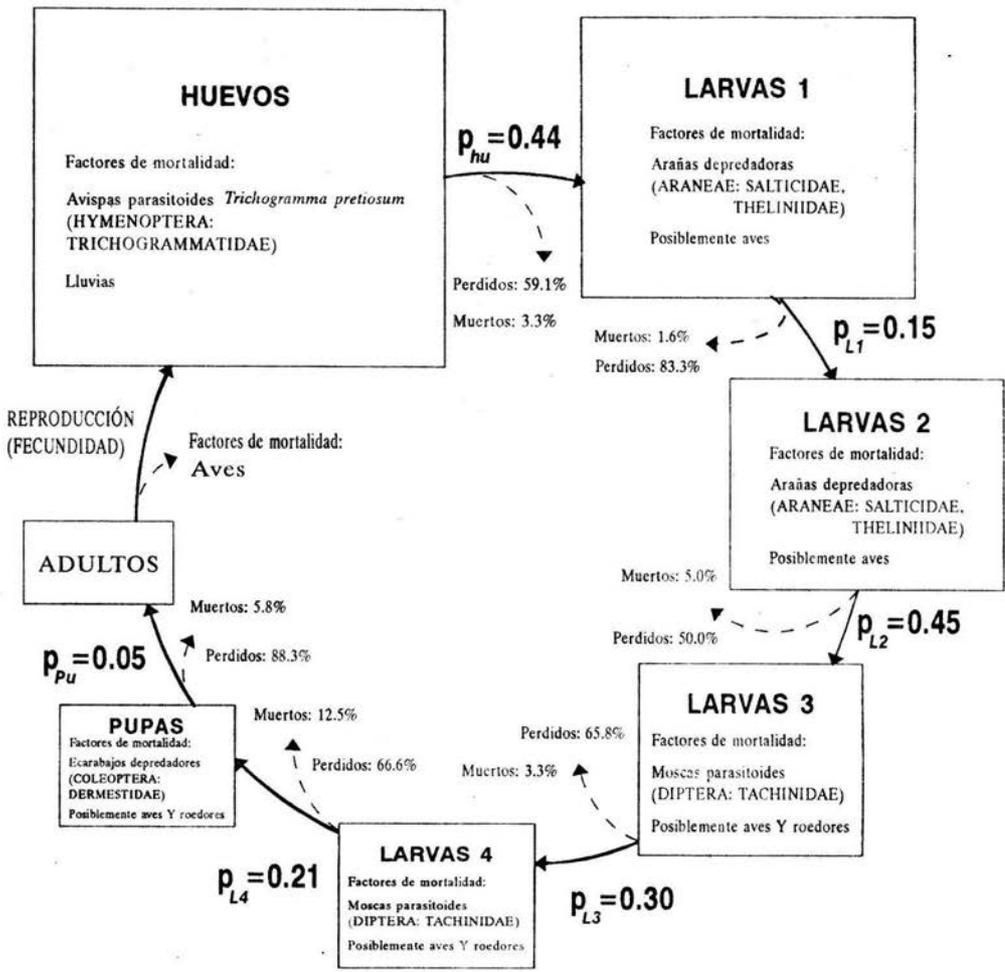


Figura 20.- Resumen de los experimentos de depredación por estadio. El tamaño de las cajas es proporcional al número de individuos en cada estadio. La línea discontinua representa a la mortalidad total y la línea continua representa a la probabilidad de pasar de un estadio al siguiente (p. ej.  $p_{hu}$  = Probabilidad de transición del estado de huevo al estadio larval 1,  $p_{L1}$  = Probabilidad de transición del estadio larval 1 al estadio larval 2, etc.)

## 4.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.

### I.- TABLA DE VIDA

En ambas épocas de trabajo la sobrevivencia encontrada (curva tipo III) fue similar a lo reportado para otras poblaciones de insectos; es decir, que la mortalidad más intensa se presenta en los primeros estadios (Rabinovich, 1984; Varley *et al.*, 1984; Southwood, 1991).

Desafortunadamente, la mayoría de las tablas de vida publicadas en especies no humanas sufren tres defectos que restringen sus potenciales para análisis más amplios (Carey, 1993):

Primero, muchas están basadas en números pequeños iniciales de individuos. El problema con esto es que estos números decrecen progresivamente con la edad (o estadio). Poco se puede aprender sobre los patrones de mortalidad en edades o estadios avanzados basados en números pequeños de sobrevivientes.

Segundo, pocas tablas de vida completas han sido publicadas por la limitación de espacio en las revistas. En lugar de ello, se puede deducir que las tablas de vida están resumidas y por lo tanto los patrones de mortalidad por edad de estas cédulas no son recuperables.

Tercero, la cédula de sobrevivencia es típicamente la única función específica por edad que se publica y esto es usualmente como gráfica. En los últimos estadios del ciclo de vida, donde la sobrevivencia generalmente es menor al 10%, es difícil extraer información sobre como afectan los procesos de envejecimiento (senectud) a la tasa de mortalidad poblacional (en este caso de pupas y adultos).

Aunque la tabla de vida aplicada a una sola generación revela poco sobre la dinámica poblacional de la especie, nos puede señalar los puntos críticos durante el ciclo de vida para poder evaluar el impacto de algunos factores biótico y abióticos (Díaz, 1991). Sin embargo en este caso, al analizar la mortalidad en el estadio de huevo se encontró que el punto crítico para *C. xami* se presenta al pasar del estadio de huevo

al estadio larval uno, ya que la mortalidad más intensa se presentó aquí. También se determinaron algunos factores específicos de mortalidad (huevos perdidos, no eclosionados y parasitados).

### **a) Mortalidad en el estadio de huevo**

#### **-Efecto de la planta de la alimentación**

El grado de conspicuidad de las plantas (cubiertas y descubiertas por la vegetación) solo tuvo efectos significativos sobre las proporciones de huevos perdidos y la tasa de mortalidad para esta mariposa, durante la época de sequía. En las plantas cubiertas la proporción de huevos perdidos fue menor y la tasa de mortalidad fue mayor en comparación con las plantas descubiertas; solo se encontraron diferencias entre las pendientes de las curvas de sobrevivencia (Tipo III) más que entre tipos de curvas (Tipos I ó II). Lo anterior nos indica que el grado de conspicuidad puede tener efectos muy diferentes dependiendo de la temporada del año. Por ejemplo los huevos puestos en plantas descubiertas se pierden más que en plantas cubiertas durante la época de lluvias; esto podría explicar las diferencias encontradas en la disponibilidad de huevos y los porcentajes tan bajos de parasitismo, ya que en esta época las plantas descubiertas están más expuestas a las lluvias mientras que las plantas cubiertas están más protegidas. Lo que explicaría porque algunas plantas son más utilizadas, como sitio de oviposición, en comparación con otras.

Por otro lado, es necesario hacer estudios que comparen la calidad nutricional de *E. gibbiflora* con otras plantas de alimentación (por ejemplo *Sedum allantoides* u otras crasuláceas) para comprender un poco más acerca de la sobrevivencia de esta mariposa. Por ejemplo, estudios sobre la coloración larval en relación con el color de su planta de alimentación, pueden ayudarnos a entender cómo son las interacciones con sus enemigos naturales.

### **-Efecto de la densidad de individuos por planta**

Por otra parte, el promedio de los huevos no eclosionados depende de otros factores (saber como es la dotación completa de huevos en la hembra podrían aclararnos este punto) ya que es similar en ambas épocas e independiente del tipo de planta y la densidad; para el mes de noviembre tampoco hay un efecto significativo de la densidad de huevos por planta sobre el porcentaje de parasitismo; sin embargo se presenta una tendencia inversamente proporcional. Por parte de los enemigos naturales, es posible que además de las avispas parasitoides se presenten otro tipo de enemigos de los que no se pudieron conocer ni evaluar su impacto con los métodos demográficos de tablas de vida.

### **-Efecto de la interacción entre el tipo de planta y la densidad**

En cuanto a los individuos perdidos, las diferencias encontradas en el mes de julio se deben a la combinación entre el tipo de planta y la densidad de huevos; las proporciones de huevos eclosionados también dependen de esta interacción.

Es probable que las proporciones promedio de huevos parasitados no fueran significativas debido a que estas se calcularon descontando la proporción de huevos perdidos; lo que determinó que las muestras no estuvieran balanceadas. Ya que en ambas temporadas se observan diferencias en los porcentajes de parasitismo; siendo este más alto para plantas cubiertas para el mes de julio y más alto para plantas descubiertas en el mes de noviembre. Así pues, al parecer la conspicuidad de la planta es importante en el desarrollo de las larvas y huevos; pero no está muy claro su papel, por lo que estudios más específicos sobre otros aspectos de la conspicuidad como la presencia de inflorescencias, plantas agregadas o aisladas serían aspectos a considerar.

### **-Observaciones sobre el método de trabajo**

En relación con el método utilizado en el trabajo de tablas de vida, este resultó ser en términos generales bueno dado que permitió obtener datos confiables para análisis

posteriores. Sin embargo es posible que los resultados obtenidos estén sesgados (subestimación de parámetros) debido a los siguientes factores:

1.- Las características de los organismos cultivados en el laboratorio, ya que los apareamientos de adultos se realizaron tratando de evitar cruzas entre individuos emparentados y en el campo los apareamientos se dan en forma diferente (es probable que haya más endogamia de la esperada por azar). Lo que repercute en la "calidad" o "vigor" de la descendencia.

2.- La manipulación de los organismos utilizados en los experimentos de campo; debida a la transportación y colocación sobre la planta recurso, que pudo afectarlos de manera negativa, esto es dañar los huevos, colocar las larvas cuando están mudando o facilitando la depredación.

3.- El pegamento utilizado para la colocación de individuos del estadio de huevo; ya que al evaluar su efectividad (en adhesión), comparándolo con el ovipositado naturalmente por la hembras apareadas, demostró ser de menor "efectividad", lo que implica que puede sesgar el número de huevos perdidos por efecto de la lluvia o el número de huevos parasitados por *T. pretiosum*.

Con respecto al punto 1 se propone la realización de estudios sobre la genética poblacional de esta mariposa, que evalúen el grado de consanguinidad de organismos cultivados en el laboratorio y lo comparen con los organismos silvestres. Esto para saber que tan "diferentes" son (genéticamente) ambos grupos de individuos y poder diseñar las cruzas lo más parecido posible a lo que sucede de manera natural,.

En cuanto al punto 2, el grado de daño provocado por la manipulación y el transporte de organismos, solo puede disminuirse al adquirir una mayor habilidad en manejo de estos organismos, aunque no sea posible eliminar totalmente este tipo de daño, o bien diseñar un método que permita llevar a las hembras previamente apareadas en el laboratorio a ovipositar sobre las plantas hospederas en el campo.

Para el punto 3, es factible aplicar un factor de corrección a las proporciones de huevos perdidos y parasitados, que considere el efecto del pagamento utilizado. Este factor se podría construir a partir de las diferencias entre los huevos perdidos, pegados de manera natural, y los huevos perdidos pegados artificialmente (ver apéndice 6. IV).

### **b) Efecto de la estacionalidad**

Con base en los resultados obtenidos con la tabla de vida, se encontraron diferencias en la sobrevivencia debidas a la estacionalidad. Al comparar los tipos de curvas de sobrevivencias para ambas épocas; en las planta descubiertas hay una mayor sobrevivencia durante la temporada de sequía en comparación con la época de lluvia. Es importante señalar que las lluvias afectan de manera considerable a estadios tempranos (de huevo a larva en segundo estadio) puesto que son de tamaño pequeño y tienen menor movilidad lo que aumenta la probabilidad de mortalidad, en el caso de los huevos estos se caían de la planta hospedera con el simple golpeo de las gotas de agua o bien que incluso las larvas se ahogaron con el exceso de agua. Por otro lado estas condiciones climáticas favorecen que la mortalidad por parasitismo, en este caso, disminuya, dado que los mismos parasitoides se ven incluso más afectados por su tamaño pequeño ya que es más difícil encontrar a sus hospederos. En cuanto a los individuos perdidos, es probable que estas diferencias sean más marcadas por la época de lluvia. Por otro lado, los factores climáticos afectan directamente la calidad de la planta de alimentación (Gilbert, 1970; Crowe, 1995) y a su vez, estas variaciones en el tiempo pueden afectar las actividades y habilidades de poner huevos (por parte de los insectos fitófagos) e indirectamente tienen efectos en la viabilidad de la comida.

La incidencia de luz solar es un factor de suma importancia en el vuelo de las mariposas diurnas, dado que por ser organismos ectotermos sus actividades (búsqueda de sitios de oviposición, búsqueda de pareja, búsqueda de alimento, apareamiento y escape a la depredación) depende de su termoregulación y por lo tanto de la cantidad

de luz solar recibida a lo largo del día. La termoregulación es un aspecto importante en la biología de las mariposas, debido a que su fecundidad muchas veces está relacionada con la temperatura corporal (Stern y Smith, 1960; Gossard y Jones, 1977; Kingsolver, 1983; en Heinrich, 1993).

Por estas razones, la abundancia de muchas especies de lepidópteros quizá está correlacionada con variaciones en el tiempo más que en el espacio.

## II.- EVALUACIÓN DE MORTALIDAD

Las evaluaciones de mortalidad por estadio, causadas por enemigos naturales particulares, complementan la información que no se puede obtener de tablas de vida por sí solas. En el estadio de huevo existen dos factores de mortalidad principales: **a)** los parasitoides (*T. pretiosum*) y **b)** factores climáticos (principalmente las lluvias), que determinan el número de organismos que pasan al siguiente estadio; esto es, los parasitoides atacan a los huevos de la mariposa y no dejan que pase al siguiente estadio mientras que las lluvias “despegan” a los huevos de la planta de alimentación, lo que los aleja del recurso alimenticio y posiblemente sean más susceptibles de perderse o ser depredados por otros artrópodos (escarabajos y arañas) y algunos vertebrados (aves, roedores y lagartijas). Esto da una combinación de factores de mortalidad inespecíficos (lluvias) y específicos (parasitoides). Por otra parte, hay una proporción de huevos que no eclosiona; esto puede deberse a que fueron no fertilizados por lo que estudios sobre la dotación completa de huevos en la hembra podrían aclararnos este punto.

En los estadios larvales es posible que el periodo de mayor riesgo de depredación o parasitismo sea cuando salen de las galerías que forman en las hojas de *E. gibbiflora*, al momento de mudar, de cambiar de hoja. En las larvas de IV estadio, se encontraron diferencias significativas en el número de individuos perdidos debido al tipo de planta, mientras que en los demás estadios no se encontraron diferencias. Lo anterior sugiere que la conspicuidad de la planta es importante en relación con los individuos perdidos.

para este estadio; donde las plantas cubiertas presentan un mayor número de individuos perdidos en comparación con las plantas descubiertas. Es posible que las larvas antes de pupar se desplacen lejos de la planta de alimentación para encontrar un sitio apropiado y de esta manera evitar la depredación. Las pupas están expuestas al ataque de diferentes depredadores debido a que carecen de movilidad, por lo tanto es determinante la elección del sitio para pupar.

Pfannenstiel, *et al.*, (1995) encontraron que los insectos terrestres depredadores pueden usar vibraciones transmitidas a través de las plantas para localizar a su presa. Estudios de este tipo en esta mariposa serían importantes para evaluar el papel de los depredadores sobre sus presas.

Esta bien documentado en la bibliografía que muchos virus, bacterias, u hongos en algunos casos son uno de los principales factores de mortalidad en huevos y larvas jóvenes de lepidópteros. Con estos resultados no es posible establecer los factores de mortalidad sobre los individuos no encontrados en el campo; por lo que se recomienda realizar experimentos más específicos (aumentando las réplicas o las densidades iniciales) y complementarlos con observaciones detalladas en el campo para poder detectarlos.

### III.- REGULACIÓN POBLACIONAL

La dinámica poblacional de los insectos herbívoros puede ser entendida en el contexto de las interacciones de planta-herbívoro-enemigo natural (Price *et al.*, 1980; Faeth, 1987). En el caso de *C. xami*, la población de El Pedregal de San Ángel aparentemente no sufre un efecto negativo por parte de la planta recurso; ya que esta se encuentra disponible “abundantemente” en el área de estudio, sin embargo no todas las plantas de *E. gibbiflora* son utilizadas como recurso alimenticio. Por lo tanto la variación del número de individuos de la población de *C. xami* a lo largo del año es debida a los diferentes factores que se mencionan y a un efecto diferencial (espacial y

temporal) o mixto de los factores bióticos y abióticos; es importante incorporar estudios específicos sobre sistemas de apareamiento, almacenamiento de recursos (en el caso de las hembras) y transferencia de sustancias nutritivas (eyaculado y otras sustancias) por parte del macho, dado que la hembra incorpora parte de este material a su descendencia (sobrevivencia y producción de huevos) que pueden afectar la dinámica poblacional. Chitty (1960; en Dempster, 1983) en su teoría propone que las poblaciones animales están reguladas por mecanismos genéticos de retroalimentación. Aunque Dempster (1983) analizando los trabajos sobre las variaciones genéticas en las mariposas encontró que estas juegan un papel insignificante en la dinámica de los lepidópteros.

El estudio específico del movimiento o dispersión de las hembras ovipositoras pueden ser de relevancia dado que nos ayudaría a entender algo sobre los posibles flujos inmigratorios y emigratorios a escala regional, o los patrones de oviposición a nivel local.

Con lo encontrado hasta aquí nosotros pensamos que la población de *C. xami* podría estar oscilando dependiendo de la época del año, es decir nosotros esperaríamos que para la época de sequía halla una mayor sobrevivencia en los estadios de huevos y larvas que se desarrollan en plantas descubiertas que para las plantas cubiertas. Por otro lado es importante señalar que en esta misma época el parasitismo sería mayor en las plantas descubiertas, además de que hay que considerar que los picos de oviposición se reportan para esta misma época. Y por otro lado también es una época muy favorable para el evento reproductivo. Mientras que la época más desfavorable tanto para los individuos que se desarrollan en plantas cubiertas o descubiertas se presentaría en la de lluvias, dado que por un lado dificultan los eventos reproductivos así como la búsqueda de sitios óptimos para ovipositar por parte de la hembra.

#### **IV.- CONCLUSIONES**

Las evidencias encontradas en el presente trabajo tratan de demostrar las limitaciones que tienen los estudios demográficos (particularmente las tablas de vida) si no se complementan con estudios de mortalidad por factores específicos para cada estadio; así como contribuir al debate que existe entre las dos propuestas de control poblacional (escuela de la regulación alrededor de un equilibrio vs. escuela de la limitación por un techo).

Con base en los resultados de este trabajo se puede concluir que las condiciones climáticas, las características de la planta recurso y los enemigos naturales son importantes en los cambios de densidad poblacional para estas mariposas.

Es posible que los picos de oviposición encontrados por Soberón, *et al.*, (1988) sean resultado de diversos factores; principalmente condiciones climáticas favorables para el apareamiento, la oviposición, la sobrevivencia y el desarrollo larval. Estas condiciones se presentan durante la época de sequía.

Por lo anterior, una posible explicación a la baja densidad de estos organismos que se observa en el campo durante la época de lluvias se debe a condiciones desfavorables tanto para los adultos como para las pupas, los huevos y las larvas. Los mecanismos para contrarrestar estas condiciones ambientales adversas pueden ser: retrasos en el tiempo de desarrollo para los estadios larvales (posiblemente diapausa), permanecer más tiempo en latencia antes de que emerja el adulto (en el caso de las pupas) o que los adultos (particularmente las hembras) se desplacen a otros sitios más favorables. Las curvas de sobrevivencia obtenidas permiten concluir que los patrones de mortalidad son diferentes entre las dos épocas de trabajo.

En cuanto a los efectos de la planta, los resultados de este trabajo demuestran que las características de conspicuidad de las plantas (apariencia) tienen mayor efecto en la mortalidad durante la época de sequía, mientras que para la época de lluvias tienen mayor efecto en la proporción de huevos perdidos y confirman que estas características

solo son validas para escalas temporales muy cortas (una semana cuando mucho), por lo que no se pudo evaluar este efecto para todos los estadios en la tabla de vida. Aunque en este lugar *E. gibbiflora* está disponible abundantemente, las hembras de *C. xami* utilizan algunas plantas con mayor frecuencia que otras para ovipositar. En este caso esto demuestra que no solo es importante la cantidad de recurso (número de plantas por unidad de área) sino también la calidad del recurso. Por lo tanto, se recomienda hacer estudios específicos que evalúen la conducta de oviposición de las hembras. Por ejemplo, señales químicas y físicas de la planta que determinan la elección del sitio de oviposición, así como el grado de aislamiento de la planta o estudios complementarios de su calidad nutricional.

En cuanto a los efectos de los enemigos naturales se encontraron diferentes factores bióticos de mortalidad. La proporción de mortalidad causada por los artrópodos aunque es muy baja, puede estar combinada con la mortalidad causada por vertebrados. En este trabajo no se pudo determinar la proporción de mortalidad causada por los vertebrados, por lo que se requieren más estudios de mortalidad por agentes específicos y evaluaciones de palatabilidad de mariposas para aves, roedores y reptiles.

Otra posibilidad sería realizar el mismo experimento de mortalidad por estadios, pero con un tamaño de muestra mayor, haciendo observaciones periódicas a lo largo de un día para tener una mejor idea de lo que pasa con los individuos perdidos en el campo.

En relación con las propuestas de las dos escuelas de regulación poblacional, se encontraron evidencias de denso-dependencia para los enemigos naturales, sin embargo los resultados obtenidos en cuanto al porcentaje de parasitismo por parte de *T. pretiosum* no fueron significativos, esto puede ser resultado de que la escala de percepción por parte de la mariposa es muy diferente a la de los parasitoides. Por lo tanto es necesario realizar experimentos de parasitismo considerando otra escala, quizá diferentes densidades a nivel de hoja y no de planta para poder evaluar denso-

dependencia. En cuanto a la competencia intra-específica, no se pudo evaluar en este trabajo. Lo anterior sugiere que todavía falta por hacer en este sistema evaluaciones de los cambios en la densidad de adultos de la mariposa a lo largo del tiempo para conocer si hay fluctuaciones en el tamaño poblacional y si estas fluctuaciones son aleatorias o periódicas. También es necesario evaluar la competencia intraespecífica y el grado de movilidad entre planta vecinas por parte de las larvas para conocer que proporción de individuos perdidos corresponde a desplazamientos y que proporción corresponde a individuos muertos como resultado de la competencia por alimento.

## 5.- BIBLIOGRAFIA.

- BEGON M. y M. Mortimer. 1981. Population ecology. A unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 200 pp.
- BEGON M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. 2nd. Edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 pp.
- BELLOWS T. S., R. G. Van Driesche y J. S. Elkinton. 1992. Life-Table construction and analysis in the evaluation of natural enemies". Annual Review of Entomology. 37: 587-614.
- BENREY, B. B. 1986. Patrones de parasitismo por *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera) sobre la dinámica poblacional de la mariposa *Sandia xami*. Tesis de maestría. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. 55 pp.
- BENREY, B. B, C. Cordero, G. Jiménez y J. Soberón. 1994. Ecología y conducta de la mariposa *Callophrys xami* (Lycaenidae). En: Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, historia natural y manejo. Ariel Rojo (comp.). UNAM, México. 261-274.
- BEUTELSPACHER, C. R. 1980. Mariposas diurnas del Valle de México. Ed. científicas L. P. M. M. México. 33 pp.
- CAREY. J. R. 1993. Applied Demography for Biologist. With special emphasis on insects. Oxford University Press, New York. 206 pp.
- CLENCH, H. K. 1981. New *Callophrys* (Lycaenidae) from North and Middle America. Bull. Allyn. Mus. 64: 1-31.
- CORDERO, C. 1986. Defensa territorial en la mariposa *Sandia xami*. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. 75 pp.
- CORDERO, C y J. Soberón. 1990. Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). Journal of Insect Behavior 3 (6): 719-732.

- CRAWLEY, M. J.** 1993. GLIM for Ecologist. Blackwell Scientific Publication, London. 379 pp.
- CROWE, M. L.** 1995. The effect of season and group size on survivorship and larval growth in *Plagiodera versicolor*. Ecological Entomology. 20:27/32.
- DACCORDI, M. , P. Triberti y A. Zanetti.** 1987. Guía de Mariposas. Ed. Grijalbo. España. 383pp.
- DE LA MAZA, R.** 1987. Mariposas Mexicanas. Ed. Fondo de Cultura Económica. México. 302pp.
- DEMPSTER, J. P.** 1983. The Natural control of Populations of Butterflies and Moths. Biological Review 58: 461-481.
- DIAZ, B. M. E.,** 1991. Sobrevivencia de *Eucheira socialis westwoodi* Beutelpacher (Lepidoptera: Pieridae) en la reserva de la biosfera La Michilia, Durango, México. Acta Zoológica Mexicana. (ns), 44: 27-39.
- EGUIARTE, L. E., V. Parra y F. Vargas.** 1993. Biología reproductiva y tamaño efectivo en *Echeveria gibbiflora*: un homenaje a Sewall Wright. En: Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, historia natural y manejo. Ariel Rojo (comp.). UNAM, México. 187-204.
- FAETH, S. H.** 1987. Community structure and folivorous insect outbreakers: the roles of vertical and horizontal interactions. In: Barbosa P, Schultz UC (eds) Insect outbreaks: ecological and evolutionary perspectives. Academic Press, New York, 135-171 pp.
- FRANCO, M.** 1990. Ecología de poblaciones: En Ecología y conservación en México, Jorge Soberón M. (compilador). Ciencias. No. especial, julio. 4-9 pp.
- GILBERT, L. E. and Singer M. C.** 1975. Butterfly Ecology. Annual Review of Ecology and Systematic. 6: 365-397 pp.
- GILLOTT, C.** 1991. Entomology. Plenum Press, New York. 729pp.

- GODFRAY, H.C.J.** 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. 473pp
- HASSELL, M. P.** 1978. The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton University Press, Princeton.
- JIMÉNEZ, G.** 1987. Reproducción, mantenimiento y cultivo en el laboratorio de *Sandia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. 89 pp.
- JIMÉNEZ, G. y J. Soberón.** 1989. Laboratory rearing of *Sandia xami* (Lycaenidae, Eumaeini). Journal on the Research on the Lepidoptera, 27 (3-4): 268-271.
- JOHNSON, K.** 1981. Revision of the *Callophrys* of the world with Phylogenetic and Biogeographic analysis (Lepidoptera: Lycaenidae). Ph. D. Thesis. City University of New York. 902 pp.
- KATO, K.** 1994. Alternation of bottom-up and top-down regulation in a natural population of an agromyzid leafminer, *Chromatomyia suikazuruae*. Oecologia 97: 9-6.
- KREBS, C.** 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row Publishers, New York. 678 pp.
- KREBS, C.** 1989. Ecological methodology. Harper & Row, Publishers. New York. 654 pp.
- LARSON, G. J., L. E. Eguiarte y C. Cordero.** 1993. Demografía de *Echeveria gibbiflora* D. C. (Crassulaceae) en dos ambientes contrastantes del Pedregal de San Ángel. En: Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, historia natural y manejo. Ariel Rojo (comp.). UNAM, México. 205-228.
- LUCK, R., B. M. Shepard y P. E. Kenmore.** 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. Annual Review of Entomology 33: 367-91.
- MANLY, B. F.** 1990. Stage-structured populations. Sampling, analysis and simulation. Chapman and Hall Ltd. Nueva York. 184 pp.

- MAY, R. M.** 1989. How many species are there on Earth? Science 241: 1441-1448.
- MEGLITSCH, P. A.** 1972. Invertebrate Zoology. 2nd. ed. Oxford University Press. London. 834 pp.
- MORON, M. A. y R. A. Terron.** 1988. Entomología aplicada. Instituto de Ecología, México. 64-65
- NOVÁK, Y.** 1991. Mariposas. edit. Susaeta. Madrid. 224pp.
- O'TOOLE, C.** 1987. The encyclopedia of insects. Facts on file publication. New York. 443 pp.
- PARRA, V. C., F. Vargas y L. E. Eguiarte.** 1993. Reproductive Biology, Pole and Seed Dispersal, and Neighborhood Size in the Hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). American Journal of Botany. 80: 153-159.
- PARLANGE, P. P.** 1991. Ciclo de vida de *Sandia xami*, su biología y notas acerca de su cultivo en laboratorio. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. 99 pp.
- PFANNENSTIEL, R. S., R. E. Hunt y K. V. Yeargan.** 1995. Orientation of a Hemipteran predator to vibrations produced by feeding caterpillars. Journal of Insect Behavioral. 8 (1): 1-9.
- PESTON-MAFHAM, R. y K. Preston-Mafham.** 1988. Butterflies of the World. Facts on File Publications, New York. 192 pp.
- PRICE P. W, C.E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson y A. E. Weis,** 1980. Interaction among three trophic levels: influences of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 41-65.
- PYLE, R. M.** 1981. The Audubon Society Field Guide to North American Butterflies. Alfred A. Knopf. New York. 917 pp.
- RABINOVICH, J.** 1984. Introducción a la ecología de poblaciones animales. C. E. C. S. A. México. 313 pp.

- RENWICK, J. A. A. y F. S. Chew. 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. Annual Review of Entomology 39: 377-400.
- RZEDOWSKY, J. 1954. La vegetación del Pedregal de San Ángel. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Vols. I y II.
- SARUKHAN, J. 1987. Introducción a la ecología de poblaciones. Un enfoque demográfico. C.E.C.S.A. México, 76 pp.
- SOBERÓN, J. 1987. Ecología de poblaciones. Ed. Fondo de Cultura Económica. México. 149 pp.
- SOBERÓN, J, C. Cordero, B. Benrey, P. Parlange, C. García-Saez y G. Berges. 1988. Patterns of oviposition by *Sandia xami* (Lepidoptera, Lycaenidae) in relation to food plant apparency. Ecological Entomology 13, 71-79.
- SOBERON, J. y B. Benrey. 1988. Population Number of *Sandia xami* in the Pedregal de San Angel, Mexico, in Relation to a Possible Regulating Parasitoid (*Trichogramma pretiosum*). Proceedings of the XVIII Entomological Congress. Vancouver, Canada.
- SOBERÓN, J, M. De La Cruz y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Ciencia y Desarrollo (99): 25-38.
- SOLBRIG, T. and D. J. Solbrig. 1979. Introduction to populations biology and evolution. Addison-Wesley Publishing Company, London. 486 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1991. Ecological methods. With particular reference to the study of insect population. Chapman and Hall Ltd, London. 524 pp.
- THOMPSON, J. N. y O. Pellmyr. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. Annual Review Entomology 36: 65-89 .
- VÁZQUEZ, L. G. 1980. Arthropoda. Parte II Mandibulata. UNAM. México 266-680 pp.

- VARLEY, G. C., G. R. Gradwell y M. P. Hassell** 1984. Insect population ecology. Annual analitical approach. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 212pp.
- WALDE, S. J. y W. W. Murdoch**. 1988. Spatial Density Dependence in Insect Parasitoids. Annual Review of Entomology 33: 441-466.
- WALTHER, E.** 1972. Echeveria. California Academy of Sciences, San Francisco. 426pp.
- ZIEGLER, B. J. y T. Escalante**, 1964. Observations on the life history of *Callophrys xami* (Lycaenidae). Journal Lepidoptera Society 18: 85-89.

## 6.- APÉNDICES.

### I.- CÁLCULO DE VARIABLES PARA LA TABLA DE VIDA

$x$ = Categoría de edad o estadio.

$a_x$ = Número de individuos por categoría de edad.

$a_0$ = Número de individuos inicial (al principio de la cohorte).

$a_{x+1}$ = Número de individuos en la categoría de edad  $x+1$

$l_x$ = Proporción de sobrevivientes por categoría de edad.

$d_x$ = Número de individuos que muere en el intervalo  $x$  a  $x+1$ .

$q_x$ = Proporción de mortalidad por categoría de edad.

$k_x$ = Poder de mortalidad por categoría de edad.

$e_x$ = Esperanza de vida por categoría de edad.

$T_x$ = Sumatoria de la proporción promedio de sobrevivientes por categoría de edad.

$L_x$ = Proporción promedio de sobrevivientes entre dos categoría consecutivas de edad.

$$l_x = \frac{a_x}{a_0}$$

$$k_x = \ln \frac{a_{x+1}}{a_x}$$

$$q_x = \frac{d_x}{a_x}$$

$$d_x = a_x - a_{x+1}$$

$$L_x = \frac{a_x + a_{x+1}}{2}$$

$$T_x = \sum_x^{\infty} L_x$$

$$e_x = \frac{T_x}{a_x}$$

## II.- CÁLCULO DE VALORES PARA EL AJUSTE DE LAS CURVAS DE SOBREVIVENCIA

Instrucciones (en subrayado) para importar y analizar los datos generados en hojas de calculo (Excel, Lotus, Quattro, etc. con extensión .prn) dentro del programa Glim.

[i] ? \$i 11\$

[i] File name? b:sobrev.prn Localización y nombre del archivo.

Características (formato) del archivo de impresión e instrucciones para que sea reconocido por el programa Glim.

[i] \$out %poc 80\$

[i] \$units 14\$ Número total de datos.

[i] \$data trat t Nx\$ Definición de los datos.

[i] \$read

[i] 1.0000 0.0000 580.0000

[i] 1.0000 8.0000 61.0000

[i] 1.0000 14.0000 43.0000

[i] 1.0000 20.0000 9.0000

[i] 1.0000 26.0000 2.0000

[i] 1.0000 33.0000 2.0000

[i] 1.0000 56.0000 2.0000

[i] 2.0000 0.0000 580.0000

[i] 2.0000 8.0000 88.0000

[i] 2.0000 14.0000 35.0000

[i] 2.0000 20.0000 21.0000

[i] 2.0000 26.0000 12.0000

[i] 2.0000 33.0000 4.0000

[i] 2.0000 56.0000 3.0000

[i] \$factor trat 2\$ Declaración de los niveles del factor tratamiento.

[i] \$error p\$ Distribución de probabilidades, tipo Poisson, del error.

[i] \$link log\$ Función de ligamiento tipo logarítmica.

[i] \$return\$

[i] ? \$yvar Nx\$ Declaración de la variable  $y=Nx$  (número de individuos por categoría de edad).

[i] ? \$fit 1\$ Cálculo de la devianza total.

[o] scaled deviance = 3510.6 at cycle 5

[o] d.f. = 13 **Grados de libertad.**

[o]

[i] ? \$fit+trat\$ Cálculo de la devianza (entre paréntesis) debida al factor trat (tipo de plantas).

[o] scaled deviance = 3509.3 (change = -1.) at cycle 5

[o] d.f. = 12 (change = -1)

[o]

[i] ? \$fit+t\$ Cálculo de la devianza (entre paréntesis) debida al factor t (tiempo).

[o] scaled deviance = 114.04 (change = -3395.) at cycle 4

[o] d.f. = 11 (change = -1)

[o]

[i] ? \$fit+trat.t\$ Cálculo de la devianza (entre paréntesis) debida a la interacción entre tipo de planta y tiempo.

[o] scaled deviance = 104.01 (change = -10.03) at cycle 4

[o] d.f. = 10 (change = -1 )

[o]

[i] ? \$calc t2=t\*t\$ Cálculo de la variable tiempo al cuadrado

[i] ? \$fit+t2\$ Cálculo de la devianza (entre paréntesis) debida al factor t2.

[o] scaled deviance = 26.715 (change = -77.29) at cycle 3

[o] d.f. = 9 (change = -1 )

[o]

[i] ? \$fit+trat.t2\$ Cálculo de la devianza (entre paréntesis) debida a la interacción entre tipo de planta y tiempo al cuadrado.

[o] scaled deviance = 26.091 (change = -0.6240) at cycle 3

[o] d.f. = 8 (change = -1 )

[o]

[i] ? \$d m e s\$ Despliegue del modelo y los errores estándar de los valores calculados.

[o] Current model:

[o]

[o] number of units is 14

[o]

[o] y-variate NX

[o] weight \*

[o] offset \*

[o]

[o] probability distribution is POISSON

[o] link function is LOGARITHM

[o] scale parameter is 1.000

[o]

[o] terms = 1 + TRAT + T + T2 + TRAT.T + TRAT.T2

[o]

[o] estimate s.e. parameter

[o] 1 6.351 0.04139 1

[o] 2 -0.004522 0.05846 TRAT(2)

[o] 3 -0.2650 0.01211 T

[o] 4 0.002939 0.0003511 T2 \*

[o] 5 0.03226 0.01583 TRAT(2).T

[o] 6 -0.0003571 0.0004439 TRAT(2).T2

[o] scale parameter taken as 1.000

[o]

```

[o] S.E.s of differences of parameter estimates
[o] 1 0.000
[o] 2 0.09250 0.000
[o] 3 0.04721 0.05653 0.000
[o] 4 0.04131 0.05852 0.01241 0.000
[o] 5 0.03993 0.06624 0.02629 0.01561 0.000
[o] 6 0.04146 0.05836 0.01183 0.0007529 0.01621 0.000
[o] 1 2 3 4 5 6
[o] scale parameter taken as 1.000

```

[i] ? **\$disp r\$ Despliegue de los valores ajustados (según el modelo propuesto) y sus residuales.**

```

[o] unit observed fitted residual
[o] 1 580 573.148 0.286
[o] 2 61 83.046 -2.419
[o] 3 43 24.964 3.610
[o] 4 9 9.273 -0.090
[o] 5 2 4.256 -1.094
[o] 6 2 2.242 -0.161
[o] 7 2 2.072 -0.050
[o] 8 580 570.561 0.395
[o] 9 88 104.596 -1.623
[o] 10 35 36.401 -0.232
[o] 11 21 15.256 1.471
[o] 12 12 7.700 1.550
[o] 13 4 4.386 -0.184
[o] 14 3 4.099 -0.543
[o]

```

[i] ? **\$stop Fin del análisis.**

**Para salvar esta información, antes de salir del programa, se debe copiar el archivo glim.log en otro archivo (para editarlo posteriormente) por medio de la siguiente instrucción:**

**C:\glim> copy glim.log b:sobrev.sal (retorno).**

### III.- CÁLCULO DE VALORES PARA EL ANÁLISIS DE LAS PROPORCIONES

Instrucciones (en subrayado) para importar y analizar los datos generados en hojas de calculo (Excel, Lotus, Quattro, etc. con extensión .prn) dentro del programa Glim.

[i] ? \$i 11\$

[i] File name? a:huecloj.prn Localización y nombre del archivo.

Características (formato) del archivo de impresión e instrucciones para que sea reconocido por el programa Glim.

[i] \$out %poc 80\$

[i] \$units 160\$

[i] \$data x d n tp\$

[i] \$read

[i] 1 0 1 1

[i] 1 1 1 1

[i] 1 0 1 1

[i] 2 0 2 1

[i] 2 2 2 1

[i] 2 0 2 1

[i] 3 0 4 1

[i] 3 0 4 1

[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	3	0	4	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	2	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	1	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	4	0	6	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	2	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	5	0	8	1
[1]	6	4	16	1
[1]	6	0	16	1
[1]	6	5	16	1
[1]	6	6	16	1
[1]	6	3	16	1
[1]	6	10	16	1
[1]	6	11	16	1
[1]	6	2	16	1
[1]	6	8	16	1
[1]	6	8	16	1
[1]	7	0	20	1
[1]	7	1	20	1
[1]	7	13	20	1
[1]	7	0	20	1
[1]	7	0	20	1
[1]	7	0	20	1
[1]	7	0	20	1



[i] 4 1 6 2  
 [i] 4 0 6 2  
 [i] 4 0 6 2  
 [i] 4 1 6 2  
 [i] 4 0 6 2  
 [i] 4 1 6 2  
 [i] 4 3 6 2  
 [i] 4 1 6 2  
 [i] 5 0 8 2  
 [i] 5 1 8 2  
 [i] 5 2 8 2  
 [i] 5 6 8 2  
 [i] 5 1 8 2  
 [i] 5 3 8 2  
 [i] 5 0 8 2  
 [i] 5 1 8 2  
 [i] 5 1 8 2  
 [i] 5 1 8 2  
 [i] 6 7 16 2  
 [i] 6 0 16 2  
 [i] 6 1 16 2  
 [i] 6 1 16 2  
 [i] 6 0 16 2  
 [i] 6 1 16 2  
 [i] 6 0 16 2  
 [i] 6 0 16 2  
 [i] 6 1 16 2  
 [i] 6 0 16 2  
 [i] 7 1 20 2  
 [i] 7 0 20 2  
 [i] 7 0 20 2  
 [i] 7 0 20 2  
 [i] 7 5 20 2  
 [i] 7 1 20 2  
 [i] 7 1 20 2  
 [i] 7 0 20 2  
 [i] 7 0 20 2  
 [i] 7 0 20 2

[i] \$factor tp 2\$ Declaración de los niveles del factor tratamiento.

[i] \$factor x 7\$ Declaración de los niveles del factor densidad.

[i] \$error b n\$ Distribución de probabilidades, tipo Binomial, del error.

[i] \$return\$

[i] ? **Syvar d\$** Declaración de la variable y=d (densidad de huevos eclosionados).

[i] ? **Sfit 1\$** Cálculo de la varianza total.

[o] scaled deviance = 376.24 at cycle 3

[o] d.f. = 159 **Grados de libertad.**

[o]

[i] ? **Sfit+x\$** Cálculo de la varianza debida al factor densidad (Número de huevos/hoja).

[o] scaled deviance = 338.03 (change = -38.22) at cycle 4

[o] d.f. = 153 (change = -6 )

[o]

[i] ? **Sdisp e\$** Despliegue del error.

[o] estimate s.e. parameter

[o] 1 -2.512 0.6002 1

[o] 2 0.5664 0.7672 X(2)

[o] 3 -0.7329 0.8399 X(3)

[o] 4 0.2189 0.6785 X(4)

[o] 5 0.4469 0.6503 X(5)

[o] 6 1.202 0.6156 X(6)

[o] 7 0.03550 0.6286 X(7)

[o] scale parameter taken as 1.000

[o]

[i] ? **Scalc perc=d/n\$** Cálculo de los valores proporcionales (densidad de huevos eclosionados entre densidad inicial de huevos).

[i] ? **Scalc fitted=%fv/n\$** Ajuste de las proporciones.

[i] ? **Sfit 1\$** Cálculo de la varianza total (considerando los valores proporcionales).

[o] scaled deviance = 376.24 at cycle 3

[o] d.f. = 159

[o]

[i] ? **Sfit+tp\$** Cálculo de la varianza debida al factor tratamiento (tipo de planta).

[o] scaled deviance = 364.93 (change = -11.310) at cycle 3

[o] d.f. = 158 (change = -1 )

[o]

[i] ? **Sdisp e\$**

[o] estimate s.e. parameter

[o] 1 -1.721 0.1154 1

[o] 2 -0.6179 0.1856 TP(2)

[o] scale parameter taken as 1.000

[o]

[i] ? **Stab the perc means fot tp\$** Tabulación de los promedios calculados para los dos tipos de plantas (1= descubiertas y 2= cubiertas).

[o] 1 2

[o] [] 0.0933 0.1084

[i] ? **Sfit+x\$** Cálculo de la varianza debida al factor densidad.

[o] scaled deviance = 326.31 (change = -38.62) at cycle 4

[o] d.f. = 152 (change = -6 )

[i] ? Sdisp eS

[o]		estimate	s.e.	parameter
[o]	1	-2.235	0.6061	1
[o]	2	-0.6400	0.1899	TP(2)
[o]	3	0.5713	0.7702	X(2)
[o]	4	-0.7365	0.8415	X(3)
[o]	5	0.2205	0.6807	X(4)
[o]	6	0.4505	0.6525	X(5)
[o]	7	1.216	0.6177	X(6)
[o]	8	0.03574	0.6306	X(7)
[o]		scale parameter taken as 1.000		
[o]				

[i] ? Sfit+tp.xS Cálculo de la devianza debida a la interacción entre tipo de planta y densidad

[o] scaled deviance = 266.09 (change = -60.22) at cycle 7

[o] d.f. = 146 (change = -6 )

[i] ? Sd m e sS Despliegue del modelo y los errores estándar de los valores calculados.

[o] Current model:

[o]

[o] number of units is 160

[o]

[o] y-variate D

[o] weight \*

[o] offset \*

[o]

[o] probability distribution is BINOMIAL

[o] with binomial denominator N

[o] link function is LOGIT

[o] scale parameter is 1.000

[o]

[o] terms = 1 + TP + X + TP.X

[o]		estimate	s.e.	parameter
[o]	1	-2.944	1.026	1
[o]	2	0.7472	1.268	TP(2)
[o]	3	0.7472	1.268	X(2)
[o]	4	-6.421	10.41	X(3)
[o]	5	-1.490e-08	1.185	X(4)
[o]	6	-0.7191	1.251	X(5)
[o]	7	2.353	1.039	X(6)
[o]	8	0.9038	1.050	X(7)
[o]	9	-0.2846	1.599	TP(2).X(2)
[o]	10	6.106	10.46	TP(2).X(3)
[o]	11	0.3254	1.450	TP(2).X(4)
[o]	12	1.530	1.483	TP(2).X(5)
[o]	13	-2.762	1.316	TP(2).X(6)
[o]	14	-1.885	1.337	TP(2).X(7)

[o] scale parameter taken as 1.000

[o] S.E.s of differences of parameter estimates

[o] 1	0.000					
[o] 2	2.183	0.000				
[o] 3	2.183	1.054	0.000			
[o] 4	10.56	10.39	10.39	0.000		
[o] 5	2.136	0.9521	0.9521	10.38	0.000	
[o] 6	2.173	1.034	1.034	10.39	0.9294	0.000
[o] 7	2.059	0.7634	0.7634	10.36	0.6149	0.7349
[o] 8	2.064	0.7776	0.7776	10.37	0.6325	0.7496
[o] 9	1.226	2.717	2.717	10.64	2.463	2.495
[o] 10	10.41	10.69	10.63	20.85	10.62	10.63
[o] 11	1.025	2.632	2.412	10.61	2.513	2.403
[o] 12	1.071	2.650	2.432	10.62	2.389	2.626
[o] 13	0.8249	2.561	2.334	10.60	2.290	2.325
[o] 14	0.8573	2.571	2.345	10.60	2.301	2.336
[o]	1	2	3	4	5	6

[o] 70.000

[o] 8	0.2764	0.000				
[o] 9	2.396	2.401	0.000			
[o] 10	10.61	10.61	10.43	0.000		
[o] 11	2.300	2.304	1.201	10.40	0.000	
[o] 12	2.320	2.325	1.240	10.41	1.042	0.000
[o] 13	2.230	2.223	1.036	10.39	0.7874	0.8461
[o] 14	2.230	2.257	1.062	10.39	0.8212	0.8777
[o]	7	8	9	10	11	12

[o] 13 0.000

[o] 14 0.5516 0.000

[o] 13 14

[o] scale parameter taken as 1.000

[o]

[i] ? display Despliegue de los valores ajustados (según el modelo propuesto) y sus residuales.

[o] unit observed out of fitted residual

[o] 1	0	1	0.050	-0.229
[o] 2	0	1	0.050	-0.229
[o] 3	0	1	0.050	-0.229
[o] 4	0	1	0.050	-0.229
[o] 5	1	1	0.050	4.359
[o] 6	0	1	0.050	-0.229
[o] 7	0	1	0.050	-0.229
[o] 8	0	1	0.050	-0.229
[o] 9	0	1	0.050	-0.229
[o] 10	0	1	0.050	-0.229
[o] 11	0	1	0.050	-0.229
[o] 12	0	1	0.050	-0.229

[o]	13	0	1	0.050	-0.229
[o]	14	0	1	0.050	-0.229
[o]	15	0	1	0.050	-0.229
[o]	16	0	1	0.050	-0.229
[o]	17	0	1	0.050	-0.229
[o]	18	0	1	0.050	-0.229
[o]	19	0	1	0.050	-0.229
[o]	20	0	1	0.050	-0.229
[o]	21	0	2	0.200	-0.471
[o]	22	2	2	0.200	4.243
[o]	23	0	2	0.200	-0.471
[o]	24	0	2	0.200	-0.471
[o]	25	0	2	0.200	-0.471
[o]	26	0	2	0.200	-0.471
[o]	27	0	2	0.200	-0.471
[o]	28	0	2	0.200	-0.471
[o]	29	0	2	0.200	-0.471
[o]	30	0	2	0.200	-0.471
[o]	31	0	4	0.000	-0.019
[o]	32	0	4	0.000	-0.019
[o]	33	0	4	0.000	-0.019
[o]	34	0	4	0.000	-0.019
[o]	35	0	4	0.000	-0.019
[o]	36	0	4	0.000	-0.019
[o]	37	0	4	0.000	-0.019
[o]	38	0	4	0.000	-0.019
[o]	39	0	4	0.000	-0.019
[o]	40	0	4	0.000	-0.019
[o]	41	0	6	0.300	-0.562
[o]	42	2	6	0.300	3.184
[o]	43	0	6	0.300	-0.562
[o]	44	1	6	0.300	1.311
[o]	45	0	6	0.300	-0.562
[o]	46	0	6	0.300	-0.562
[o]	47	0	6	0.300	-0.562
[o]	48	0	6	0.300	-0.562
[o]	49	0	6	0.300	-0.562
[o]	50	0	6	0.300	-0.562
[o]	51	0	8	0.200	-0.453
[o]	52	0	8	0.200	-0.453
[o]	53	0	8	0.200	-0.453
[o]	54	2	8	0.200	4.076
[o]	55	0	8	0.200	-0.453
[o]	56	0	8	0.200	-0.453
[o]	57	0	8	0.200	-0.453

[o]	58	0	8	0.200	-0.453
[o]	59	0	8	0.200	-0.453
[o]	60	0	8	0.200	-0.453
[o]	61	4	16	5.700	-0.887
[o]	62	0	16	5.700	-2.976
[o]	63	5	16	5.700	-0.365
[o]	64	6	16	5.700	0.157
[o]	65	3	16	5.700	-1.410
[o]	66	10	16	5.700	2.245
[o]	67	11	16	5.700	2.767
[o]	68	2	16	5.700	-1.932
[o]	69	8	16	5.700	1.201
[o]	70	8	16	5.700	1.201
[o]	71	0	20	2.300	-1.612
[o]	72	1	20	2.300	-0.911
[o]	73	13	20	2.300	7.500
[o]	74	0	20	2.300	-1.612
[o]	75	0	20	2.300	-1.612
[o]	76	0	20	2.300	-1.612
[o]	77	0	20	2.300	-1.612
[o]	78	6	20	2.300	2.593
[o]	79	0	20	2.300	-1.612
[o]	80	3	20	2.300	0.491
[o]	81	0	1	0.100	-0.333
[o]	82	0	1	0.100	-0.333
[o]	83	0	1	0.100	-0.333
[o]	84	0	1	0.100	-0.333
[o]	85	0	1	0.100	-0.333
[o]	86	1	1	0.100	3.000
[o]	87	0	1	0.100	-0.333
[o]	88	0	1	0.100	-0.333
[o]	89	0	1	0.100	-0.333
[o]	90	0	1	0.100	-0.333
[o]	91	0	1	0.100	-0.333
[o]	92	1	1	0.100	3.000
[o]	93	0	1	0.100	-0.333
[o]	94	0	1	0.100	-0.333
[o]	95	0	1	0.100	-0.333
[o]	96	0	1	0.100	-0.333
[o]	97	0	1	0.100	-0.333
[o]	98	0	1	0.100	-0.333
[o]	99	0	1	0.100	-0.333
[o]	100	0	1	0.100	-0.333
[o]	101	0	2	0.300	-0.594
[o]	102	0	2	0.300	-0.594

[o]	103	0	2	0.300	-0.594
[o]	104	1	2	0.300	1.386
[o]	105	0	2	0.300	-0.594
[o]	106	0	2	0.300	-0.594
[o]	107	0	2	0.300	-0.594
[o]	108	0	2	0.300	-0.594
[o]	109	2	2	0.300	3.367
[o]	110	0	2	0.300	-0.594
[o]	111	0	4	0.300	-0.569
[o]	112	0	4	0.300	-0.569
[o]	113	0	4	0.300	-0.569
[o]	114	0	4	0.300	-0.569
[o]	115	0	4	0.300	-0.569
[o]	116	1	4	0.300	1.329
[o]	117	2	4	0.300	3.227
[o]	118	0	4	0.300	-0.569
[o]	119	0	4	0.300	-0.569
[o]	120	0	4	0.300	-0.569
[o]	121	0	6	0.800	-0.961
[o]	122	1	6	0.800	0.240
[o]	123	1	6	0.800	0.240
[o]	124	0	6	0.800	-0.961
[o]	125	0	6	0.800	-0.961
[o]	126	1	6	0.800	0.240
[o]	127	0	6	0.800	-0.961
[o]	128	1	6	0.800	0.240
[o]	129	3	6	0.800	2.642
[o]	130	1	6	0.800	0.240
[o]	131	0	8	1.600	-1.414
[o]	132	1	8	1.600	-0.530
[o]	133	2	8	1.600	0.354
[o]	134	6	8	1.600	3.889
[o]	135	1	8	1.600	-0.530
[o]	136	3	8	1.600	1.237
[o]	137	0	8	1.600	-1.414
[o]	138	1	8	1.600	-0.530
[o]	139	1	8	1.600	-0.530
[o]	140	1	8	1.600	-0.530
[o]	141	7	16	1.100	5.829
[o]	142	0	16	1.100	-1.087
[o]	143	1	16	1.100	-0.099
[o]	144	1	16	1.100	-0.099
[o]	145	0	16	1.100	-1.087
[o]	146	1	16	1.100	-0.099
[o]	147	0	16	1.100	-1.087

[o]	148	0	16	1.100	-1.087
[o]	149	1	16	1.100	-0.099
[o]	150	0	16	1.100	-1.087
[o]	151	1	20	0.800	0.228
[o]	152	0	20	0.800	-0.913
[o]	153	0	20	0.800	-0.913
[o]	154	0	20	0.800	-0.913
[o]	155	5	20	0.800	4.793
[o]	156	1	20	0.800	0.228
[o]	157	1	20	0.800	0.228
[o]	158	0	20	0.800	-0.913
[o]	159	0	20	0.800	-0.913
[o]	160	0	20	0.800	-0.913

[o]

[i] ? \$stop **Fin del análisis.**

#### **IV.- CALCULO DEL FACTOR DE CORRECCIÓN PARA LAS DENSIDADES DE HUEVOS PERDIDOS**

Se proponen los siguientes factores de corrección para el cálculo de las proporciones:

- 1.- Un factor por cada época (lluvia y sequía).
- 2.- A partir de los valores de huevos perdidos para las hembras ovipositoras, obtenidos en el experimento de adhesión, por cada época; obtener la fracción de huevos perdidos.
- 3.- Multiplicar esta fracción por los huevos no perdidos, eclosionados y parasitados.