

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO
PROGRAMA CENTROAMERICANO DE
MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA

**PARASITOIDES ASOCIADOS A INSECTOS CECIDÓGENOS EN
BOSQUES TROPICALES DE LA REPÚBLICA DE PANAMÁ**

MIGUEL RAFAEL PANIAGUA CIENFUEGOS

REPÚBLICA DE PANAMÁ

AGOSTO 2006

PARASITOIDES ASOCIADOS A INSECTOS CECIDÓGENOS EN
BOSQUES TROPICALES DE LA REPÚBLICA DE PANAMÁ

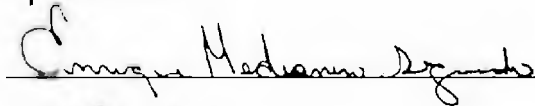
TESIS

Sometida para optar al título de Maestro en Ciencias con
especialización en Entomología Agrícola

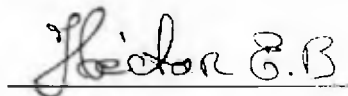
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

Permiso para su publicación y reproducción total o parcial, debe
ser obtenido en la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado

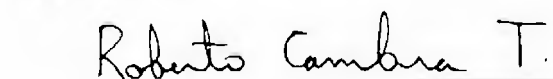
Aprobado:



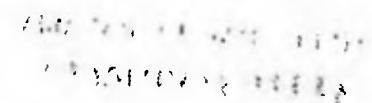
Asesor



Jurado



Jurado



ST

AGRADECIMIENTOS

Expreso mis más sinceros agradecimientos a las siguientes personas e instituciones que hicieron posible la culminación de mis estudios de postgrado.

- A mis asesores: Enrique Medianero, Héctor Barrios, Roberto Cambra y Paul Hanson. Por su oportuno, desinteresado e incondicional apoyo en la realización de la presente investigación y a mi desarrollo académico.
- Al Programa Regional del DAAD, por haber confiado en mi y haberme dado la posibilidad de completar un paso más en mi formación académica.
- Al Programa de estudio de diversidad del dosel del Smithsonian Tropical Research Institute (STRI), por haberme facilitado el transporte y el acceso a la grúa en el Parque Natural Metropolitano y el Área Protegida de San Lorenzo.
- Al Dr. Christer Hansson (Cell and Organism Biology, Lund University, Suecia) por la colaboración en la identificación y por el trabajo conjunto en la descripción de las nuevas especies de Entedoninae, sin cuya experiencia y disposición no habrían sido posibles.
- Al Dr. Owen T. Lewis (Zoology Department, Oxford University, Reino Unido) por las sugerencias y apoyo en el análisis y procesamiento de los datos de las redes tróficas, además de revisar parte del manuscrito de la tesis y hacer valiosas recomendaciones.
- A James Munro (University of California at Riverside, Estados Unidos) por la corroboración de la identificación de *Ablerus* sp (Aphelinidae: Azotinae).
- A la Dra. Gabriela Cataño Meneses (Departamento de Biología, UNAM, México) por las sugerencias en el análisis de los datos, la revisión del manuscrito de la tesis y la compañía durante las jornadas de muestreo.
- A mis profesores de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de El Salvador, en especial a Miguel Sermeño, Rafael Menjivar, Andrés Rivas, Mario Orellana y Mauricio Tejada, que desde el principio de mi formación profesional me animaron a seguir estudios de postgrado y siempre creyeron en mi.
- A mis ex - compañeros y amigos de la Facultad de Ciencias Agronómicas (UES) y del Colegio Salesiano Santa Cecilia, que de una u otra forma me han apoyado desde la distancia y han sabido hacer tiempo para platicar y compartir las experiencias vividas durante estos dos años.

- 7 MAY 2007

5281 OBSERVADO DEC autor

5281

DEDICATORIA

A mis padres y hermana:
Miguel Rafael Paniagua Castro,
Marta Araceli Cienfuegos de Paniagua y
Marta Guadalupe Paniagua Cienfuegos.

“Come forth into the light of things,
Let Nature be your teacher.”

William Wordsworth

The Tables Turned, st. 4 (1798)

“I never see these small, wonderful insects loved for
themselves... I have wooed, won and enjoyed these
worthy woodland spirits for their and Love's sweet
sakes. I herewith name them that others may know
what Grace and Beauty the woodland holds”

Alexandre Arsene Girault

Loves Wooed and Won in Australia (1923).

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
SUMMARY.....	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES.....	7
1. Biología de los parasitoides	7
2. Parasitoides de cecidógenos.....	8
a) Teorías sobre la ecología de los complejos de parasitoides asociados a insectos cecidógenos	11
b) Influencia de los parasitoides en el origen y diversificación de las agallas.....	15
3. Análisis cuantitativo de comunidades de parasitoides.....	17
MATERIALES Y MÉTODOS	20
1. Área de estudio	20
2. Sistema estudiado.....	22
3. Trabajo de campo	23
4. Determinación de nivel trófico.....	25
5. Identificación del material colectado.....	25
6. Tamaño de muestra y unidad de muestreo.....	27
7. Análisis estadísticos.....	28
a) Descripción de las comunidades de parasitoides	28
b) Redes tróficas cuantitativas	29

c) Especificidad de los parasitoides asociados a cecidógenos	31
d) Determinantes de la especificidad de los parasitoides.....	33
e) Características de los complejos de parasitoides	34
RESULTADOS.....	35
1. Composición de las comunidades de Cecidógenos y Parasitoides	35
2. Estructura de las comunidades	40
3. Especificidad de los parasitoides asociados a cecidógenos	43
a) Traslape en el uso de recursos.....	43
b) Factores determinantes de la especificidad.....	46
4. Características de los complejos de parasitoides.....	47
5. Nuevas especies y registros de hospederos de Entedoninae (Chalcidoidea: Eulophidae) asociados a cecidógenos en bosques tropicales de la República de Panamá.....	50
DISCUSIÓN	70
1. Implicaciones de la metodología de muestreo	70
2. Estructura de las comunidades	73
3. Determinantes de la especificidad.....	75
4. Estratificación vertical y horizontal de los parasitoides de cecidógenos.....	77
5. Características de los complejos de parasitoides.....	78
CONCLUSIONES	82
RECOMENDACIONES.....	84
BIBLIOGRAFÍA	85

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1 Red trófica cuantitativa de parasitoides asociados a cecidógenos en el dosel del PNM, densidad total de hospederos: 0.0034 m ⁻²	42
Fig. 2 Red trófica cuantitativa de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del PNM.....	42
Fig. 3 Red trófica cuantitativa de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del APSL.....	43
Fig. 4. Gráfico de traslape cuantitativo de parasitoides asociados a cecidógenos en el dosel del PNM. (La numeración de los vértices corresponde a los hospederos del Cuadro V)	44
Fig. 5. Gráfico de traslape cuantitativo de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del PNM. (La numeración de los vértices corresponde a los hospederos del Cuadro IV).....	44
Fig. 6 Gráfico de traslape cuantitativo de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del APSL. (La numeración de los vértices corresponde a los hospederos del cuadro VI).....	45
Fig. 7. Relación lineal entre el logaritmo de la densidad de cámaras viables colectadas y el logaritmo del tamaño del complejo de parasitoides ($R^2 = 0.512$).	49
Figura 8. Detalle del propodeum de <i>Ametallon</i> sp. nov. 1 a) surco transversal en el propodeum.	65
Figura 9. a) Detalle de la genitalia del macho de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 1 a) digitus.	66
Figura 10. Último tergito del gáster de la hembra de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 2	66
Figura 11. Phallobase y digitus de la genitalia del macho de <i>Chrysonotomyi</i> sp. nov. 2	66
Figura 12. Vertex de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 3 a) surcos en el vertex; b) borde agudo del área interescrobal.	67
Figura 13. Ala anterior de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 3 a) Speculum; b) celda radial.	67
Figura 14. Detalle de la genitalia del macho de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 4 a) digitus.	68
Figura 15. Antena de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 5.....	68
Figura 16. Ala anterior de <i>Chrysonotomyia</i> sp. nov. 5 a) setas de la vena submarginal; b) Speculum; c) vena post marginal.	69

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro I. VARIABLES CUALITATIVAS DE LAS CECIDIAS Y LOS HOSPEDEROS VEGETALES.....	25
Cuadro II. NÚMERO DE CÁMARAS VIABLES POR ESTRATO Y BOSQUE MUESTREADO	36
Cuadro III. COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PARASITOIDES ASOCIADOS A CECIDÓGENOS EN LOS SITIOS DE MUESTREO (S = número de especies).....	36
Cuadro IV. ASOCIACIONES DE HOSPEDEROS Y PARASITOIDES EN EL SOTOBOSQUE DEL PARQUE NATURAL METROPOLITANO.....	37
Cuadro V. ASOCIACIONES DE HOSPEDEROS Y PARASITOIDES EN EL DOSEL DEL PARQUE NATURAL METROPOLITANO.....	38
Cuadro VI. ASOCIACIONES DE HOSPEDEROS Y PARASITOIDES EN EL SOTOBOSQUE DEL ÁREA PROTEGIDA SAN LORENZO.	39
Cuadro VII. DIVERSIDAD Y EQUIDAD DE LOS CECIDÓGENOS Y PARASITOIDES DE LAS COMUNIDADES EN ESTUDIO.	40
Cuadro VIII. COMPARACIÓN DEL ÍNDICE DE DIVERSIDAD SHANNON PARA CECIDÓGENOS Y PARASITOIDES ENTRE EL SOTOBOSQUE DEL APSL Y EL SOTOBOSQUE Y DOSEL DEL PNM.....	40
Cuadro IX. ESTADÍSTICAS DE LAS REDES TRÓFICAS DE LAS COMUNIDADES EN ESTUDIO.....	41
Cuadro X. INFLUENCIA DE LOS RASGOS DE LAS CECIDIAS EN LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS COMPLEJOS DE PARASITOIDES.	48

ABREVIATURAS

APSL: Área Protegida San Lorenzo

d.a.p. : diámetro a la altura del pecho.

d_{ii}: Probabilidad de que las especies del complejo de parasitoides del hospedero “i” se desarrollen preferentemente dentro del mismo hospedero.

d_{ij}: Probabilidad de que las especies del complejo de parasitoides del hospedero “j” se desarrollen en el hospedero “i”.

H/P: Relación entre el número de hospederos (H) y parasitoides (P) dentro de una red trófica.

HE/MS/WM: relación entre la altura ocular (HE), espacio malar (MS) y amplitud del margen oral (WM).

Hp/P: Relación entre el número de hospederos con parasitoides (Hp) y el número de especies de parasitoides totales encontrados en una red trófica.

L: Vínculos tróficos, el número de asociaciones entre hospederos y parasitoides que se observan en una red trófica.

L/(HP): Conectancia realizada, la proporción de los vínculos tróficos observados en la red trófica con respecto al número máximo de vínculos para el número de hospederos y parasitoides que conforma una comunidad.

LW/LM/HW: Relación entre la longitud del ala anterior (LW), longitud de la vena marginal (LM) y la altura del ala (HW).

LUZM: Lund University Zoology Museum, Museo Zoológico de la Universidad de Lund, Suecia.

MEUP: Colección Entomológica del Programa de Maestría en Entomología, Universidad de Panamá.

MM/LG: Relación entre la longitud del mesotórax medida desde el collar pronotal hasta la inserción del pecíolo en el gáster (MM) y la longitud del gáster (LG).

PM/ST: Relación entre la longitud de la vena post marginal (PM) y la vena estigmal (ST).

PNM: Parque Natural Metropolitano

POL/OOL/POO: Relación entre la distancia entre ocelos posteriores (POL), distancia entre el ocelo posterior y el ojo compuesto (OOL) y la distancia entre el occipucio y el ocelo posterior (POO).

RA4: Randomization Algorithm 4, Algoritmo de aleatorización por el cual sólo los valores mayores que cero, dentro de las matrices de utilización de recurso, son sujetos a la aleatorización.

WH/WT: Relación entre la amplitud de la cabeza en vista dorsal (WH) y el ancho del tórax al nivel de la inserción de las alas (WT)

RESUMEN

Los complejos de parasitoides asociados a insectos cecidógenos fueron estudiados en el dosel y sotobosque del Parque Natural Metropolitano, en la vertiente Pacífica, y en el sotobosque del Área Protegida de San Lorenzo, en la vertiente Caribe de Panamá. Se construyeron redes tróficas cuantitativas para cada comunidad, siendo éste el primer trabajo cuantitativo de parasitoides asociados a comunidades de cecidógenos en el trópico, y la primera comparación entre redes tróficas del dosel y sotobosque. Se encontró un total de 34 especies de cecidógenos asociados a 28 plantas hospederas y 57 especies de parasitoides, en las tres comunidades. Las redes tróficas muestran una alta compartimentalización, principalmente en el dosel, sugiriendo que la probabilidad de interacción entre hospederos por parasitoides compartidos, es baja. Los complejos de parasitoides muestran un alto grado de especialización y una baja proporción de especies generalistas. Los resultados demuestran que los parasitoides generalistas responden a diferentes características de las cecidias, y están más asociados a otros parasitoides dentro del complejo, que a los mismos hospederos, sugiriendo una relación entre el generalismo y el hiperparasitismo. Las características de las cecidias y las plantas hospederas tienen poco efecto sobre los complejos de parasitoides, aunque la presencia de talamos múltiples y capas lignificadas influyen en la reducción del parasitismo y la exclusión de parasitoides generalistas. Tanto el parasitismo como la especificidad no dependen de la densidad o el tamaño de los complejos de parasitoides. El tamaño del complejo se relaciona con la densidad de los hospederos. Los parasitoides son más diversos en el sotobosque que en dosel, mostrando un patrón inverso al de los cecidógenos. Se describen seis especies nuevas de Entedoninae (Chalcidoidea: Eulophidae) y se registran 15 nuevas asociaciones con hospederos.

SUMMARY

Gall inducing insect - parasitoid communities were sampled in the understory and canopy of Parque Natural Metropolitano in the Pacific coast, and in the understory of Área Protegida San Lorenzo in the Caribbean coast of Panama. Quantitative host-parasitoid food webs were constructed for each community. This is the first study of gall inducing insect - parasitoid communities in the tropics and also the first comparison of quantitative food webs from the canopy and understory. Together, the three food webs contain 34 gall inducing species associated with 28 host plants and 57 parasitoid species. The three food webs shows relatively high compartmentalization, being higher in the canopy, suggesting a low probability of interaction between hosts mediated by shared parasitoids. Data from the quantitative parasitoid overlap graphs were used to test the level of host specificity. Both hosts and parasitoids show a high level of host specificity, and a small proportion of generalist species. A binary logistic regression was used to assess whether gall species sharing morphological traits or host plants were more likely to share parasitoid species. The results show that the three generalist parasitoids respond to different traits, and they are more associated with other parasitoids than to the galls themselves, suggesting a link between generalist behavior and hyperparasitism. The traits of the galls and host plants do not in general affect the characteristics of the associated parasitoid assemblages, although the presence of multiple thalami inside galls and a hard lignified layer are associated with reduction in host mortality due to parasitism and the exclusion of generalist parasitoids. Both parasitism and specificity level were density independent and species richness independent. The size of the parasitoid assemblages was positively host density dependent. Parasitoids are more diverse in the understory than in the canopy, showing a different pattern to the gall inducing insects. Six new species of Entedoninae (Chalcidoidea; Eulophidae) are described, and 15 new host associations are reported.

INTRODUCCIÓN

Los parasitoides son componentes principales de muchos ecosistemas terrestres (Godfray 1994), y representan una de las formas de vida de insectos más abundantes en la naturaleza, sólo superada por los fitófagos (Althoff 2003). Diversos grupos de artrópodos son atacados por un número variable de especies de parasitoides, siendo conocido tal conjunto de especies asociadas como “complejo de parasitoides” (Hassell y May 1986, Mill 1993). El número de especies que forman los complejos de parasitoides depende en gran medida del hábito alimenticio del hospedero (Hawkins y Lawton 1987, Hawkins 1988, 1990).

Los insectos cecidógenos forman uno de los hábitos alimenticios que presentan mayor riqueza de parasitoides asociados (Hawkins 1994). Con pocas excepciones (Askew 1980, Schönrogge y Crawley 2000), estos complejos de parasitoides han sido estudiados tomando en cuenta un número reducido de especies hospederas (Parnell 1963, 1964b, Force 1974, Cameron y Redfern 1978, Weis 1982, 1983, Soné 1986, Force y Moriarty 1988, Stilling y Rossi 1994, Faria y Ferreira 2003, Tokuda *et al.* 2004). Sin embargo, los hospederos (cecidógenos) y sus parasitoides se encuentran dentro de comunidades en donde se desarrollan redes de interacciones complejas (Wilson *et al.* 1996, Bonsall y Hassell 1998). El estudio de los mecanismos que afectan las interacciones y la estructura

de estas comunidades complejas, puede ser llevado a cabo mediante el análisis de los grupos de parasitoides asociados a hospederos biológica o ecológicamente similares (Dawah *et al.* 1995, Hawkins y Mill 1996). Para los insectos cecidógenos, como para los minadores, ésto se logra debido a que sus parasitoides rara vez atacan hospederos con otros hábitos alimenticios (Memmott y Godfray 1994).

El uso de redes tróficas cuantitativas de parasitoides permiten una mejor descripción de las comunidades al incluir las magnitudes de los vínculos tróficos (Memmott y Godfray 1994). Este tipo de redes tróficas han sido utilizadas para el estudio de comunidades de parasitoides asociadas a minadores (Memmott *et al.* 1994, Rott y Godfray 2000, Valladares *et al.* 2001, Lewis *et al.* 2002), áfidos (Müller *et al.* 1999) y Cynipidae inductores de agallas (Schönrogge y Crawley 2000).

El objetivo general de la presente investigación es analizar las interacciones entre las comunidades de insectos cecidógenos y sus complejos de parasitoides, así como sus variaciones dependiendo del bosque y estrato estudiado.

Con el estudio de estas comunidades se probaron las siguientes hipótesis:

1. *Especificidad del complejo de parasitoides.* Tschardtke (1992), sugiere que el grado de monofagia encontrado en el complejo de parasitoides de *Giraudiella* sp. (Diptera, Cecidomyiidae), puede deberse a la gran abundancia del cecidógeno y a la ausencia de plantas hospederas alternativas. Partiendo de esa explicación, se puede asumir que en los bosques tropicales con una gran diversidad de plantas hospederas y de cecidógenos, se observará un alto nivel de polifagia en los parasitoides. La polifagia resultaría del hecho que los parasitoides están asociados principalmente con el hábito

cecidógeno del hospedero. Si la preferencia hacia el hábito alimenticio del hospedero es el principal determinante de la especificidad de estas interacciones, se esperaría que las especies de los complejos de parasitoides sean relativamente generalistas. Este generalismo se vería reflejado en las estadísticas de las redes tróficas cuantitativas como una elevada conectancia realizada y bajo número de compartimentos.

2. *Determinantes de la composición del complejo de parasitoides.* La evidencia visual de las cecidias es el principal factor determinante del tamaño de complejo de parasitoides asociados a Cecidomyiidae inductores de cecidias (Hawkins y Gagné 1988). Se sugiere que algunos factores como los rasgos morfológicos de la cecidia (Price *et al.* 1987, Craig 1994, Plantard y Hochberg 1998), o la influencia química de la planta hospedera (Stilling y Rossi 1994), afectan la composición de los complejos de parasitoides asociados a cecidógenos. De acuerdo con estas teorías, se esperaría que los cecidógenos con características compartidas, tengan complejos de parasitoides similares. Esta similitud puede ser vista de dos formas: (i) cualitativamente, como el número de especies de parasitoides compartidas; (ii) cuantitativamente como la probabilidad de interactuar mediante parasitoides compartidos y la variación en las tasas de parasitismo de los parasitoides polífagos entre cecidias similares.

3. *Estratificación vertical de los complejos de parasitoides.* Existe una marcada estratificación horizontal (entre bosques) y vertical (dentro de los bosques) en cuanto a la composición de especies de cecidógenos (Medianero y Barrios 2001). De existir una fuerte asociación entre los parasitoides de cecidógenos y sus hospederos, la comunidad de parasitoides debería mostrar el mismo patrón de estratificación. En ambos casos, la

estratificación resultaría en una baja similitud en la composición de especies de parasitoides entre las comunidades estudiadas.

La prueba de estas hipótesis responde a los siguientes objetivos específicos: (i) Determinar el nivel de especificidad de la asociación de los parasitoides y los cecidógenos. (ii) Determinar los factores bióticos relacionados con la composición de los complejos de parasitoides asociados a insectos cecidógenos. (iii) Analizar el efecto del tipo de bosque y la estratificación vertical de los cecidógenos en las características de las redes tróficas. (iv) Contribuir al conocimiento de los grupos taxonómicos que constituyen los complejos de parasitoides asociados a cecidógenos, incluyendo descripciones de nuevas especies (Eulophidae: Entedoninae), nuevos registros de hospederos y datos biológicos. El presente trabajo constituye el primer análisis cuantitativo de las comunidades de parasitoides asociados a insectos cecidógenos en el neotrópico y la primera comparación de redes tróficas cuantitativas entre dosel y sotobosque.

ANTECEDENTES

1. Biología de los parasitoides

Los parasitoides son insectos cuyo estado inmaduro se alimenta exclusivamente en el cuerpo de otro artrópodo (hospedero), necesitando sólo un hospedero para completar su desarrollo. Se considera que los parasitoides son uno de los grupos más diversos de organismos y se estima constituyen cerca del 20 – 25% de los insectos descritos hasta la fecha (Godfray 1994).

Basados en aspectos de su historia natural, los parasitoides pueden ser separados en varios grupos: solitarios, gregarios, parasitoides primarios, hiperparasitoides facultativos, hiperparasitoides obligados y cleptoparasitoides. Para los fines del presente estudio los grupos considerados son: Parasitoides primarios; aquellos que sólo pueden alimentarse directamente del hospedero primario; hiperparasitoide facultativo, cuando son capaces de atacar indistintamente tanto al hospedero primario como a otro parasitoide (Godfray 1994). En el caso de parasitoides de hospederos endofíticos, Askew (1980) separa a los parasitoides en “específicos” cuando sólo se comportan como parasitoides primarios y “polífago” cuando son hiperparasitoides facultativos.

Askew (1975), propone que los parasitoides pueden ser agrupados en dos grades estrategias: idiobiontes y koinobiontes. Los idiobiontes matan o paralizan permanentemente a sus hospederos al momento del ataque, mientras que los koinobiontes dejan que sus hospederos continuen alimentandose y creciendo luego del ataque. Esta división se encuentra relacionada con el modo de alimentación de los parasitoides, siendo los idiobiontes en su mayoría ectoparasitoides y los koinobiontes endoparasitoides. Sin embargo, la separación de las estrategias de vida de los parasitoides no es absoluta, y en algunos casos se pueden observar estrategias intermedias (Godfray 1994).

2. Parasitoides de cecidógenos

Los insectos cecidógenos han sido utilizados como sistemas de estudio de las interacciones entre niveles tróficos y otros aspectos de la ecología de comunidades. Esto se debe principalmente a los siguientes factores: 1- Las agallas representan microhabitats discretos con comunidades de insectos relativamente cerradas y especializadas (Stone y Schönrogge 2003). 2- Los cecidógenos generalmente soportan más especies de parasitoides que fitófagos externos o endófagos no cecidogenos, pero menos que los minadores de hojas (Hawkins 1988). 3- Los parasitoides representan un factor de mortalidad importante para los cecidógenos (Price *et al.* 1987), con niveles de parasitismo entre 50 - 90% (Force 1974). 4- La alta tasa de mortalidad hacen de los complejos de parasitoides asociados a cecidógenos "comunidades potencialmente interactivas" (Weis

1982), en donde la competencia interespecífica puede jugar un papel importante como factor de organización (Force 1974, Hawkins y Goeden 1984).

Taxonomicamente los parasitoides de Cecidomyiidae inductores de agallas, pertenecen a las superfamilias Chalcidoidea, Platygastroidea e Ichneumonoidea. Dentro de Chalcidoidea, las familias registradas son: Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae y Eupelmidae. En Platygastroidea la familia Platygastriidae, subfamilia Platygastriinae. Mientras que en la familia Braconidae, la subfamilia Doryctinae, es reportada para Ichneumonoidea (Askew 1980, Gagné 1994).

El parasitismo de cecidógenos se presenta en mayor medida en especies de las subfamilias Entedoninae y Tetrastichinae de Eulophidae. Con respecto a Entedoninae, Hansson (2004) definió el grupo de géneros cercanos a *Omphale* con base a aspectos morfológicos y sugiere que la asociación de estas especies como parasitoides de cecidógenos es un rasgo que define el grupo, aunque debe ser usado con precaución. Dentro del grupo *Omphale* se encuentran los géneros *Ametallon* Ashmead, *Chrysonotomyia* Ashmead, *Dinopteridion* Hansson, *Driopteron* Hansson, *Eprhopalotus* Girault, *Omphale* Haliday, *Perditorolus* Hansson, *Tropicharis* Hansson. Otros géneros de Entedoninae parasitoides de cecidógenos son *Astichomyia* Girault (Hansson 2002) y *Klyngon* Hansson (Hansson 2005).

La subfamilia Tetrastichinae no cuenta, hasta el momento, con una revisión genérica y su biología es poco conocida en la región Neotropical. Sin embargo existen registros de especies asociadas a cecidógenos en otras regiones, principalmente *Aprostocetus* Westwood; sobre *Procontarinia* en Mango (Boucek 1986), y sobre

Giraudiella inclusa en *Phragmites australis* (Tscharntke 1994); *Galeopsomyia* Girault sobre *Asphondylia* en *Atriplex* (Hawkins y Goeden 1984) y sobre *Asphondylia* en *Borrchia frutescens* e *Iva* spp (Stilling y Rossi 1994); *Tetrastichus* Walker sobre *Asphondylia* en *Atriplex* (Hawkins y Goeden 1984), y sobre *Rhopalomyia californica* en *Bacharis pilularis* (Force 1974).

En Pteromalidae el parasitismo de cecidógenos se reporta para las subfamilias Pteromalinae y Coelocybinae. Dentro de Pteromalinae los géneros *Lycus* Walker (= *Zatropis*) sobre *Rhopalomyia* sp en *Bacharis pilularis* (Force 1974), *Pseudocatolaccus* Massi sobre *Asphondylia* sp. en *Atriplex* (Hawkins y Goeden 1984), *Mangistrus* Boucek sobre *Procontarinia* en Mango (Boucek 1986), especies de *Mesopolobus* Westwood y *Spaniopus* Walker sobre *Giraudiella* en *Phragmites* (Tscharntke 1994). Para Coelocybinae se reportan las especies de *Cecidellis* Hanson (Heydon y Hanson 2005) asociadas a agallas en el neotrópico.

Eurytomidae presenta los géneros *Sycophila* Walker (Tscharntke 1992), *Eurytoma* Illiger (Tscharntke 1992, Hawkins y Goeden 1984), *Tenuipetiolus* Bugbee y *Rileya* Ashmead (Hawkins y Goeden 1984, Stilling y Rossi 1994). Dentro de Eupelmidae (Eupelminae) se tienen a *Eupelmus* Dalman (Force 1974) y *Brasema* Cameron (Gibson 1995). En Torymidae se cuenta con el género *Torymus* Dalman (Force 1974, Hawkins y Goeden 1984, Tscharntke 1992, Stilling y Rossi 1994) y *Mangostigmus* Boucek (Boucek 1986).

En Platygastroidea el parasitismo de cecidias está restringido al género *Platygaster* Latreille (Platygastridae: Platygastriinae) (Ehler 1974, Hawkins y Goeden

1984, Tscharrntke 1992). Dentro de Ichneumonoidea, se tienen los siguientes registros para Braconidae: *Bracon* Fabricius (Braconinae) (Tscharrntke 1992); *Opius* Wesmael (Opiinae), *Chelonus* Panzer (Cheloninae) (Hawkins y Goeden 1984) y *Allorhogas* Gahan (Doryctinae) (Marsh 1998).

a) Teorías sobre la ecología de los complejos de parasitoides asociados a insectos cecidógenos

Price (1984), propuso la hipótesis de la heterogeneidad de recursos. Esta hipótesis predice que la riqueza y la coexistencia de especies de parasitoides en una comunidad está determinada por la heterogeneidad, tanto de la distribución de los recursos como de la respuesta individual de cada especie, llevando a una explotación restringida y específica de un grupo de hospederos por cada especie. Tscharrntke (1992) sustenta esta hipótesis con los patrones de distribución de las especies de la comunidad de parasitoides asociados a *Giraudiella* sp. (Diptera; Cecidomyiidae). La heterogeneidad explica sólo parcialmente el cambio en la composición de especies de parasitoides de *Rhopalomyia* sp. observado por Force (1974), en áreas con alteraciones periódicas, donde la dominancia cambia a favor de las especies con mayor tasa reproductiva. La coexistencia de especies es atribuida por Tscharrntke (1992), a la evolución de especializaciones en la explotación de recursos en condiciones específicas. Force (1974) propone que la influencia de la competencia interespecífica es el factor que explica tanto la coexistencia, como la variación en la abundancia de las especies en diferentes condiciones. Briggs y Latta

(2000) sugieren que la coexistencia es más probable si existe un balance entre la capacidad de dispersión y la habilidad competitiva de los parasitoides dentro de las subpoblaciones de hospederos.

Price (1984), sugiere que la abundancia de hospederos afecta la diversidad de los parasitoides de una comunidad. Se asume que la gran disponibilidad de hospederos llevará a que la comunidad de parasitoides esté dominada por las especies con mayores ventajas competitivas, desplazando a las pobremente competitivas. Las expectativas de esta predicción no han sido apoyadas en otros estudios (Tschamtkke 1992; Force 1974; 1985; Hawkins y Goeden 1984; Stilling y Rossi 1994; Briggs y Latto 2000), los cuales están basados en comunidades asociadas a cecidógenos que presentan grandes abundancias en determinados períodos del año y, que sin embargo, poseen entre cinco y 14 especies de parasitoides asociadas.

Ehler (1992), propone que el impacto de la comunidad de parasitoides no depende solamente de la densidad de hospederos, sino que también del número de especies de parasitoides presentes. Este fenómeno es denominado "especie-dependencia". La "especie-dependencia" sugiere que no todos los parasitoides de una comunidad responden a las variaciones de la densidad de los hospederos y por tanto las tasas de parasitismo no seguirán a las fluctuaciones poblacionales. Por otro lado, predice que entre mayor sea el número de especies de parasitoides presentes en una fracción de la población de hospederos, el parasitismo será mayor. La respuesta denso-dependiente ha sido encontrada por Cameron y Redfern (1978) en los parasitoides de *Taxomyia* sp. (Cecidomyiidae) y por Force (1974) para uno de los parasitoides de *Rhopalomyia* sp.

(Cecidomyiidae). La densidad de los hospederos parece no afectar al resto de los parasitoides de *Rhopalomyia* (Force 1974), así como a los parasitoides de *Asteromyia carbonifera* (Weis 1982) y *Asphondylia* (Marchosky y Graig 2004).

Basado en el estudio de características biológicas de las especies de parasitoides asociadas a *Rhopalomyia* sp (Diptera: Cecidomyiidae), Force (1974) concluye que la competencia interespecífica es el factor más importante de la estructura y dinámica de las comunidades de parasitoides. Partiendo de esa aseveración, Ehler (1992) propone que la estructura de las comunidades de enemigos naturales, es afectada por factores "extrínsecos" e "intrínsecos". Los factores extrínsecos, son aquellos originados fuera de la comunidad de parasitoides (ambiente, diversidad de plantas hospederas, abundancia de hospederos primarios), mientras que dentro de los intrínsecos se ubican las diversas interacciones dentro de la comunidad de parasitoides. Estas interacciones son separadas por Briggs y Latto (2001) en tres grupos: (i) entre adultos de una especie e inmaduros de otra; (ii) competencia larval; (iii) Hiperparasitismo facultativo. Los tres grupos definidos se enmarcan dentro del concepto de "depredación intragremial" (Polis *et al.* 1989), siendo definido como el fenómeno en que dos especies que comparten un recurso (hospedero) y por tanto compiten por su utilización, se ven involucradas en relaciones tróficas entre si. La influencia de la competencia en las comunidades de parasitoides es apoyada por los estudios de Hawkins y Goeden (1984) y Hawkins (1990).

Askew (1980), plantea que la densidad de hospederos en diferentes tipos de vegetación afecta de manera diferencial a los parasitoides especialistas y a los generalistas. Esta hipótesis predice que una baja abundancia de herbívoros, llevará a una

menor oportunidad de repartición de recursos y a un aumento en la competencia interespecífica. La probabilidad de repartición de los recursos lleva implícito que la competencia afectará principalmente a los parasitoides generalistas. Asumiendo que los parasitoides idiobiontes tienden a ser generalistas, Hawkins *et al.* (1990), predicen que la competencia interespecífica será especialmente importante dentro de las comunidades centradas en hospederos endofíticos, donde los parasitoides idiobiontes son dominantes. Soné (1986) explica la estructura de la comunidad de parasitoides asociados a *Thecodiposis*, basado en los supuestos de esta hipótesis.

Hawkins y Goeden (1984), sugieren que el traslape de hospederos entre parasitoides representan un patrón de repartición de los recursos. Esta hipótesis predice que algunos grupos de parasitoides pueden haberse especializado en hospederos continuamente disponibles, mientras que otros se comportan como generalistas sobre hospederos efímeros, teniendo como objetivo aumentar las probabilidades de reproducción.

Se sugiere que en los hospederos endofíticos, los complejos de parasitoides son dominados por especies idiobiontes, generalistas y polífagas (Askew 1980, Hawkins y Goeden 1984, Askew y Shaw 1986, Soné 1986, Hawkins *et al.* 1990). Además, asumiendo que la composición del complejo de parasitoides depende de cual es la última especie que oviposita en el hospedero, se considera que la “polifagia” es una ventaja competitiva (Hawkins y Goeden 1984, Stilling y Rossi 1994). En general Askew (1980), propone que una comunidad puede mantener mayor número de especies “polífagas” que de “específicas”. Estas aseveraciones contrastan con los resultados de Cornell (1990) y

Tscharntke (1992), en donde las comunidades poseen una gran proporción de especialistas. El grado de monofagia en estas comunidades fue atribuido a una mayor eficiencia en el uso de los hospederos (Cornell 1990), y a una gran abundancia del hospedero primario y ausencia de hospederos alternativos (Tscharntke 1992). Por otra parte, en la comunidad de parasitoides asociados a *Rhopalomyia* sp., la dominancia entre los ectoparasitoides (*Torymus* spp.) y un endoparasitoide (*Platygaster* sp.), depende de las condiciones de la población de hospederos y de factores externos como la perturbación y las condiciones climáticas (Force 1974).

b) Influencia de los parasitoides en el origen y diversificación de las agallas.

Existen diversas hipótesis acerca del origen de la formación de agallas, en las cuales se plantea el valor adaptativo de la cecidogenesis como medio de escape a presiones externas, como el medio ambiente y enemigos naturales, o internos, como las defensas de la planta hospedera y deficiencias nutricionales (Price *et al.* 1987, Stone y Schönrogge 2003). Dentro de estas hipótesis, la que se refiere a los enemigos naturales, sugiere que la inducción de agallas surge como respuesta de los herbívoros al ataque de enemigos naturales, y predice que los insectos cecidógenos sufrirán una menor mortalidad por efectos de parasitoides, depredadores y patógenos, que aquellos grupos taxonómicamente relacionados que no son cecidogenos (Hawkins 1988, Stone y 2003).

Sin embargo, los cecidógenos poseen complejos de parasitoides más diversos que otros grupos de fitófagos, y presentan altos niveles de mortalidad (Hawkins y Gagné 1989). La segunda predicción de esta hipótesis es la importancia de la forma de las agallas en la protección contra el ataque de los parasitoides. Con respecto a esta predicción, en las comunidades de parasitoides asociadas a los Cecidomyiidae inductores de agallas en *Atriplex* sp., el efecto de la morfología y estructura de las agallas no afecta el patrón de utilización de los hospederos por parte de los parasitoides, careciendo de un valor adaptativo (Hawkins y Goeden 1984). En este sistema, al menos dos parasitoides de la familia Eurytomidae, atacan indistintamente agallas con rasgos morfológicos diferentes (Price *et al.* 1987).

Hawkins y Gagné (1989), estudiando el patrón general de parasitismo en Cecidomyiidae, concluyen que para ese grupo, la presión ejercida por los parasitoides no es responsable por la presencia del hábito cecidógeno. Por el contrario, Hawkins (1988), considera que los insectos cecidógenos presentan un mayor riesgo de ser parasitados que aquellos con otros hábitos alimenticios. La presión por los enemigos naturales, puede afectar de manera diferencial a los diversos grupos taxonómicos que han desarrollado la inducción de agallas (ver Price y Pschorn-Walcher 1988).

3. Análisis cuantitativo de comunidades de parasitoides

La comprensión de la diversidad de insectos en el trópico es uno de los mayores retos de la ecología (Lewis *et al.* 2002). A pesar del aumento en el número de inventarios de especies, aún es poco lo que se sabe de los procesos a nivel de comunidad que están relacionados con el mantenimiento de tal diversidad (Godfray *et al.* 1999). El uso de redes tróficas permiten el estudio de los factores y atributos, a nivel de comunidades, que intervienen en la estructura y composición de los sistemas naturales, y la variación de los sistemas entre habitats (Lewis *et al.* 2002). Una red trófica está definida como la descripción del patrón de flujo de energía y recursos mediante relaciones tróficas entre especies o grupos de especies interactuando dentro de una comunidad (Cohen *et al.* 1993, Rott y Godfray 2000, Schönrogge y Crawley 2000).

Las redes tróficas pueden ser separadas de acuerdo a la manera en que son representados los vínculos tróficos entre especies involucradas, teniendo así redes binarias, semi-cuantitativas y cuantitativas. Las redes binarias o de conectancia, se basan en la ausencia y presencia de interacciones. Las redes semi-cuantitativas, incluyen el número relativo de las diferentes especies asociadas. Las redes cuantitativas, incorporan la abundancia relativa de los distintos niveles y de las interacciones, expresadas en las mismas unidades (Memmott y Godfray 1994). Con ésto, las asociaciones numéricamente importantes y frecuentes, pueden ser separadas de aquellas ocasionales, proporcionando una apreciación más robusta de la estructura de la comunidad (Lewis *et al.* 2002).

Teóricamente, las redes tróficas deben incluir la información de todas las interacciones tróficas entre las especies de una comunidad, lo que resulta poco práctico para la mayoría de los sistemas tropicales (Lewis *et al.* 2002). Como alternativa, Memmott y Godfray (1994), proponen la restricción de estos estudios alrededor de grupos de especies bien delimitados, proponiendo como ejemplo las redes tróficas de parasitoides, es decir, al subgrupo de la red trófica que incluye a los parasitoides y sus hospederos.

Los gremios de insectos herbívoros y sus parasitoides asociados, son adecuados para este tipo de estudios, tomando en cuenta que las relaciones tróficas entre ellos son relativamente simples y fácilmente establecidas y cuantificables (Rott y Godfray 2000).

La construcción de redes de parasitoides requiere que todos los posibles hospederos de un gremio de parasitoides sean incluidos. Esto es relativamente simple en el caso de minadores y cecidógenos, donde los parasitoides rara vez atacan insectos en otros nichos alimenticios (Memmott y Godfray 1994).

Las redes tróficas de parasitoides han sido utilizadas en comunidades tropicales de insectos minadores (Memmott, Godfray y Gauld 1994; Lewis *et al.* 2002), y comunidades de zonas templadas de áfidos (Muller *et al.* 1999), minadores (Rott y Godfray 2000; Valladares *et al.* 2001) y cecidógenos (Schönrogge y Crawley 2000). Los estudios antes mencionados se han centrado en los siguientes aspectos de la ecología de comunidades:

- 1) Los factores que influyen en el número de especies relacionadas tróficamente dentro de una comunidad y la fracción de las posibles asociaciones que son llevadas a cabo.
- 2) La existencia de subgrupos de especies aisladas o debilmente relacionadas dentro la red

trófica. 3) El potencial de interacciones indirectas entre fitófagos que comparten parasitoides. 4) La variación temporal de la estructura de las redes tróficas. 5) El impacto de las invasiones biológicas a escala de comunidad. 6) Los factores que influyen en el parasitismo, el número de especies de parasitoides por hospedero y el rango de hospederos de los parasitoides.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El estudio se realizó en dos bosques de la República de Panamá, con una separación de 80 km entre sí y un marcado gradiente de precipitación. Tales condiciones dan como resultado cambios en la composición vegetal de los bosques (Basset *et al.* 2003). Las plantas estudiadas corresponden al dosel y sotobosque del perímetro cubierto por las dos grúas de acceso al dosel instaladas por el Smithsonian Tropical Research Institute (STRI) en el Parque Natural Metropolitano (PNM) en la vertiente del Pacífico y el Área Protegida de San Lorenzo (APSL) en la vertiente del Caribe.

El Parque Natural Metropolitano (PNM) se ubica en la Provincia de Panamá (8°58'N, 79°35'O, 50 m s.n.m). Cuenta con un área de 265 ha y está caracterizado como un Bosque Seco Tropical Semicaducifolio, con una época seca que comprende de diciembre a abril. La precipitación anual promedio es de 1740 mm y la temperatura promedio anual de 28°C. En este sitio la grúa tiene acceso a 0.85 ha de bosque, dentro de una parcela de 1 ha dedicada a la investigación, donde se han registrado 316 árboles (diámetro a la altura del pecho d.a.p > 10cm). Los árboles tienen una altura dentro del

rango de 30 a 40 metros y presentan una densidad de área basal de 26 m²/ha. Las especies dominantes son *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) y *Luehea seemanii* (Tiliaceae) y se han identificado más de 60 especies de árboles y lianas (Basset *et al.* 2003). Otros árboles presentes son: *Cordia alliodora* (Boraginaceae), *Ficus insipida* (Moraceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae), *Cecropia* sp. (Moraceae), *Phoebe cinnamomifolia* (Lauraceae), *Castilla elastica* (Moraceae), *Chrysophyllum cainito* (Sapotaceae), *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) Entre las especies de lianas se han identificado: *Vitis vitifoliae* (Vitaceae), *Mikania leiostachya* (Asteraceae), *Amphilophium paniculatum* (Bignoniaceae), *Combretum fruticosum* (Combretaceae), *Gouania lupuloides* (Rhamnaceae), *Serjania mexicana* (Sapindaceae), *Machaerium milleflorum* (Fabaceae). En el sotobosque se encuentran arbustos y plántulas de: *Serjania mexicana* (Sapindaceae), *Phryganocydia corymbosa* (Boraginaceae), *Cydista* sp (Bignoniaceae), *Castilla elastica* (Moraceae). Los valores estimados de diversidad de insectos cecidógenos para esta localidad son $\alpha = 6.11$ y 16 morfoespecies para el sotobosque y $\alpha = 8.19$ y 31 morfoespecies en el dosel, reportándose promedio de 6.67 +/- 1.32 morfoespecies de cecidias por colecta en el dosel y 3.48 +/- 1 para el sotobosque (Medianero *et al.* 2003)

El Área Protegida San Lorenzo (APSL), está ubicada en la Provincia de Colón (9°17'N, 79°58'O, 125 m s.n.m). Es considerado un Bosque Tropical Perennifolio, con una precipitación promedio de 3400 mm y 27°C de temperatura anual promedio. En esta localidad la grúa tiene acceso a 0.92 ha de bosque dentro de una parcela de seis hectareas destinadas a la investigación, donde se han registrado más de 240 especies de árboles y lianas, y 22,400 individuos con d.a.p > 1cm. El bosque tiene una densidad de 3,338 tallos (d.a.p. > 1cm)/ha y una densidad de área basal de 32m²/ha. La altura de los árboles es de

45 m, y el dosel está dominado por *Brosimum utile* (Moraceae) (Basset *et al.* 2003). Otras especies identificadas en el dosel son: *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Guatteria dumetorum* (Annonaceae), *Tabernaemontana arborea* (Apocynaceae), *Jacaranda* sp. (Bignoniaceae), *Cordia bicolor* (Boraginaceae), *Protium panamense* (Burseraceae), *Clusia* sp. (Clusiaceae), *Tovomita* sp. (Clusiaceae), *Pera arborea* (Euphorbiaceae), *Lonchocarpus* sp. (Fabaceae), *Inga pezizifera*, *Inga cocloensis* (Fabaceae), *Pouruma bicolor*, *Poulsenia armata*, *Ficus nymphaefolia* (Moraceae). En el sotobosque: *Philodendron* (Araceae), *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), *Tovomita stylosa* (Clusiaceae), *Lacistema aggregatum* (Lacistemataceae), *Smilax panamensis* (Smilacaceae), *Psychotria* sp. (Rubiaceae), *Inga cocloensi* (Fabaceae), *Marila laxiflora*, *Dolichocharpus* sp., *Miconia* sp. (Melastomataceae). De acuerdo con Medianero *et al.* (2003), la diversidad de cecidógenos en esta localidad es de $\alpha = 6.45$ en el sotobosque con 37 morfoespecies y $\alpha = 8.53$ y 20 morfoespecies en el dosel, el promedio de cecidias por colecta fue de 17.35 ± 1.39 en el dosel y 4.38 ± 1.27 en el sotobosque.

2. Sistema estudiado

El trabajo se enfocó en los complejos de parasitoides asociados a cecidias (principalmente de Cecidomyiidae) por las siguientes razones: 1) Las cecidias representan microhabitats discretos que son atacados por complejos de parasitoides que poseen comportamiento de búsqueda o rasgos morfológicos especializados que les permiten

alcanzar a sus hospederos (Stone y Schönrogge 2003). En el caso de la familia Cecidomyiidae, las especies de hábitos cecidógenos presentan un mayor número de parasitoides que las especies de hábitos fitófagos externos (Hawkins 1994). 2) Los Cecidomyiidae son los responsables de la mayoría de cecidias en el Neotrópico (Gagné 1994) y representan el 94% de los cecidógenos previamente colectados en las áreas de estudio (Medianero y Barrios 2001). 3) Las cecidias inducidas por insectos en plantas, son estructuras compuestas de tejido vegetal que les sirven de refugio y sitio de alimentación (Price *et al.* 1987). A pesar de estar constituidas por tejidos vegetales de los hospederos, el desarrollo de las cecidias está determinado en gran medida por el genoma del cecidógeno, y su morfología representa el fenotipo extendido de los cecidógenos (Stone y Cook 1998). Por tanto, la separación de morfoespecies de cecidógenos se puede llevar a cabo con la combinación de la morfología externa de las cecidias y la especie de planta atacada.

3. Trabajo de campo

La colecta de cecidias se llevó a cabo sobre plantas identificadas previamente por Medianero y Barrios (2001) como hospederas de cecidógenos para ambos bosques, y también se incluyeron especies de plantas y cecidógenos que no habían sido registrados.

En el PNM se realizaron 38 muestreos semanales durante el periodo comprendido de agosto de 2005 a junio de 2006 en ambos estratos. Las colectas en el sotobosque se realizaron en un área de 0.4 ha dentro del perímetro de la grúa.

En el APSL se efectuaron 18 muestreos, de enero 2006 a junio 2006, restringiéndose al sotobosque debido a los daños en el sistema de la grúa que impidieron el acceso al dosel. Las colectas se llevaron a cabo en una parcela de 0.37 ha dentro de las seis hectareas dedicadas a la investigación en la que se encuentra la grúa. Los datos complementarios sobre el dosel del APSL, provienen de las colectas realizadas previamente por Medianero (1999).

Con la finalidad de obtener la mejor representación de la comunidad de parasitoides asociada, se colectó la mayor cantidad de cecidias individuales para cada cecidógeno (Godfray 1994, Hawkins 1994). Los órganos afectados fueron colocados en bolsas plásticas, de acuerdo a la metodología propuesta por Gagné (1994), y revisadas cada dos días por un período mínimo de un mes. Los parasitoides o cecidógenos emergidos fueron colocados en viales con etanol 70% y etiquetados.

Para cada especie de cecidógeno se tomaron los siguientes datos: *Localidad*, bosque, estrato. *Características de la cecidia*: morfología externa, número de talamos, órgano afectado. *Planta hospedera*: familia, especie, hábito de crecimiento. La clasificación de estas características se presenta en el Cuadro I. *Complejo de parasitoides*: especies de parasitoides recuperados, número de individuos recuperados (cecidógenos y parasitoides).

Cuadro I. VARIABLES CUALITATIVAS DE LAS CECIDIAS Y LOS HOSPEDEROS VEGETALES.

Características morfológicas de las cecidias					
I. Forma	1 Lenticelar	2 Globular	3 Cilíndrica	4 Cónica	5 Difusa
II. Cámaras	1 Monotalámica	2 Multitalámica			
III. Cubierta lignificada	1 Sí	2 No			
Características de hospedero vegetal					
I. Especie					
II. Familia					
III. Órgano afectado	1 Tejido vegetativo (a)	2 Tejido reproductivo (b)	3 Hojas		
IV. Hábito de crecimiento	1 Arbustivo (c)	2 Lianas (c)			

a) ramas y botones vegetativos. b) flores y botones florales. c) incluyen plántulas.

4. Determinación de nivel trófico

Se realizaron disecciones detalladas en 1 a 5% de las cecidias colectadas por cada cecidógeno (dependiendo de su abundancia), con el propósito de: 1) Discriminar entre los cecidógenos y su comunidad de parasitoides, de otros fitófagos presentes en el tejido de las cecidias y los parasitoides de éstos; 2) Conocer el hábito de parasitoidismo (koinobiosis o idiobiosis, endoparasitismo o exoparasitismo) y 3) Separar los parasitoides primarios de los hiperparasitoides.

5. Identificación del material colectado

Los cecidógenos fueron separados a nivel de morfoespecie con la combinación de la planta hospedero y la morfología externa de la cecidia, de la misma manera en que han

sido separados por Gagné (1994). La separación a morfoespecies fue corroborada con los cecidógenos adultos emergidos de cada cecidia, cuando éstos estuvieron disponibles.

Los insectos inmaduros provenientes de la disección de las cecidias, fueron identificados a orden y familia con las claves de Stehr (1987). Los inmaduros de Hymenoptera fueron separados hasta familia y subfamilia, utilizando las claves y descripciones de Short (1952), Parnell (1963, 1964a y 1964b), Henneicke *et al* (1992), Dawah y Rothfritz (1996) y Llácer *et al.* (2005), además de asociarlas con las pupas encontradas en los tálamos de las cecidias.

Los parasitoides recuperados de las cecidias fueron separados en morfoespecies. Los Chalcidoidea fueron identificados hasta familia con la clave de Grissell y Schauff (1997). Para la identificación a nivel genérico y específico se utilizaron las claves y descripciones de Schauff *et al.* (1997) y Hansson (1998, 2004, 2005) para Entedoninae; Boucek (1993), Heydon (1994), Boucek y Heydon (1997) y Heydon y Hanson (2005) para Pteromalidae; DiGiulio (1997) para Eurytomidae; Grissell (1997) para Torymidae; Hayat (1983) y Woolley (1997) para Aphelinidae; y Gibson (1995 y 1997b) para Eupelmidae. Para la familia Braconidae se utilizaron las claves para subfamilias de Sharkey (1998) ,y de géneros de Doryctinae de Marsh (1998).

Los miembros de Tetrastichinae (Chalcidoidea: Eulophidae) y Platygastriidae (Hymenoptera: Platygastridae) fueron dejados a nivel de morfoespecie, debido a que no existen trabajos taxonómicos para los géneros del área neotropical.

Los especímenes que no pudieron ser identificados con las claves existentes o no coinciden con las descripciones, fueron enviados a los respectivos especialistas para su

corroboración; Christer Hansson (Lund Universitat, Suecia) para Entedoninae, y James Munro (University of California at Riverside) para Aphelinidae. Las especies de Eurytomidae, Pteromalidae (Pteromalinae), Eupelmidae y Torymidae, no pudieron ser identificadas debido a que no existen claves para las especies de la región y fueron separadas como morfoespecies. Las especies nuevas de Entedoninae son descritas, siguiendo la nomenclatura propuesta por Gibson (1997) y Hansson (2002, 2004).

6. Tamaño de muestra y unidad de muestreo

Se consideró como tamaño de muestra el número de morfoespecies de cecidógenos colectados dentro de cada parcela muestreada. La cantidad de morfoespecies encontradas fue variable, dependiendo de la riqueza y diversidad de especies en cada bosque y estrato.

La unidad de muestreo utilizada fue el número de tálamos (cámaras individuales dentro de las cecidias) colectados para cada cecidógeno. Este valor se estimó a partir del número de insectos adultos recuperados (cecidógenos + parasitoides + hiperparasitoides) del total de cecidias colectadas por cecidógeno. Esta relación se basa en observaciones directas, hechas durante la disección de las cecidias, que sugieren que por cada tálamo sólo emerge un insecto adulto, independientemente de su nivel trófico. Es decir, el parasitismo gregario es escaso y los hiperparasitoides facultativos son considerados dentro del mismo nivel trófico de los parasitoides (Force 1985). La cantidad de unidades

de muestreo varía dependiendo de la abundancia del cecidógeno en cada parcela muestreada. Con la utilización de los tálamos viables, se excluyen otros factores de mortalidad, tanto natural como inducida por el método de recuperación, o momento de colecta. Se prefirió el número de tálamos sobre el número de cecidias individuales por cecidógeno, debido a que las cecidias multitalámicas presentan variabilidad en cuanto al número de talamos. Esta variación podría llevar a errores en la estimación de la abundancia de los cecidógenos, como por ejemplo a subestimar la abundancia de cecidógenos en agallas multitalámicas con respecto a monotalámicas.

La variabilidad en el tamaño de muestra (especies de cecidógenos) y en el número de unidades de muestreo utilizadas (abundancia de cecidógenos), representan factores que influyen en la estructura y propiedades de las redes tróficas de las comunidades estudiadas (Lewis *et al* 2002).

7. Análisis estadísticos

a) Descripción de las comunidades de parasitoides

La abundancia de cecidógenos y parasitoides fue expresada en términos de densidad relativa (*número de individuos colectados / área de muestreo / tiempo de muestreo*). Esta estandarización permite realizar la comparación entre los sitios y estratos

eliminando el efecto de las diferencias en el área y período de colecta y permiten la construcción de las redes tróficas cuantitativas, al expresar los vínculos tróficos y la abundancia de especies en las mismas unidades (Godfray y Memmott 1994).

Se utilizó el índice de diversidad de Shannon (Magurran 1988) y de equidad E' de Camargo (Camargo 1993) para describir las comunidades de cecidógenos y parasitoides. El índice de Camargo fue seleccionado por ser independiente de la riqueza de especies, tener una mejor sensibilidad a rangos medios de equidad (Smith y Wilson 1996), y presentar un menor sesgo con tamaños de muestra relativamente pequeños (Payne *et al.* 2005). Las diferencias en la diversidad de las comunidades entre los sotobosques y estratos fueron calculadas usando la prueba de t modificada para el índice de Shannon (Hutcheson, 1970). La similitud en la composición de especies de cecidógenos y sus parasitoides entre estratos (dosel - sotobosque) y entre sotobosques (PNM - APSL) fue hecha con el índice de Jaccard cuantitativo (Chao *et al.* 2005). Este índice fue calculado utilizando el software SPADE v. 2.1 (Chao y Shen 2005), debido que posee opciones que se ajustan a la metodología de muestreo utilizada en el presente estudio.

b) Redes tróficas cuantitativas

Se construyeron redes tróficas cuantitativas para describir gráficamente la estructura de las comunidades de hospederos y parasitoides. Las redes tróficas muestran el resumen de las interacciones encontradas durante todo el período de estudio, sumando

la densidad absoluta de hospederos, parasitoides y vínculos tróficos. Las cecidias de las que no se logró recuperar parasitoides o cecidógenos, fueron descartadas para los análisis.

Se calcularon las estadísticas de las redes tróficas construidas. Las estadísticas utilizadas fueron: 1. Relación hospedero: parasitoide (H/P) 2. Conectancia realizada ($L/(HP)$), definida como la proporción de los vínculos tróficos (asociaciones hospedero -- parasitoide) observados en la comunidad, y el número máximo de vínculos tróficos que pueden llevarse a cabo entre el número de especies hospederas y parasitoides de una comunidad. Donde L= número total de vínculos tróficos en la red, H = Número de hospederos, P = número de parasitoides y HP = número máximo de vínculos posibles (Lewis *et al.* 2002).

Se midió el grado de compartimentalización de las redes tróficas, calculando el número y diversidad de las subredes independientes presentes dentro de cada red trófica construida. La compartimentalización se define como el grado en que una red trófica está constituida por grupos de hospederos y parasitoides que no interactúan, mediante hospederos o parasitoides compartidos, con otro grupo similar dentro de la red. La variabilidad en el tamaño de los compartimientos fue estimada con la medida de diversidad propuesta por Lewis *et al.* (2002), definida como: $\exp - (\sum_{i=1}^n p_i \ln p_i)$, que corresponde a la forma exponencial del índice de diversidad de Shannon.

c) Especificidad de los parasitoides asociados a cecidógenos

El grado de especificidad de los parasitoides fue determinado mediante el cálculo de las interacciones entre dos cecidógenos a través de todos los posibles parasitoides compartidos. La interacción (d_{ij}) representa la proporción de las especies de parasitoides atacando al cecidógeno i , que también se desarrollan en el cecidógeno j , tanto i como j pueden ser la misma especie (d_{ii}) (Müller *et al.* 1999). La magnitud de estas interacciones es definida como:

$$d_{ij} = \sum_k \left[\frac{\alpha_{ik}}{\sum_l \alpha_{il}} \frac{\alpha_{jk}}{\sum_m \alpha_{mk}} \right]$$

Donde α_{ik} es la densidad absoluta del vínculo trófico entre el hospedero i y el parasitoide k en la red trófica cuantitativa. El primer término dentro de los paréntesis representa la proporción de los parasitoides del hospedero i que pertenecen a la especie k y el segundo término es la proporción de parasitoides de la especie k que se desarrollan en el hospedero j . Entonces d_{ij} tiende a uno cuando la mayoría de especies de parasitoides atacando al hospedero i también atacan al hospedero j , y es cero cuando no se comparten parasitoides. El uso de esta fórmula se basa en los siguientes supuestos: 1) los parasitoides de cada especie se mueven aleatoriamente dentro de la comunidad, 2) no existen razas o biotipos asociadas a diferentes especies (Lewis *et al.* 2002), 3) todos los

parasitoides atacando a un hospedero deben haberse desarrollado dentro de la comunidad (Müller *et al.* 1999).

Los valores de d_{ii} se definen como la probabilidad de que los parasitoides presentes en el hospedero i se desarrollen preferentemente en este hospedero, y fueron utilizados como una medición de la especificidad de los complejos de parasitoides. En el caso de los parasitoides polífagos, la proporción del d_{ii} dentro de los complejos de parasitoides representa el grado de preferencia por cada hospedero.

El valor de d_{ij} fue calculado para todos los pares de cecidógenos presentes en las redes trófica estudiadas, incluyendo los d_{ii} . La probabilidad de interacción por parasitoides compartidos fue representada gráficamente por diagramas de traslape cuantitativo de parasitoides (Müller *et al.* 1999), donde los vértices representan los hospederos y su tamaño es proporcional a la densidad de parasitoides recuperados, el valor del d_{ii} es representado por el sombreado de cada vértice y el d_{ij} por las líneas de unión entre vértices. La asimetría de las líneas muestra la importancia proporcional de un hospedero como fuente de especies parasitoides.

La importancia de los parasitoides compartidos dentro de las comunidades fue evaluada comparado la suma de los valores de d_{ij} contra los de d_{ii} para cada cecidógeno dentro de la comunidad, utilizando la prueba de Wilcoxon para muestras relacionadas. Las interacciones mediante parasitoides compartidos dentro de cada comunidad son presentadas con diagramas de traslape cuantitativos (Müller *et al.* 1999), en donde cada vértice es una especie de cecidógeno y las líneas representan la asimetría y fuerza de las interacción entre los cecidógenos.

El traslape en el uso de recursos fue calculado con la medida simétrica propuesta por Pianka (1973):

$$O_{12} = O_{21} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{2i} p_{1i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (p_{2i}^2)(p_{1i}^2)}}$$

dónde p_{1i} y p_{2i} se refiere a la utilización de los recursos i por parte de las especies 1 y 2. La matriz de traslape de recurso fue comparada con un modelo nulo, para establecer si el traslape de las comunidades responde a un patrón especial o es aleatorio (Gotelli y Graves 1996). El modelo nulo fue generado y simulado con el software EcoSim 7.0 (Gotelli y Enstminger 2001), utilizando el algoritmo de aleatorización RA4 (Winemiller y Pianka 1990), que permite la retención de los valores “cero” y la amplitud en el uso de recursos, asumiendo que las interacciones hospedero – parasitoides observadas en campo corresponden al verdadero rango de hospederos de los parasitoides.

d) Determinantes de la especificidad de los parasitoides.

Para evaluar la importancia de las características de las cecidias en la especificidad de los complejos de parasitoides, todos los pares de cecidógenos fueron clasificados de acuerdo a la similitud de características morfológicas, plantas hospederas, hábito de crecimiento del hospedero y estrato del bosque. La probabilidad de que cecidias con características similares compartan parasitoides fue evaluada utilizando una regresión

logística binomial múltiple, tomando como respuesta binaria la presencia o ausencia de interacción indirecta ($d_{ij} > 0$) entre cada par de cecidógenos.

Los factores bióticos que afectan la presencia de las especies de parasitoides generalistas dentro de los complejos de parasitoides de cecidógenos, fueron analizados con una regresión logística binomial múltiple. Se utilizaron las características de las cecidias y plantas hospederas descritas en el cuadro 1 y la presencia de otros miembros de los complejos de parasitoides, agrupados a diferentes niveles taxonómicos: 1. Morfoespecies, 2. Subfamilias y 3. Familias.

e) Características de los complejos de parasitoides

Se evaluó el efecto de las variables cualitativas de las cecidias, el hospedero vegetal y el sitio (bosque y estrato) en las características de los complejos de parasitoides de cecidogenos, mediante pruebas de Kruskal-Wallis, y U de Mann-Whitney. Los factores observados en el complejo de parasitoides fueron: 1. Tasa de parasitismo, 2. Tamaño del complejo, 3. d_{ii} (especificidad del complejo). La relación entre estas características fue determinada con pruebas de asociación no paramétricas (R_{Spearman}) y análisis de regresión simple.

RESULTADOS

1. Composición de las comunidades de Cecidógenos y Parasitoides

Los resultados provienen de 1,590 cámaras viables, de las cuales 468 fueron cecidógenos y 1,122 parasitoides (Cuadro II). Emergieron especímenes de 57 morfoespecies de parasitoides, 25 en el sotobosque del PNM, 17 en el dosel del PNM y 22 en el sotobosque del APSL. Las cámaras corresponden a un total de 34 morfoespecies de cecidógenos asociados a 28 plantas hospederas, seis en el sotobosque del PNM, 14 en el dosel del PNM y 11 en el sotobosque del APSL. No se encontró diferencia significativa en la distribución de la densidad relativa de cámaras viables recuperadas por cecidógenos entre sotobosques ($U = 52.00$, $n = 21$, $p > 0.05$), pero si se encontraron diferencias significativas en la la distribución de las densidades entre el sotobosque y el dosel del PNM ($U = 29.50$, $n = 24$, $p < 0.05$). Los parasitoides encontrados pertenecen a las superfamilias Chalcidoidea, Platygastroidea e Ichneumonoidea (Cuadro III). Las asociaciones entre plantas hospederas, cecidógenos y parasitoides se presentan en los Cuadros IV - VI.

El sotobosque del APSL presentó una mayor diversidad de parasitoides y cecidógenos con respecto al sotobosque y dosel del PNM (Cuadro VII, VIII). Dentro del PNM, el dosel y el sotobosque difieren en la diversidad de cecidógenos ($t_{336} = 2.79$,

$p < 0.001$) y de parasitoides ($t_{326} = 3.927$, $p < 0.001$). Las comunidades de cecidógenos son más diversas en el dosel, mientras que la diversidad de parasitoides es mayor en el sotobosque (Cuadro VII).

La similitud entre las comunidades de cecidógenos encontrados en el sotobosque y dosel del PNM es $J_{\text{Chao}} = 0.0697$, ES (error estándar) = 0.1087; y no existe similitud entre la comunidad de cecidógenos de los sotobosques del PNM y APSL. Las comunidades de parasitoides del sotobosque y dosel del PNM tienen una similitud de $J_{\text{Chao}} = 0.0715$, ES = 0.0612; y en los sotobosques de $J_{\text{Chao}} = 0.1410$, ES = 0.0886.

Cuadro II. NÚMERO DE CÁMARAS VIABLES POR ESTRATO Y BOSQUE MUESTREADO

	PNM		APSL	TOTAL
	sotobosque	PNM dosel	sotobosque	
TOTAL	1102	272	216	1590
Cecidógenos	384	44	40	468
Parasitoides	718	228	176	1122
Parasitismo	0.65	0.84	0.81	0.7
Densidad	0.02755	0.0034	0.01167	0.04262

Cuadro III. COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PARASITOIDES ASOCIADOS A CECIDÓGENOS EN LOS SITIOS DE MUESTREO (S = número de especies).

	Sotobosque PNM		Dosel PNM		Sotobosque APSL	
	S	%	S	%	S	%
TOTAL	25	100.00	17	100.00	22	100.00
Chalcidoidea	20	80.00	17	100.00	16	72.73
Eulophidae	14	56.00	8	47.06	10	45.45
Entedoninae	8	32.00	4	23.53	5	22.73
Tetrastichinae	6	24.00	4	23.53	5	22.73
Pteromalidae	2	8.00	4	23.53	2	9.09
Pteromalinae	1	4.00	3	17.65	1	4.55
Coelocybinae	1	4.00	1	5.88	1	4.55
Eupelmidae	1	4.00	0	0.00	1	4.55
Eupelminae	1	4.00	0	0.00	1	4.55
Eurytomidae	3	12.00	2	11.76	3	13.64
Eurytominae	3	12.00	2	11.76	3	13.64
Torymidae	0	0.00	2	11.76	0	0.00
Toryminae	0	0.00	2	11.76	0	0.00
Aphelinidae	0	0.00	1	5.88	0	0.00
Azotinae	0	0.00	1	5.88	0	0.00
Platygastroidea	2	8.00	0	0.00	3	13.64
Platygastridae	2	8.00	0	0.00	3	13.64
Ichneumonoidea	3	12.00	0	0.00	3	13.64
Braconidae	3	12.00	0	0.00	3	13.64

Cuadro VII. DIVERSIDAD Y EQUIDAD DE LOS CECIDÓGENOS Y PARASITOIDES DE LAS COMUNIDADES EN ESTUDIO.

		Dosel PNM	Sotobosque PNM	Sotobosque APSL
H'	Cecidógenos	1.5620	1.3210	2.0110
	Parasitoides	2.0050	2.3380	2.5060
E (Camargo)	Cecidógenos	0.2757	0.2924	0.4874
	Parasitoides	0.3509	0.3105	0.4292

Cuadro VIII. COMPARACIÓN DEL ÍNDICE DE DIVERSIDAD SHANNON PARA CECIDÓGENOS Y PARASITOIDES ENTRE EL SOTOBOSQUE DEL APSL Y EL SOTOBOSQUE Y DOSEL DEL PNM.

		Sotobosque PNM	Dosel PNM
Sotobosque APSL	Cecidógenos	H't = 11.168 gl. 272, p<0.01	H't = 4.554 gl. 437, p<0.01
	Parasitoides	H't = 2.044 gl. 259, p<0.05	H't = 5.671 gl. 401, p<0.01

2. Estructura de las comunidades

Las redes tróficas cuantitativas para cada comunidad estudiada se muestran en las Figs. 1 – 3. La red trófica del sotobosque del PNM contiene 10 morfoespecies de cecidógenos de las cuales nueve presentaron parasitoides. El total de parasitoides emergidos fue de 25 especies con un total de 31 vínculos tróficos y una relación entre el número de hospedero y el número de especies de parasitoides (H:P) de 0.36. En el dosel del PNM se encontraron 14 morfoespecies de cecidógenos, con 17 especies de parasitoides y 17 vínculos tróficos y una relación H:P de 0.5294 hospederos por especie

de parasitoide. En el sotobosque del APSL la comunidad estudiada está formada por 11 morfoespecies de cecidógenos, 22 especies de parasitoides, que establecen un total de 30 vínculos tróficos y 0.4545 de relación de hospederos por especies de parasitoide (Cuadro VII).

La red trófica del sotobosque del PNM consiste en seis compartimientos aislados formados por entre dos y 19 especies de parasitoides y hospederos, el dosel del PNM presenta nueve compartimientos con dos a cinco especies de parasitoides y hospederos, mientras que en el sotobosque del APSL se encontraron cinco compartimientos con un rango de dos a 20 especies de cecidógenos y parasitoides. En las tres redes tróficas se observa que los valores de la diversidad de compartimientos son cercanos al número de compartimientos (Cuadro VII).

Cuadro IX. ESTADÍSTICAS DE LAS REDES TRÓFICAS DE LAS COMUNIDADES EN ESTUDIO.

	Dosel PNM	Sotobosque PNM	Sotobosque APSL
Número de especies hospederas (Hc)	14 0000	10 0000	11 0000
Número de especies hospederas con parasitoides (Hp)	9.0000	9 0000	10 0000
Número de especies de parasitoides (P)	17 0000	25 0000	22 0000
Número de asociaciones (L)	17.0000	31 0000	30 0000
Relación hospedero parasitoide (Hc/P)	0 8235	0 4000	0 5000
Relación hospedero parasitoide (Hp/P)	0.5294	0.3600	0 4545
Conectancia realizada (L/(HcxP))	0 1111	0 1378	0 1364
Tamaño del complejo de parasitoides (L/Hp)	1 89	3 44	3 00
Densidad de cámaras m ² mes ⁻¹	0 0034	0 0276	0 0117
Número de compartimientos	9 0000	6 0000	5 0000
Diversidad de compartimientos	8 4065	3.9472	3 2707

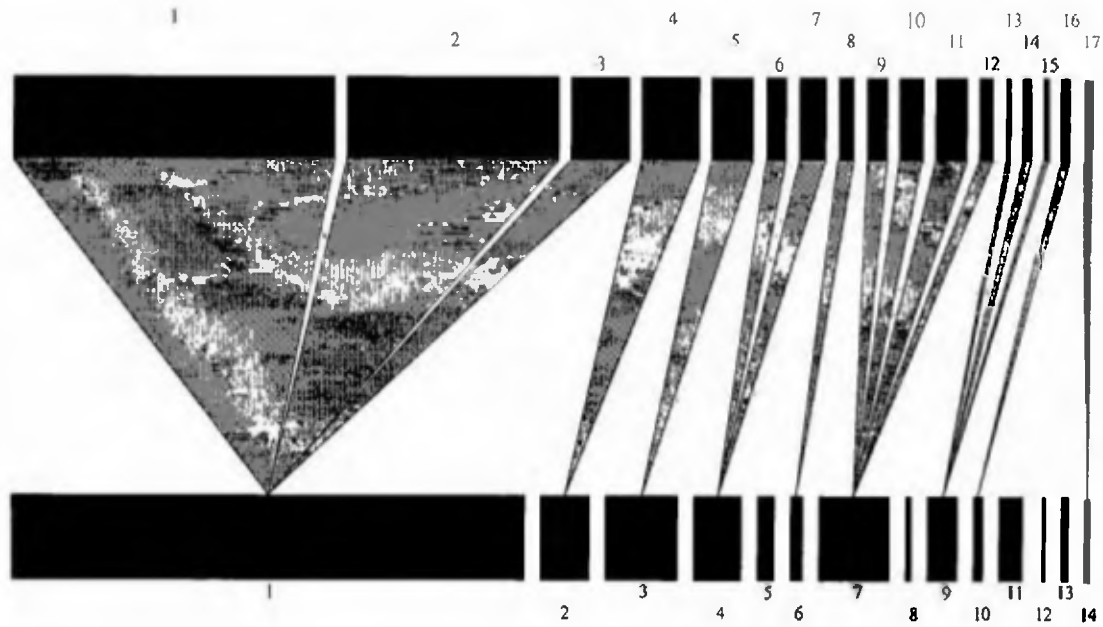


Fig. 1 Red trófica cuantitativa de parasitoides asociados a cecidógenos en el dosel del PNM, densidad total de hospederos: 0.0034 m^{-2} .¹

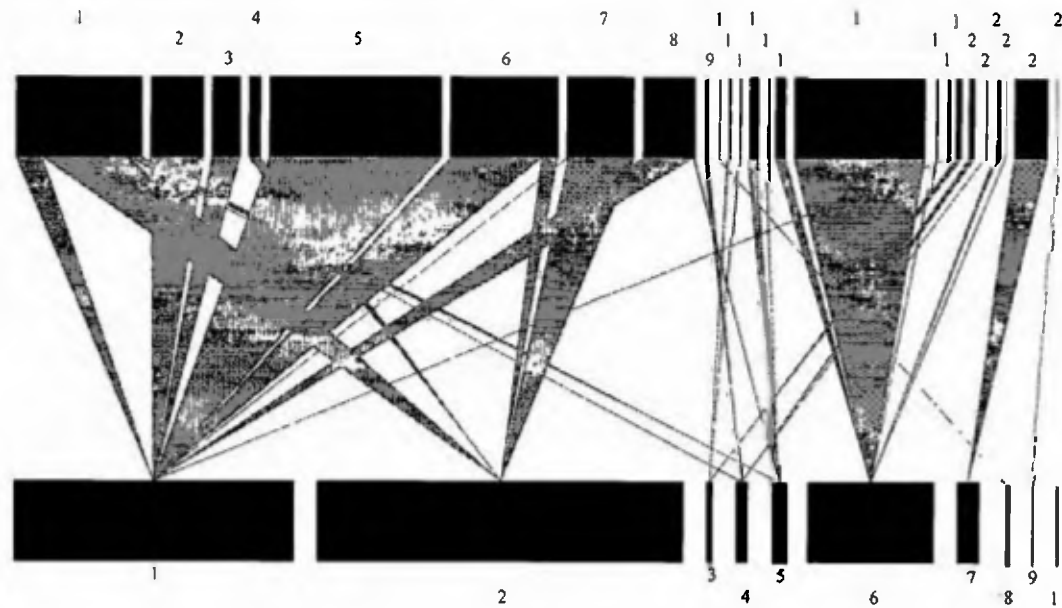


Fig. 2 Red trófica cuantitativa de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del PNM²

¹ La barra inferior indica la densidad relativa de los hospederos (0.0034 m^{-2}) y la barra superior la densidad relativa de los parasitoides (0.0028 m^{-2}), numerados de acuerdo al cuadro V.

² La barra inferior indica la densidad relativa de los hospederos (0.0276 m^{-2}) y la barra superior la densidad relativa de los parasitoides (0.0179 m^{-2}), numerados de acuerdo al cuadro IV.

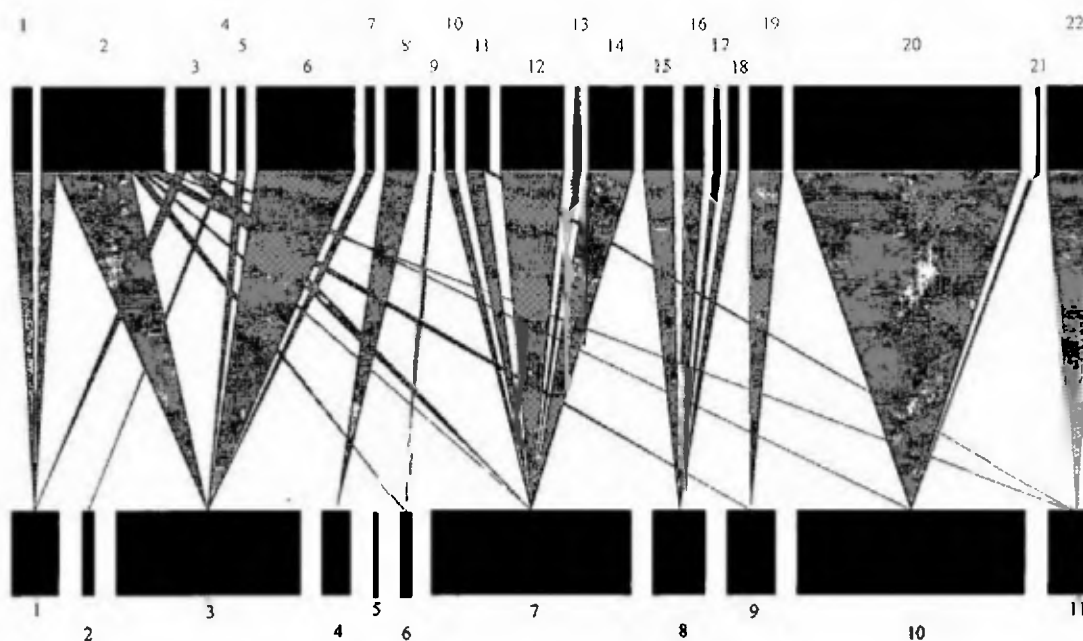


Fig. 3 Red trófica cuantitativa de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del APSL.³

3. Especificidad de los parasitoides asociados a cecidógenos

a) Traslape en el uso de recursos

Los diagramas de traslape cuantitativos, se presentan para cada estrato y bosque en las Figs. 4 - 6. Los valores de d_{ii} son mayores que la suma de los d_{ij} para cada cecidógeno en los sotobosques (Wilcoxon para pares relacionados, $Z = 3.66$, $n = 19$, $p < 0.001$). Los valores de d_{ii} son mayores que los d_{ij} en el sotobosque del PNM ($U = 51.00$, $n = 100$, $p < 0.001$), el sotobosque del APSL ($U = 73.00$, $n = 121$, $p < 0.001$) y el dosel del PNM ($U = 455.00$, $n = 196$, $p < 0.001$), es decir que las interacciones entre cecidógenos mediante parasitoides compartidos es mínima.

³ La barra inferior indica la densidad de los hospederos (0.0117 m^{-2}) y la barra superior la densidad de parasitoides (0.0095 m^{-2}), numerados de acuerdo al cuadro VI.

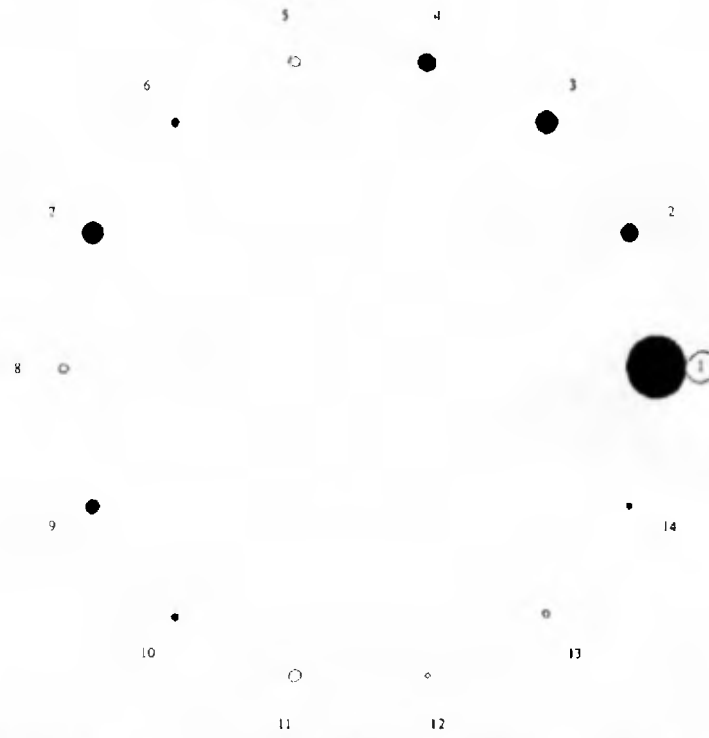


Fig. 4. Gráfico de traslape cuantitativo de parasitoides asociados a cecidógenos en el dosel del PNM. (La numeración de los vértices corresponde a los hospederos del Cuadro V)

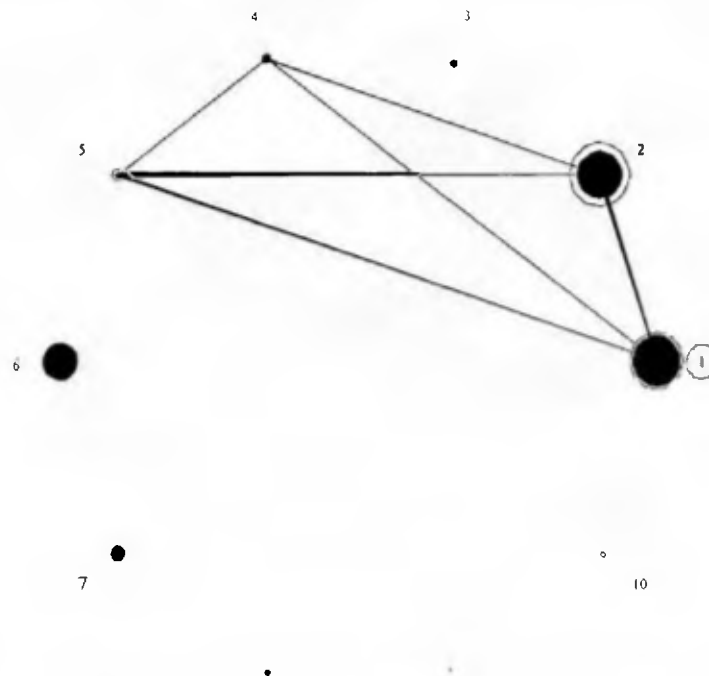


Fig. 5. Gráfico de traslape cuantitativo de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del PNM. (La numeración de los vértices corresponde a los hospederos del Cuadro IV)

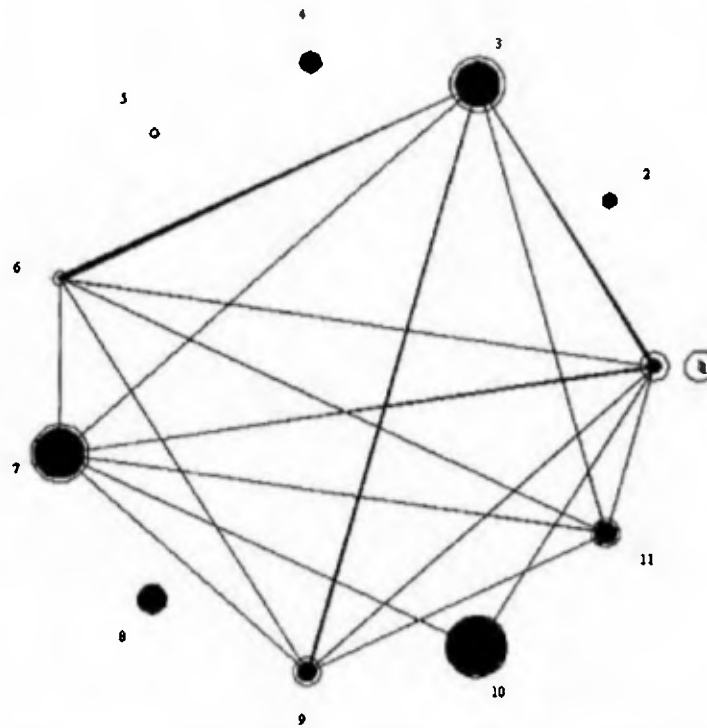


Fig. 6 Gráfico de traslape cuantitativo de parasitoides asociados a cecidógenos en el sotobosque del APSL. (La numeración de los vértices corresponde a los hospederos del cuadro VI)

El traslape en el uso de recursos para los sotobosques del PNM y APSL difiere significativamente de los valores obtenidos mediante la simulación de los modelos nulos ($\chi^2_1 = 70.75$, $p < 0.001$ y $\chi^2_1 = 617.79$, $p < 0.001$) respectivamente, es decir que los patrones de traslape no son aleatorios. Dentro de ambas comunidades existe una probabilidad del 0.633 (PNM) y 0.893 (APSL) de que los complejos de parasitoides compitan entre sí por el uso de los hospederos. En el dosel del PNM el traslape observado es diferente de los valores simulados ($\chi^2 = 1000$, $p < 0.001$), pero no hay evidencias de que exista competencia entre las comunidades de parasitoides.

b) Factores determinantes de la especificidad

La probabilidad de compartir parasitoides (presentar valores de $d_{ij} > 0$), es mayor entre aquellos pares de hospederos que comparten características morfológicas como el número de cámaras ($\chi^2_{1} = 7.320$, $p < 0.01$), forma externa ($\chi^2_{1} = 8.696$, $p < 0.01$) y presencia o ausencia de cubierta lignificada ($\chi^2_{1} = 22.873$, $p < 0.001$). Estas relaciones se basan en un modelo logístico binomial significativo ($\chi^2 = 51.279$, $p < 0.001$) con un $R^2 = 0.343$, que clasifica correctamente 80.0% de los casos (84.4% la ausencia de interacción y 65.2% la presencia de interacción).

La totalidad de los valores positivos de d_{ij} , se deben a 4 de las 57 especies de parasitoides registrados. Estas especies son: *Tropicharis cecivora* Hansson (Eulophidae: Entedoninae) con 10 hospederos, *Cecidellis inflativena* Hanson (Pteromalidae: Coelocybinae) y *Brasema* sp (Eupelmidae: Eupelminae) con cuatro hospederos, *Ametallon gorgonaense* Hansson (Eulophidae: Entedoninae) y la morfoespecie Tetrastichinae 002 (Eulophidae: Tetrastichinae) con dos hospederos. Los determinantes de la especificidad de los parasitoides generalistas fueron analizados para las tres especies con mayor rango de hospederos con los datos correspondientes a las cecidias de los sotobosques del PNM y APSL. Las cecidias del dosel del PNM no fueron incluidas en el análisis puesto que las especies generalistas se restringen al sotobosque, exceptuando a *Cecidellis inflativena*, pero en este caso se encuentra asociado a la única cecidia que se encuentra en ambos estratos (Cecidia 2 *Serjania mexicana*).

La presencia de *Tropicharis cecivora* es más probable en aquellas cecidias que carecen de cubierta lignificada ($\chi^2_1 = 3.310$, $p = 0.069$, $p > 0.05$) y que poseen especies de Tetrastichinae dentro de su complejo de parasitoides ($\chi^2_1 = 4.631$, $p = 0.031$, $p < 0.05$), con base en un modelo logístico binomial con $R^2 = 0.612$ ($\chi^2 = 12.879$, $p = 0.007$, $p < 0.01$) que clasifica correctamente el 81% de los casos. La tasa de parasitismo de *Tropicharis cecivora* no presenta una variación denso dependiente ($R_{\text{Spearman}} = -0.474$, $n = 10$, $p > 0.05$) o "especie - dependiente" ($R_{\text{Spearman}} = -0.587$, $n = 10$, $p > 0.05$), pero si se observa una asociación entre la densidad del parasitoide y la de los hospederos ($R_{\text{Spearman}} = 0.661$, $n = 10$, $p < 0.05$). La preferencia de *Tropicharis cecivora* (d_{ii} *Tropicharis*), no está asociada a la densidad de los hospederos ($R_{\text{Spearman}} = 0.190$, $n = 10$, $p > 0.05$) o al tamaño del complejo parasitoides ($R_{\text{Spearman}} = -0.258$, $n = 10$, $p > 0.05$).

Brasema sp. y *Cecidellis inflativena* no muestran preferencia por las características morfológicas de las cecidias, ni por las características de los hospederos vegetales, pero existe la probabilidad de que *Brasema* sp. esté asociada a cecidias que presentan a *Cecidellis inflativena* dentro de su complejo parasitario ($\chi^2_1 = 3.727$, $p = 0.054$).

4. Características de los complejos de parasitoides

Las cecidias correspondientes a los diferentes sitios de muestreo no presentan diferencias en la tasa de parasitismo ($H = 1.781$, $n = 35$, $p > 0.05$) ni en el d_{ii} ($H = 0.637$, $n = 35$, $p > 0.05$), el tamaño del complejo de parasitoides es similar entre los sotobosques (U

= 46.500, n = 21, p>0.05), pero significativamente mayor en los sotobosques que en el dosel (H = 6.920, n = 35, p<0.05).

Los complejos de parasitoides asociados a cecidias con diferentes morfologías, no varían en su tasa de parasitismo (H = 1.417, n = 35, p>0.05), tamaño del complejo (H = 2.965, n = 35, p>0.05) y el valor de d_{ii} (H = 9.188, n = 35, p>0.05). La tasa de parasitismo es superior en agallas monotalámicas con respecto a las multitalámicas (U = 51.500, n = 35, p<0.05), mientras que lo inverso ocurre con el d_{ii} (U = 13.000, n = 35, p<0.05). El tamaño del complejo de parasitoides no es afectado por el número de cámaras de las cecidias (U = 69.500, n = 35, p>0.05). Las cecidias con cubierta lignificada presentan complejos de parasitoides con un mayor d_{ii} (U = 13.000, n = 35, p<0.05), que las que carecen de este rasgo, pero no afecta la tasa de parasitismo (U = 110.500, n = 35, p>0.05) y el tamaño del complejo de parasitoides (U = 106.500, n = 35, p>0.05) (Cuadro X).

Cuadro X. INFLUENCIA DE LOS RASGOS DE LAS CECIDIAS EN LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS COMPLEJOS DE PARASITOIDES⁴.

Características	Morfología de la cecidia	Tálamos		Capa lignificada	
		Monotalámica	Multitalámica	Ausente	Presente
Parasitismo	0	+	-	0	0
Especificidad	0	-	+	-	+
Tamaño del complejo de parasitoides	0	0	0	0	0

Los cecidógenos atacando diferentes órganos vegetales o plantas con diferentes hábitos de crecimiento, no varían en cuanto a la tasa de parasitismo (H = 0.596, n = 35, p>0.05), (U = 140.500, n = 35, p>0.05); tamaño de complejo de parasitoides (H = 0.490, n = 35, p>0.05), (U = 140.500, n = 35, p>0.05); y el valor de d_{ii} (U = 17.000, n = 21, p>0.05), (U = 41.500, n = 21, p>0.05).

⁴ (0): no influye; (+): influye positivamente; (-): influye negativamente

El tamaño de los complejos de parasitoides está relacionado con la densidad de cámaras viables encontradas para cada cecidógeno ($R^2 = 0.512$, $F_{1,26} = 27.285$, $p < 0.001$), (Fig. 8).

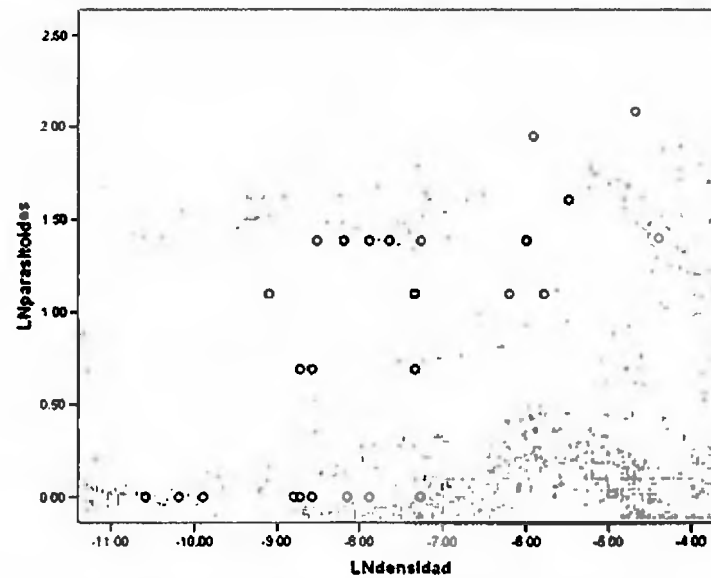


Fig. 7. Relación lineal entre el logaritmo de la densidad de cámaras viables colectadas y el logaritmo del tamaño del complejo de parasitoides ($R^2 = 0.512$).

No se encontró asociación entre el tamaño del complejo de parasitoides y las tasas de parasitismo sufridas por los cecidógenos ($R_{\text{Spearman}} = -0.052$, $n = 28$, $p > 0.05$), la densidad de los hospederos y las tasas de parasitismo ($R_{\text{Spearman}} = -0.114$, $n = 28$, $p > 0.05$) y la densidad y el d_{11} ($R_{\text{Spearman}} = -0.133$, $n = 19$, $p > 0.05$).

5. Nuevas especies y registros de hospederos de Entedoninae (Chalcidoidea: Eulophidae) asociados a cecidógenos en bosques tropicales de la República de Panamá.

Ametallon sp. nov. 1

DIAGNOSIS:

Surco transversal fuertemente esculpado en la región anterior de propodeum; relación de FM/HM: 2.2; sutura frontal definida y ligeramente en forma de V, no alcanzando el margen de los ojos; frente bajo la sutura frontal reticulada, área interescrobial lisa y brillante; vertex marrón oscuro; escapo 3.8X tan largo como ancho; pronotum carenado cerca del margen posterior, mesoscutum y scutellum completamente reticulado.

DISCUSIÓN:

En la clave de *Ametallon* Neotropicales en Hansson (2004) esta especie llega hasta la dicotomía 15, y no se ajusta a ninguna de las dos alternativas debido a que *A. sp. nov. 1* presenta los toruli en la parte superior de la frente (relación entre la distancia del toruli a la sutura frontal/margen oral = 0.7) y la apertura oral es 0.6X tan amplia como la altura del ojo. Para acomodar a *A. sp. nov. 1* en la dicotomía 8, en la segunda alternativa, la relación FM/HM debe ser cambiada a 1.0 – 2.2.

DESCRIPCIÓN (Hembra): Longitud del cuerpo 1.6 mm.

Coloración: Escapo blanco amarillento con el ápice infuscado, pedicelo marrón claro, flagellum marrón con brillo metálico débil. Frente bajo la sutura frontal, marrón

amarillento; sobre la sutura, marrón oscuro con brillos metálicos. Vertex marrón con marcas marrón amarillento cerca de los ocelos laterales. Occipucio marrón amarillento. Lóbulo medio del mesoscutum con la mitad anterior marrón claro, mitad posterior marrón amarillento. Scutellum marrón amarillento, anteromedialmente con una marca marrón claro, axilas marrones. Coxa anterior blanca, infuscada apicalmente, coxa media marrón, coxa posterior blanca con la superficie dorsal marrón oscuro. Fémur anterior y medio marrón oscuro, fémur posterior marrón oscuro con la mitad ventro apical marrón claro. Tibia anterior marrón amarillento; tibia media con tercio anterior marrón claro, marrón amarillento en los dos tercios posteriores; tibia posterior marrón oscuro, cuarto apical amarillento; tarsos blanco amarillento. Ala anterior hialina, celda basal infuscada y una marca debajo de la base de la vena marginal. Peciolo blanco amarillento. Gáster de la hembra con el primer tergito marrón oscuro anteriormente, margen posterior marrón claro, el resto de los tergitos marrón oscuro con brillo púrpura metálico.

Cabeza: Frente debajo de la sutura frontal con reticulación fuerte de trama pequeña, área interescrobal lisa; área sobre la sutura y vertex lisa y brillante; sutura frontal débilmente en forma de V, no alcanzando el margen de los ojos. Margen occipital redondeado. Occipucio con reticulación fuerte y de trama pequeña. Relaciones de HE/MS/WM: 4.4/1.0/2.5, POL/OOL/POO: 2.7/1.4/2.5. WH/WT: 1.4

Tórax: Pronotum carenado en el margen posterior. Mesoscutum con reticulación fuerte y de trama pequeña, el lóbulo medio con una estrecha área lisa por detrás de las setas. Scutellum con reticulación fuerte y densa, con trama más grande que la del mesoscutum. Dorsellum reticulado. Ala anterior con especulum cerrado, dos líneas de

setas estigmas, celda radial desnuda. Mitad anterior del propodeum con un surco transversal, irregularmente esculturado (Fig. 8). Relaciones de LW/LM/HW: 1.7/1.0/1.0, PM/ST: 0.8. FM/HM: 2.2.

Gáster de la hembra elongado, relación de MM/LG: 0.7. Macho desconocido.

HOSPEDEROS: Cecidias lignificadas y difusas en el pecíolo y ramas de *Inga* sp. (Fabaceae), Cecidomyiidae no identificado.

DISTRIBUCIÓN: Panamá

MATERIAL REVISADO: Holotipo: ♀ "Panamá, Prov. Colón. Área Protegida San Lorenzo, April 2006. diffuse galls on *Inga* sp. M. Paniagua" (LUZM). Paratipos: 5 ♀ con la misma etiqueta del holotipo. (MEUP)

Chrysonotomyia sp. nov. 1

DIAGNOSIS:

No metálica, especie completamente blanco amarillento, pobremente esclerosada.

DISCUSIÓN:

Pertenece al grupo *auripunctata* (sensu Hansson 2004), en la clave de Hansson (2004), llega hasta la dicotomía 61 a *C. galbina*. Es similar a *galbina*, pero sin los surcos en el vertex, el patrón de coloración de machos y hembras es similar y el digitus de la genitalia del macho no presenta expansión lateral (Fig. 9)

DESCRIPCIÓN:

Coloración: Macho y hembra con cabeza incluyendo antena y cuerpo blanco amarillento sin brillos metálicos, parte apical de las valvas del ovipositor marrón claro. Alas hialinas en ambos sexos.

Cabeza: Antena del macho con setas cortas y verticiladas. Frente y vertex débilmente reticulado; sutura frontal recta. Vertex liso. Margen occipital redondeado. Relaciones HE/MS/WM: 5.1/1.0/3.4, POL/OOL/POO, 1.6/1.1/1.0, WH/WT: 1.1.

Tórax: Mesoscutum y scutellum con reticulación débil, notauli visible en el cuarto anterior. Dorsellum convexo, no escondido por el scutellum. Surco transepimeral fuertemente curvado. Ala anterior con el especulum cerrado, sin líneas de setas estigmas, celda radial desnuda. Propodeum liso. LW/LM/HW: 1.7/1.0/1.2, PM/ST: 0.8.

Gáster de la hembra oval. MM/LG: 1.0. genitalia del macho con digitus como en Fig. 9.

HOSPEDEROS: Agallas de Cecidomyiidae en *Dussia munda* (Fabaceae)

DISTRIBUCIÓN: Panamá.

MATERIAL REVISADO: Holotipo: ♀ “Panamá, Prov. Colón. Área Protegida San Lorenzo, Dosel, 1999. galls on *Dussia munda*, E. Medianero” (LUZM). Paratipos, 12 individuos (8 ♀, 4 ♂) con la misma etiqueta que el holotipo (MEUP)

Chrysonotomyia sp. nov. 2

DIAGNOSIS:

Tergito apical del gáster de la hembra elongado y con lados paralelos, tan largo como el resto del gáster. Con una marca marrón claro frente al ocelo medio; lóbulo medio

del mesoscutum completamente metálico (verde dorado); hembra con scutellum sin franja metálica (algunos especímenes con una franja marrón), scutellum del macho con una pequeña marca marrón en el tercio anterior; tarsómeros posteriores 1 – 2 marrones y 3 – 4 blancos; primer tergito del gáster del macho marrón claro con brillo metálico débil, tergito 2 amarillo, el resto de los tergitos marrón claro con brillo metálico púrpura; vertex con reticulación débil y transversa.

IDENTIFICACION:

Esta especie pertenece al grupo *bimaculata* (sensu Hansson 2004), y utilizando la clave de Hansson (2004) la hembra llega hasta la dicotomía 55, pero difiere de *bimaculata*, *conostegiae* e *indigitus*, por tener el último tergito del gáster muy elongado (Fig.10), tan largo como el resto del gáster. El macho llega hasta la dicotomía 65, pero difiere de *galbina* por carecer de surcos en el vertex (Fig. 265 en Hansson 2004), y de *cnecosoma* por poseer el mesoscutum completamente metálico.

DESCRIPCIÓN: Longitud del cuerpo de la hembra (incluyendo el último tergito del gáster) 1.6 – 1.8 mm, macho 1.1 – 1.3 mm.

Coloración: Escapo con superficie externa amarillenta, superficie interna marrón claro, pedicelo marrón claro, flagellum marrón oscuro. Frente amarilla. Vertex amarillo con una marca marrón claro frente al ocelo anterior, y una franja metálica estrecha cerca de los ojos, a los lados de los ocelos laterales. Collar pronotal verde dorado, lateralmente blanco. Lóbulo medio del mesoscutum verde dorado, lóbulos laterales amarillos, área adyacente a las depresiones notaulares verde dorado. Scutellum marrón amarillento sin franja metálica (presente como una débil franja marrón en algunos especímenes). Axilas

marrón amarillento, débilmente metálica anteriormente. Dorsellum marrón amarillento. Torác ventral y lateralmente predominantemente amarillo; mesepimeron superior con una marca marrón clara, mesepimeron inferior con débiles brillos púrpura metálicos. Propodeum marrón claro con brillos verde dorado, con dos marcas marrón amarillentas posterolateralmente. Coxa anterior blanco amarillenta, coxa media ventralmente marrón claro, dorsalmente blanca, coxa posterior blanca infuscada anteroventralmente; fémures marrón claro; tercio anterior de la pro tibia marrón amarillento, dos tercios posteriores blanco amarillento; tibia media blanco amarillento con la mitad anterior marrón y la mitad posterior marrón amarillento; tarsos anteriores y medios blancos, tarsos posteriores 1 – 2 marrones, 3 – 4 blancos. Ala anterior de la hembra con dos marcas infuscadas, una bajo la mitad de la vena marginal, y otra bajo la vena estigmal; ala anterior del macho completamente hialina. Pecíolo amarillento. Gáster de la hembra marrón claro, primer tergito con brillos verde dorado, el resto con débil brillo púrpura metálico; bordes posteriores de los tergitos 2 – 5 marrones, tergito 7 blanco amarillento con tercio apical marrón oscuro; gáster del macho con el primer tergito marrón claro con débil brillo metálico, tergito 2 amarillo y el resto de los tergitos con brillo metálico púrpura.

Cabeza: Frente débilmente reticulada; sutura frontal recta. Vertex con reticulación transversa. Margen occipital redondeado. Relaciones de HE/MS/WM: 4.8/1.0/2.6, POL/OOL/POO: 1.1/1.0/1.0, WH/WT: 1.3.

Tórax: Pronotum sin carena transversa en el margen posterior. Lóbulo medio del mesoscutum con reticulación fuerte y grande, lóbulos laterales débilmente reticulados. Scutellum con reticulación fuerte y elongada. Ala anterior con especulum abierto; con

una línea estigmal; área entre las marcas infuscadas setosa; celda radial desnuda. Propodeum con una carina media completa, el resto liso y brillante. Relación de LW/LM/HW: 2.1/1.3/1.0. PM/ST: 1.6.

Gáster: Gáster de la hembra elongado, último tergito elongado y con los lados paralelos, tan largo como el resto del gáster (Fig. 10). MM/LG: 0.3. Genitalia del macho con digitus como en la Fig. (11).

HOSPEDEROS: Agallas de Cecidomyiidae en *Coccoloba parimensis* (Polygonaceae)

DISTRIBUCIÓN: Panamá

MATERIAL REVISADO: Holotipo; ♀ “Colón, Rep. Panamá Fuerte Sherman, San Lorenzo, Cecidomyiid galls on *Coccoloba parimensis*, Col. M. Paniagua, April, 2006” (LUZM). Paratipos: 45 individuos (20 ♀, 25 ♂) con la misma etiqueta del holotipo; (MEUP).

Chrysonotomyia sp. nov. 3

DIAGNOSIS:

Cuerpo predominantemente amarillo no metálico; gáster con tergitos 1 y 4 – 7 amarillos, tergitos 2 – 3 marrones; frente sin bandas transversas; mesoscutum y scutellum con reticulación débil.

DISCUSIÓN:

Esta especie pertenece al grupo *auripunctata* (Sensu Hansson 2004) y en la clave de Hansson (2004) llega hasta la dicotomía 60, pero difiere de las especies *thapsina*, *albogilva* y *galbina* por tener los tergitos 2 – 3 del gaster marrones. Por el patrón de

coloración es semejante a *thapsina*, pero con el mesoscutum reticulado débilmente y el especulum desnudo; a *albogilva* pero la sutura frontal es recta, el vertex fuertemente reticulado y el surco transepimeral es fuertemente curvado; a *galbina*, pero el vertex es reticulado y el patrón de los surcos es diferente.

DESCRIPCIÓN: (hembra): Longitud del cuerpo 0.9 – 1.0 mm.

Coloración: Escapo y pedicelo amarillo claro, flagellum marrón amarillento con setas elongadas. Frente, vertex y occipucio amarillos. Pronotum con la mitad anterior blanca y la mitad posterior amarilla. Mesoscutum, scutellum, dorsellum y propodeum, amarillos. Coxas amarillas; fémures, tibias y tarsos blanco amarillento. Ala anterior hialina. Pecíolo amarillo. Gáster amarillo, área medial de los tergitos 2 – 3 marrón amarillento a marrón claro.

Cabeza: Frente reticulada, con un borde agudo en el área interescrobial. Sutura frontal recta, bifurcándose lateralmente, con el brazo ventral ligeramente curvado hacia abajo. Vertex reticulado, con un fuerte surco oblicuo entre el ocelo anterior y cada ocelo posterior (Fig. 12). Margen occipital redondeado. Relaciones HE/MS/WM: 3.1/1.0/2.2, POL/OOL/POO: 3.0/2.2/1.0. WH/WT: 1.1.

Tórax: Mesoscutum reticulado, scutellum con reticulación débil. Notauli visibles en el cuarto anterior. Surco transepimeral fuertemente curvado. Dorsellum convexo, débilmente reticulado. Ala anterior con el especulum cerrado, celda radial desnuda, sin líneas estigmas (Fig. 13). Propodeum con reticulación débil. Relaciones de LW/LM/HW: 1.9/1.0/1.1, PM/ST: 0.3.

Gáster: oval, con reticulación débil y pequeña, relación del MM/LG: 0.9. Macho: desconocido.

HOSPEDEROS: Agalla lenticelar de Cecidomyiidae en *Machaerium milleflorum* (Fabaceae)

DISTRIBUCIÓN: Panamá

MATERIAL REVISADO: Holotipo; ♀ "Panamá, Rep. Panamá. Parque Natural Metropolitano. Cecidomyiid galls on *Machaerium milleflorum* Col. M. Paniagua. February, 2006";(LUZM). Paratipos: 55 ♀ con la misma etiqueta que el holotipo; (MEUP).

Chrysonotomyia sp. nov. 4

DIAGNOSIS:

Scutellum con una franja metálica de lados paralelos, desde la articulación transcutal hasta el nivel de las setas scutelares estrechándose detrás de las setas; hembras con ala anterior con una sola marca infuscada debajo de la vena estigmal; gáster del macho marrón oscuro, excepto margen posterior del tergito 2 y área media del tergito 3, amarillentos; vertex con reticulación débil.

DISCUSIÓN:

Esta especie pertenece al grupo *bimaculata* (sensu Hansson 2004) y utilizando la clave en Hansson (2004) la hembra llega hasta la dicotomía 57, a *maculata*, pero el gáster es más elongado (MM/LG = 0.5), y el mesoscutum es completamente metálico azul verdoso y fuertemente reticulado (en *maculata* no es metálico y con reticulación débil). El

macho llega hasta la dicotomía 65, pero difiere de *cnemosoma* y *galbina* por poseer el lóbulo medio del mesoscutum completamente metálico y con reticulación fuerte (la parte posterior del lóbulo medio es amarillo y débilmente reticulado en ambas *cnecosoma* y *galbina*).

DESCRIPCIÓN: Longitud del cuerpo de la hembra 2.2 mm, macho 0.9 mm (excluyendo el gáster).

Coloración: Escapo amarillo, con la superficie interna marrón oscuro, pedicelo marrón claro, flagellum marrón oscuro. Frente y vertex amarillo, vertex con una franja metálica estrecha cerca de los ojos, lateral a los ocelos laterales. Collar pronotal verde dorado; pronotum lateralmente blanco amarillento, resto del pronotum marrón amarillento. Lóbulo medio del mesoscutum metálico verde azulado. Scutellum marrón amarillento, medialmente con una franja metálica verde azulada, con lados paralelos desde la articulación transcutal hasta las setas escutelares, estrechándose por detrás de las setas no alcanzando el margen posterior del scutellum. Axilas marrón amarillento, sin marcas metálicas. Dorsellum marrón amarillento. Propodeum marrón amarillento con dos marcas azul metálico. Coxa anterior y media blanco amarillento, coxa posterior blanca. Fémur anterior marrón claro infuscado dorsalmente; fémur medio amarillo dorsalmente infuscado, fémur posterior con los dos tercios anteriores débilmente infuscados, tercio apical amarillo. Tibia y tarsos amarillos. Ala anterior de la hembra con una sola marca infuscada, debajo de la vena estigmal; ala anterior del macho hialina. Peciolo amarillo. Gáster de la hembra con el primer tergito metálico verde azulado, tergitos 2 – 5 marrón

amarillento con el margen posterior marrón, tergito 6 enteramente marrón amarillento, tergito 7 con ápice negro, parte apical de las valvas del ovipositor negro.

Cabeza: Frente con reticulación fuerte y de trama pequeña, sutura frontal en forma de V. Vertex con reticulación débil. Relaciones de HE/MS/WM: 4.4/1.0/2.4, POL/OOL/POO: no pudo ser medida, WH/WT: 1.2.

Tórax: Pronotum sin carena transversa a lo largo del margen posterior. Lóbulo medio con reticulación fuerte y de trama grande, lóbulos laterales con reticulación fuerte. Scutellum con reticulación fuerte de trama pequeña, trama isodiamétrica. Propodeum con una carina media débil, débilmente reticulado. Ala anterior con especulum cerrado, con una línea estigmal. Relaciones de LW/LM/HW: 1.8/1.0/1.9, PM/ST: 1.4.

Gáster: Gáster de la hembra elongado, relación de MM/LG: 0.5. Digitus del macho como en Fig. 14.

HOSPEDEROS: Agalla de Cecidomyiidae en *Phryganocydia corymbosa* (Bignoniaceae).

DISTRIBUCIÓN: Panamá.

MATERIAL REVISADO: Holotipo; ♀ “Panamá, Rep. Panamá, Parque Natural Metropolitano, Cecidomyiid galls on *Phryganocydia corymbosa*, Col. M. Paniagua April, 2006.” Paratipo: ♂ macho, con la misma etiqueta de la hembra (LUZM).

Chrysonotomyia sp. nov. 5

DIAGNOSIS:

Vena postmarginal 1.6X tan larga como la vena estigmal (Fig.16); antena con una clavola de tres segmentos bien definida (Fig. 15); frente y vertex negro con brillos metálicos; mesosoma negro con brillos metálicos; vertex reticulado; gáster redondeado.

DISCUSIÓN:

Esta especie pertenece al grupo *neeigena* (sensu Hansson 2004), y utilizando la clave en Hansson (2004) llega hasta la dicotomía 78. La longitud de la vena postmarginal en la primera alternativa de la dicotomía 78 debe ser cambiada de “2.4X” a “1.6X”. Entonces llega hasta la dicotomía 82. *C. varichaeta* se separa de *perlonga* y *lavirgenensis* por poseer una vena postmarginal corta, 1.6X tan larga como la vena estigmal, y por poseer una clavola bien definida (Fig.15). Ambas, *perlonga* y *lavirgenensis*, poseen los segmentos funiculares del mismo ancho (Figs. 207 y 209 en Hansson 2004).

DESCRIPCIÓN (Hembra): Longitud del cuerpo 0.9–1.1 mm.

Coloración: Antena marrón oscuro. Frente, vertex y occipucio marrón oscuro, con brillo metálico. Mesoscutum, scutellum y mesosoma lateral, negro con brillos metálicos (verde dorado o azul púrpura). Coxas marrón oscuro con brillo metálico, fémures anteriores y medios marrón oscuro con brillo metálico, fémur posterior con el cuarto apical blanco amarillento; tibia anterior marrón amarillento, tibias medias y posteriores marrón oscuro con brillo metálico, con tercio apical blanco amarillento. Ala anterior hialina. Pecíolo amarillento a marrón claro. Gáster marrón claro a marrón oscuro, parte

anterior del primer tergito lisa, con brillo metálico verde dorado o verde, tergitos restantes débilmente reticulados con brillo dorado púrpura.

Cabeza: Antena con los tres flagelomeros apicales fusionados y formando una clavola bien definida (Fig. 15). Frente fuertemente reticulada, sutura frontal recta o débilmente en forma de V. Vertex reticulado. Margen occipital redondeado. Relaciones de HE/MS/WM: 3.6/1.0/1.7, POL/OOL/POO: 4.4/1.2/1.0, WH/WT: 1.2.

Tórax: Mesoscutum y scutellum con reticulación fuerte y de trama pequeña, notauli no visibles en la mitad anterior. Dorsellum escondido bajo el scutellum. Surco transepimeral débilmente curvado. Ala anterior con especulum abierto, celda radial desnuda, sin líneas de setas estigmas (Fig. 16). Propodeum débilmente reticulado. Relaciones de LW/LM/HW: 1.9/1.0/1.4, PM/ST: 1.6.

Gáster: Gáster de la hembra redondeado, relación de MM/LG: 1.2. Macho desconocido.

HOSPEDEROS: Cecidógeno no identificado en Fabaceae no identificada.

DISTRIBUCIÓN: Panamá

MATERIAL REVISADO: Holotipo: ♀ "Panamá, Rep. Panamá Parque Natural Metropolitano, Cecidomyiid galls on unidentified host plant. Col. M. Paniagua February, 2006" (LUZM). Paratipos: 27 ♀ con la misma etiqueta del holotipo; (MEUP).

ETIMOLOGÍA: En referencia a la característica de presentar variaciones en el número de setas en la vena sub-marginal del ala anterior.

Tropicharis cecivora Hansson 1998

DESCRIPCIÓN: Hansson (1998).

HOSPEDEROS: Asociado con agallas de Cecidomyiidae en *Amphitectna* sp. (Bignoniaceae), *Capsicum* sp. (Solanaceae), *Piper* sp. (Piperaceae), *Neea* sp. (Nyctaginaceae), *Lantana* sp. (Verbenaceae), *Smilax* sp. (Smilacaceae) (Hansson 1998). *Columnea* sp. (Gesneriaceae), *Hedyosmun* sp. (Chloranthaceae), *Lacistema aggregata* (Lacistemataceae), *Palicourea standleyana* (Rubiaceae), *Psychotria* sp. (Rubiaceae), *Sabicea panamensis* (Rubiaceae), (Hansson 2004). Nuevos registros: dos cecidias *Serjania mexicana* (Sapindaceae), *Cydista* sp (Bignoniaceae), *Inga* spp. (Fabaceae), *Smilax panamensis* (Smilacaceae), *Heisteria acuminata* (Olacaceae), *Unonopsis* sp (Annonaceae), *Dendropanax arboreum* (Araliaceae), *Philodendron* spp (Araceae), *Hirtella flava*.

MATERIAL REVISADO: 183 individuos de los sotobosques del Parque Natural Metropolitano, Área Protegida San Lorenzo y Cerro Azul – Altos de Pacora, Panamá.

Ametallon gorgonaense Hansson 2004

DESCRIPCIÓN: Hansson (2004)

HOSPEDEROS: Nuevos registros; Cecidomyiidae en *Inga* spp (Fabaceae), *Serjania mexicana* (Sapindaceae).

MATERIAL REVISADO: 14 individuos provenientes del Parque Natural Metropolitano y Área Protegida San Lorenzo, República de Panamá.

Chrysonotomyia laeviscuta Hansson 2004

DESCRIPCIÓN : Hansson (2004)

HOSPEDEROS: Nuevos registros; Cecidomyiidae en *Smilax panamensis* (Smilacaceae).

MATERIAL REVISADO: 2 hembras del Área Protegida San Lorenzo, República de Panamá.

Chrysonotomyia phenacapsia (Yoshimoto)

DESCRIPCIÓN: Redescipción Hansson (1994)

HOSPEDEROS: Cecidomyiidae asociados a *Cecropia insignis* y *C. obtusifolia* (Cecropiaceae), Psyllidae en *Lonchocarpus heptaphyllus* (Fabaceae) (Hansson 2004).

Nuevos registros; Cecidomyiidae en Fabaceae no identificada.

MATERIAL REVISADO: 112 individuos (62♀, 50♂), del Parque Natural Metropolitano, República de Panamá.

Chrysonotomyia auripunctata (Ashmead)

DESCRIPCIÓN: redescipción Hansson (2004).

HOSPEDEROS: Cecidomyiidae asociados a *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae), *Avicennia* sp (Verbenaceae), *Pithecolobium* sp (Fabaceae), *Cecropia obtusifolia*, *C. insignis* (Cecropiaceae), *Cissus* sp (Vitaceae), *Ficus colubrinae* (Moraceae), *Lantana camara* (Verbenaceae), *Licania arborea* (Chrysobalanaceae), *Rubus* sp (Rosaceae) (Hansson 2004). Nuevos registros: Cecidomyiidae asociado a *Hirtella flava*

MATERIAL REVISADO: 3 ♀y 2 ♂, Cerro Azul – Altos de Pacora. Provincia de Panamá, República de Panamá.

Chrysonotomyia galbina Hansson 2004

DESCRIPCIÓN: Hansson (2004).

HOSPEDEROS: Nuevo registro; *Poulsenia armata* (Moraceae)

MATERIAL REVISADO: 7 ♀ “Panamá, Prov. Colón, Área Protegida San Lorenzo, Dosel 1999, E. Medianero”.



Figura 8. Detalle del propodeum de *Ametallon* sp. nov. 1 a) surco transversal en el propodeum.



Figura 9. a) Detalle de la genitalia del macho de *Chrysonotomyia* sp. nov. 1 a) digitus.



Figura 10. Último tergito del gáster de la hembra de *Chrysonotomyia* sp. nov. 2



Figura 11. Phallobase y digitus de la genitalia del macho de *Chrysonotomyia* sp. nov. 2

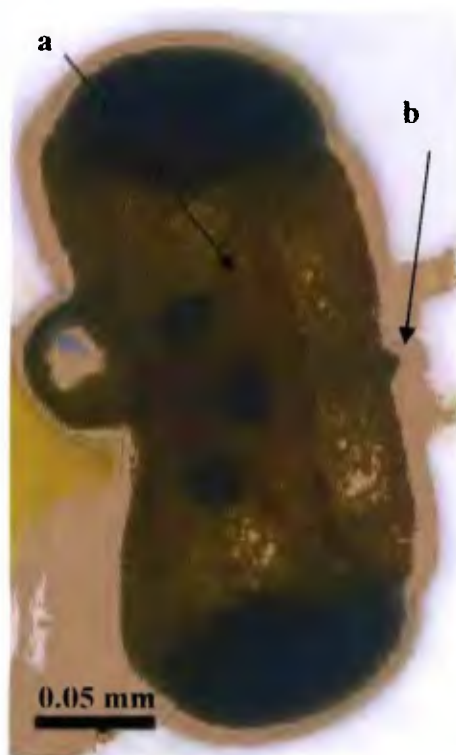


Figura 12. Vertex de *Chrysonotomyia* sp. nov. 3 a) surcos en el vertex; b) borde agudo del área interescrobal.

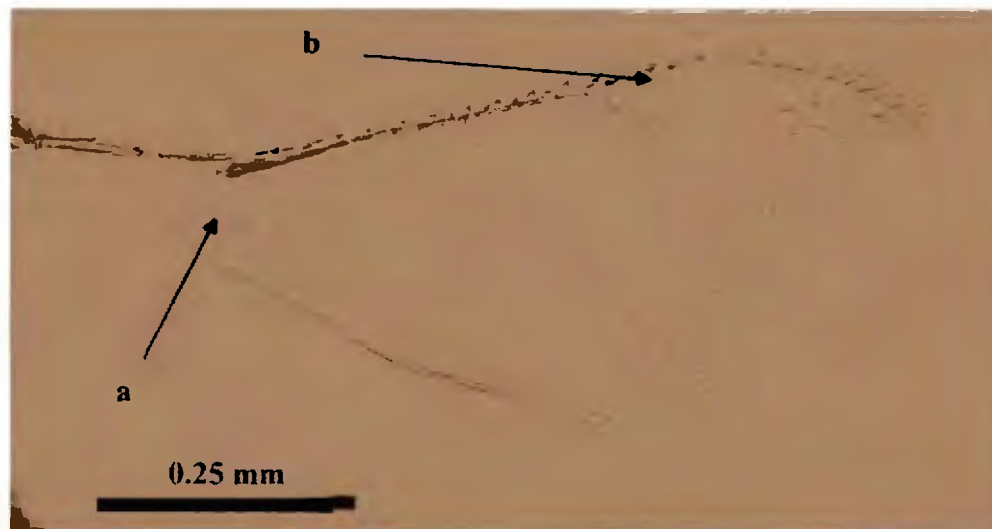


Figura 13. Ala anterior de *Chrysonotomyia* sp. nov. 3 a) Speculum; b) celda radial.

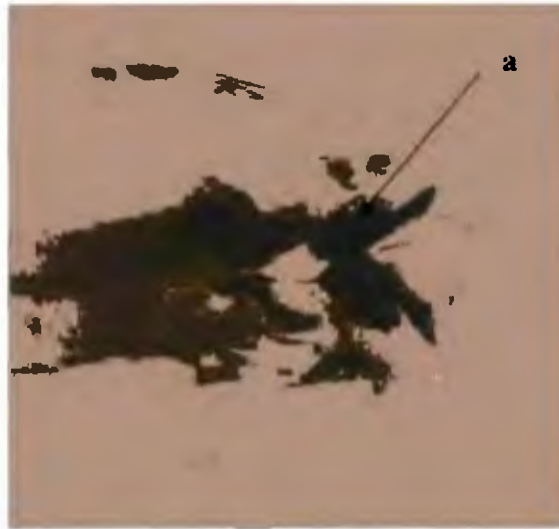


Figura 14. Detalle de la genitalia del macho de *Chrysonotomyia* sp. nov. 4 a) digitus.

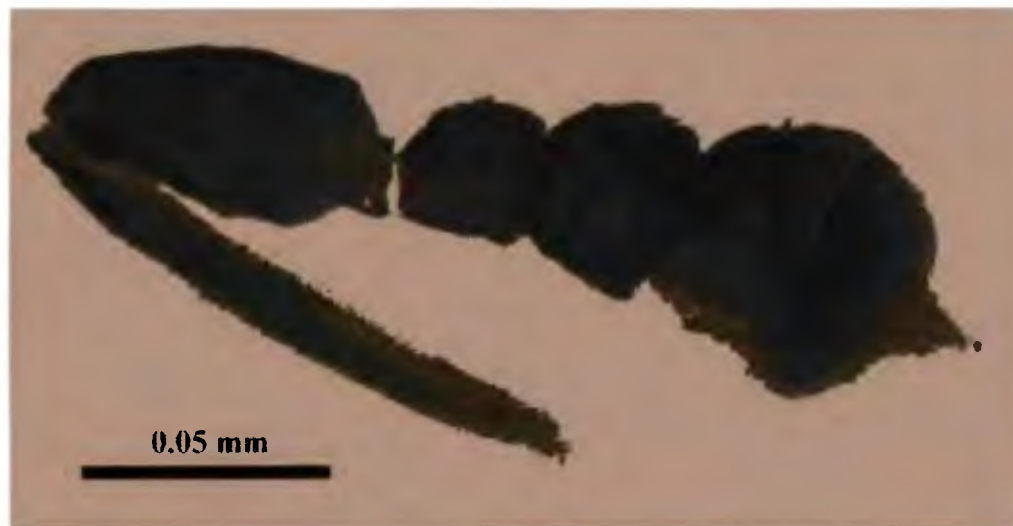


Figura 15. Antena de *Chrysonotomyia* sp. nov. 5

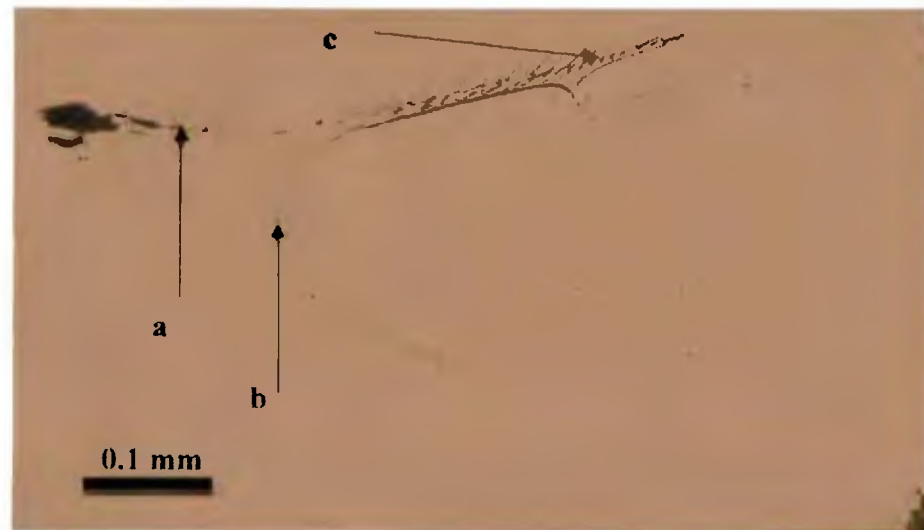


Figura 16. Ala anterior de *Chrysonotomyia* sp. nov. 5 a) setas de la vena submarginal; b) Speculum; c) vena post marginal.

DISCUSIÓN

1. Implicaciones de la metodología de muestreo

Los vínculos tróficos representan la mortalidad de cecidógenos ocasionada por parasitoides, por tanto los resultados presentados podrían estar influenciados por otros factores de mortalidad presentes en el sistema (patógenos, depredación), o bien ser debidos al método de recuperación utilizado. Con respecto a esto, existen tres probables fuentes de error. Primero, el éxito diferencial en la recuperación de parasitoides y hospederos (Memmott y Godfray 1994, Müller *et al.* 1999, Rott y Godfray 2000, Lewis *et al.* 2002). En el caso de los cecidógenos, esta limitante dificulta la descripción completa de los grupos de hospederos y parasitoides dentro de cada comunidad en estudio, pero no existen evidencias de que los parasitoides asociados a cada cecidia en particular, difieran en su facilidad de recuperación. En general esto afectó a las cecidias presentes en tejidos jóvenes las cuales son más susceptibles a la pérdida de humedad y a la pudrición. Segundo, los parasitoides asociados a cecidógenos muestran preferencia hacia ciertos estadios de desarrollo de las cecidias (Force 1974, Stone y Schönrogge 2003), la remoción de los hospederos, que aún son susceptibles al parasitismo, llevaría a la

subestimación de aquellas especies que atacan los estadios más avanzados de desarrollo (Memmott y Godfray 1994, Rott y Godfray 2000, Valladares *et al.* 2001, Lewis *et al.* 2002). El impacto de esta fuente de error se reduce debido a que la efectividad de los métodos de recuperación es muy baja para las cecidias en estados iniciales de desarrollo, resultando en la mortalidad de hospederos y parasitoides, y por lo tanto los datos no son incluidos en la construcción de las redes tróficas. Tercero, durante las disecciones se observó que los patógenos constituyen un factor de mortalidad que afecta a la fauna asociada a las cecidias. La incidencia de patógenos no fue cuantificada, las observaciones sugieren que afectan por igual a cecidógenos y parasitoides.

La metodología de colecta de cecidias, tuvo como objetivo la construcción de redes tróficas cuantitativas, por lo cual se restringió a una parcela de área determinada en cada sotobosque y en el dosel. En el caso del dosel el área se determinó por el perímetro de la grúa, mientras que en los sotobosques se delimitaron áreas similares entre si. Las densidades relativas de cecidógenos y parasitoides son características de cada sitio de estudio y reflejan la distribución real de las plantas hospederas y cecidógenos. Muestreos fuera del área delimitada, hubieran producido sesgo en los datos y dificultarían la comparación entre sotobosques y estratos. Teniendo en cuenta que el número de especies de parasitoides asociados a cecidógenos demostró ser denso dependiente, el presente estudio tenderá a subestimar el tamaño real del complejo parasitario de las agallas menos abundantes. En el caso de los parasitoides polífagos, el número de hospederos registrados será diferente al rango de hospederos potencial de cada especie. En ambos casos, las redes tróficas cuantitativas presentan las interacciones directas (parasitismo, competencia) e

indirectas (competencia aparente) que son realizadas en condiciones de campo, y no las que potencialmente pueden llevarse a cabo.

La intensidad de los muestreos requeridos para las redes tróficas cuantitativas hace que sea poco factible la obtención de réplicas para cada sitio, dificultando la estimación de los errores de muestreo y la determinación del efecto de algunas covariables. Sin embargo, los valores de densidad de los vínculos tróficos han sido utilizados como un estimado implícito de la importancia relativa de cada especie en la comunidad (Müller *et al.* 1999).

Los datos de las comunidades de cecidógenos de los sitios en estudio fueron comparables luego de su transformación a densidades relativas ($\text{abundancia} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$) (Memmott y Godfray 1994), debido a que cumplen dos condiciones. Primero, la duración promedio de la permanencia en campo de las cecidias para los dos sotobosques es de 2.81 ± 0.67 meses en el PNM y 2.6 ± 0.42 meses en el APSL, en el dosel del PNM es de 3.08 ± 0.65 meses (Medianero 1999). Estos valores son menores a la mitad de los períodos de colecta en el PNM (10 meses) y APSL (seis meses), existiendo una alta probabilidad de que los datos obtenidos reflejen la totalidad de las especies de parasitoides asociados a los cecidógenos registrados durante el período de muestreo. Segundo, a pesar de las diferencias en el período de colecta (sotobosques del PNM y APSL), las densidades de los cecidógenos son similares entre los sitios. Esto sugiere que de haberse prolongado el período de muestreo en el sotobosque del APSL, se hubieran añadido nuevas especies de cecidógenos al análisis, pero no una mejor descripción de las comunidades de parasitoides asociados a los cecidógenos previamente registrados.

2. Estructura de las comunidades

La conectancia realizada en las tres comunidades de cecidógenos es el doble que la encontrada por Lewis *et al.* (2002) para minadores en condiciones tropicales. Las estadísticas de las redes tróficas indican, que en el caso de las redes de cecidógenos, la alta conectancia está influenciada por el número de parasitoides asociados a cada cecidógeno y no por el rango de hospederos de los parasitoides, como es el caso de las comunidades de minadores.

La red trófica del dosel esta formada en su totalidad por sub grupos de parasitoides específicos para cada cecidógeno. En el sotobosque, las redes tróficas están compuestas por pequeños grupos de parasitoides asociados a un cecidógeno en particular y un grupo relativamente mayor que incluye a varios parasitoides y cecidógenos interrelacionados. En ambos casos el tamaño de los subgrupos es relativamente homogéneo. La diferencia en el patrón de compartimentalización entre estratos, es debida a la presencia de una pequeña fracción de especies con hábito generalista. Estas especies son compartidas entre los sotobosques, y están ausentes en el dosel. En general, el nivel de especificidad de los complejos de parasitoides de cada cecidógeno es superior a la probabilidad de que estén asociados a otros hospederos dentro de cada comunidad estudiada, es decir que presentan un alto nivel de especificidad.

Los complejos de parasitoides de cecidógenos, encontrados en este estudio, están dominados por especies especialistas, lo cual sigue el patrón encontrado por Cornell (1990) y Tschardtke (1992), contradiciendo las teorías de Askew (1980) y Hawkins y

Goeden (1984), sobre la dominancia de parasitoides generalistas en las comunidades de hospederos endofíticos. Tampoco se sostiene la predicción de Tschamtké (1992) acerca de la relación entre la disponibilidad de plantas y hospederos alternativos con la dominancia de parasitoides generalistas dentro de los complejos. Los resultados demuestran que la especificidad hacia el hospedero es una característica dominante en los complejos de parasitoides de Cecidomyiidae inductores de agallas en condiciones tropicales, y que el generalismo no representa una ventaja competitiva dentro de esta comunidad.

Las observaciones hechas durante las disecciones sugieren que la mayoría de los parasitoides de cecidógenos se desarrollan ectoparasiticamente, a excepción de las especies de Platygastriidae (endoparasitoides huevo-pupa) y de una especie de Tetrastichinae que es endoparasitoides de *Klyngon jimenezi* (Eulophidae; Entedoninae) en cecidias de *Serjania mexicana*. Esto contradice lo expuesto por Askew (1980) y Hawkins *et al* (1990) acerca de la relación entre el hábito ectoparasítico y el generalismo en parasitoides de hospederos endofíticos.

El hiperparasitismo parece ser un fenómeno muy diseminado entre las comunidades de parasitoides asociados a cecidógenos en las comunidades estudiadas. La cuantificación del hiperparasitismo y la identificación de las especies con este comportamiento no fue posible debido a la falta de estudios previos de los estadios inmaduros de Chalcidoidea más allá del nivel de familia, en especial para Entedoninae y Tetrastichinae que forman cerca del 50% de las comunidades de parasitoides de cecidógenos.

El traslape en el uso de los hospederos presenta un patrón no aleatorio, sugiriendo la existencia de ciertas características de las cecidias que determinan la selección de hospederos entre las especies parasitoides. La importancia de la competencia interespecífica en la estructuración de las redes tróficas es clara en los sotobosques, esta competencia se observa entre especies especialistas dentro de un complejo de parasitoides y entre especies generalistas. En el dosel, el alto grado de especificidad de los complejos sugiere que la competencia interespecífica entre complejos de parasitoides es reducida.

3. Determinantes de la especificidad

En las comunidades estudiadas, la probabilidad de que pares de cecidógenos compartan parasitoides está afectada por la similitud en los rasgos morfológicos, número de cámaras y presencia o ausencia de cubiertas lignificadas. La influencia de estas características en la probabilidad de compartir parasitoides, puede ser un artefacto originado al asumir que todos los parasitoides generalistas responden a las mismas características de las cecidias. Analizando cada especie de parasitoide generalista por separado, se observa que *T. cecivora* tiene preferencia por las cecidias que presentan especies de Tetrastichinae dentro de su complejo de parasitoides y carecen de cubierta lignificada. Esto podría deberse a una relación de hiperparasitismo por parte de *T. cecivora*, mientras que la presencia de cubierta lignificada representa una barrera física que limita la oviposición. Las tasas de parasitismo y el grado de especificidad de *T*

cecivora, no depende de la densidad de los cecidógenos ni del tamaño de los complejos de parasitoides asociados, es decir que se desarrolla de manera similar en todos los miembros de su rango de hospederos. *Cecidellis inflativena* y *Brasema* sp, no muestran preferencia por ningún factor en especial de las cecidias sin embargo, la presencia de ambas está fuertemente relacionada. *Cecidellis inflativena* ha sido mencionadas como hiperparasitoide facultativo (Heydon y Hanson 2005), y algunas especies de Eupelmidae también presentan este hábito (Hawkins y Goeden 1984). Esto sugiere que algunas especies generalistas dentro de los complejos de parasitoides de cecidógenos, presentan un comportamiento hiperparasítico.

Estos resultados indican que los factores morfológicos de las cecidias (Price *et al.* 1987, Craig 1994, Plantard y Hochberg 1998) y de la planta hospedera (Stilling y Rossi 1994) no afectan la composición de los complejos de parasitoides asociadas a las comunidades de cecidógenos en el trópico. Las redes tróficas de cecidógenos no siguen el patrón observado en minadores, donde la probabilidad de compartir parasitoides está determinada por el efecto de hospederos abundantes sobre los menos abundantes (Lewis *et al.* 2002). Estas diferencias son explicadas por dos factores. Primero, la asociación de los parasitoides generalistas a características de las cecidias que no están relacionadas con su morfología o con las plantas hospederas. Segundo, la alta proporción de parasitoides especialistas dentro de los complejos parasitarios, por lo tanto la abundancia de cecidógenos no hospederos no afectará la preferencia de los parasitoides.

4. Estratificación vertical y horizontal de los parasitoides de cecidógenos

Los cecidógenos son más diversos en el dosel que en el sotobosque del PNM, lo que concuerda con el patrón observado por Medianero y Barrios (2001), pero los parasitoides presentan un patrón inverso, siendo más diversos en el sotobosque. Este fenómeno se explica por el hecho de que los cecidógenos en el dosel poseen menos especies de parasitoides asociadas con respecto a los del sotobosque. La diferencia en el tamaño del complejo de parasitoides, está influenciada por la menor densidad de cecidógenos y la ausencia de parasitoides generalistas. Tomando en cuenta que la dispersión es un factor importante para la coexistencia de las especies, se sugiere que la separación entre hospederos vegetales de la misma especie, las condiciones climáticas extremas y la asincronía fenológica de los hospederos, pueden limitar la dispersión de los parasitoides en el dosel y por tanto llevar a la reducción en la riqueza de especies de parasitoides asociadas a cecidógenos.

Las comunidades de cecidógenos entre estratos solo comparten una especie, la cual está asociada a una liana (*Serjania mexicana*), en ambos estratos la composición del complejo de parasitoides de este cecidógeno es similar, a excepción de la ausencia de *Tropicharis cecivora* que se encuentra restringida al sotobosque. La otra especie generalista, *Cecidellis inflativena*, esta presente en el dosel asociada solamente a *Serjania mexicana* y no interviene en los demás complejos de parasitoides.

La diversidad de cecidógenos y de parasitoides es superior en el sotobosque del APSL con respecto al PNM. Esto indica que las características de los bosques influyen en

la composición de las comunidades de cecidógenos y sus parasitoides. Estas características no pudieron ser determinadas, pero tomando en cuenta el grado de especificidad de los cecidógenos se sugiere que la diversidad de plantas hospederas tiene un efecto importante en la diversidad de las comunidades de cecidógenos y sus complejos de parasitoides.

Los parasitoides generalistas son compartidos entre ambos sotobosques, a pesar de no poseer cecidógenos y hospederos vegetales en común. Estos parasitoides presentan diferencias en la composición de su rango de hospederos en cada sitio y no en sus tasas de parasitismo o preferencia. La probabilidad de que existan especies crípticas dentro de los parasitoides generalistas (Smith *et al.* 2006) no se descarta en su totalidad, pero se ve reducida por el hecho de que en ambos bosques estas especies presentan un patrón similar en la asociación a sus hospederos.

5. Características de los complejos de parasitoides

La relación entre los rasgos morfológicos de las cecidias y los complejos de parasitoides, sugieren que a excepción del aumento en el número de tálamos, las características de las cecidias, no proveen protección efectiva contra los parasitoides. Esto es consistente con lo encontrado por Hawkins y Goeden (1984) para el caso de las cecidias de *Atriplex* spp (Diptera: Cecidomyiidae), y Hawkins y Gagné (1989) como patrón general de los Cecidomyiidae. Por otra parte, las barreras físicas como la

disposición y el número de los tálamos dentro de las cecidias y la presencia de cubiertas lignificadas, parecen ejercer una presión de selección hacia la especificidad de los complejos de parasitoides. Las plantas hospederas no afectan las interacciones entre los cecidógenos y sus parasitoides, aunque existe la posibilidad de que los parasitoides especialistas utilicen señales provenientes de las plantas, durante su proceso de reconocimiento de hospederos.

A partir de la información de los 35 cecidógenos estudiados, se observan los siguientes patrones generales. Primero, las tasas de parasitismo no dependen de la densidad de los hospederos como lo sugiere Cameron y Redfern (1978) o del número de especies de parasitoides asociados (Hawkins y Gagné 1989, Hawkins 1993). La escasa importancia de la densidad de los hospederos en las tasas de parasitismo también fue encontrada por Tschartnke (1992) para el complejo de parasitoides de *Giraudiella* sp (Diptera: Cecidomyiidae). Segundo, relación entre la densidad del cecidógeno y el número de especies de parasitoides presentes, concuerda con lo observado por Force (1974,1985), Hawkins y Goeden (1984), Tschartnke (1992), Stilling y Rossi (1994) y Briggs y Latta (2001). Esta relación se explica asumiendo que el incremento en la abundancia de hospederos, aumenta la probabilidad de repartición del recurso entre los miembros del complejo de parasitoides. Se sugiere, que la densidad de los cecidógenos esta asociada principalmente con la distribución de las plantas hospederas y a las características de dispersión de cada especie y no a la presión ejercida por los parasitoides. Para cada cecidógeno en particular, la respuesta denso dependiente o especie dependiente del parasitismo y el tamaño del complejo de parasitoides puede ser diferente del patrón general observado. Por ejemplo, el cecidógeno I de *Serjania mexicana*

presenta la mayor abundancia en los sotobosques y sólo posee cuatro especies de parasitoides asociados, en este caso, las observaciones realizadas sugieren que la limitante para la acumulación de especies es la corta duración de la fase larval del cecidógeno.

Los resultados apoyan la aseveración de que las características estructurales de las cecidias no determinan el tamaño de los complejos de parasitoides (Hawkins y Gagné 1989) ni el parasitismo (Hawkins y Goeden 1984). Por el contrario, la diversidad y complejidad de las cecidias parece influenciar el grado de especialización de los parasitoides asociados a cecidógenos. Esta especialización podría significar una ventaja evolutiva para los Cecidomyiidae inductores de agallas, reduciendo la posibilidad de competencia aparente. La competencia aparente ocurre cuando dos especies reducen sus poblaciones interactuando indirectamente a través de parasitoides o depredadores compartidos (Holt 1977). Bonsall y Hassell (1998) sugieren que este tipo de competencia es un factor importante para la estructuración de las comunidades. En las comunidades estudiadas, la probabilidad de interacciones indirectas es muy baja y las pocas especies de parasitoides que la llevan a cabo, parecen estar más asociadas a otros parasitoides del mismo gremio que a los fitófagos hospederos. El reducido potencial para competencia aparente, puede ser uno de los factores que permita la coexistencia de una gran diversidad de especies taxonómicamente relacionadas y con hábito semejante, como lo son los Cecidomyiidae inductores de agallas.

La coexistencia de los parasitoides especialistas asociados a cecidógenos es explicada por las diferencias en las estrategias competitivas (Force 1974) y balance entre la capacidad de dispersión y la capacidad competitiva de las especies de los complejos de

parasitoides (Briggs y Latto 2000). Estas características, hacen que los parasitoides respondan de manera diferencial a las condiciones ambientales siendo la clave de la coexistencia, la variación espacial en el ajuste de cada especie (Amarasekare y Nisbet 2001). La premisa subyacente a estas hipótesis es la heterogeneidad espacial (Hochberg y Hawkins 1993). En el caso de los cecidógenos en bosques tropicales, la heterogeneidad esta asociada a los patrones de distribución de las plantas hospederas, la presencia de brechas, el efecto de la perturbación y la emisión asincrónica de hojas entre hospederos vegetales de la misma especie (Mendoza 2001). La heterogeneidad en la distribución y asincronía de la aparición de cecidias, puede ser la responsable de la presencia continua de hospederos, necesaria para el desarrollo de los parasitoides especialistas dentro de las comunidades (Hawkins y Goeden 1984). Esta continuidad en la presencia de hospederos también podría ser la responsable del tamaño de los complejos de parasitoides asociados a cecidógenos.

CONCLUSIONES

1. Las redes tróficas de parasitoides asociadas a cecidógenos, están formadas por una serie de sub-redes independientes, en donde la interacción mediante parasitoides compartidos es relativamente escasa. La influencia de la “competencia aparente” entre cecidógenos es mínima entre sotobosques y prácticamente nula en el dosel.

2. Los complejos de parasitoides asociados a cecidógenos están compuestos principalmente por especies altamente especie – específicas. Los parasitoides generalistas representan una pequeña fracción del total de especies recuperadas y se encuentran restringidas al sotobosque.

3. Los parasitoides generalistas responden de manera diferente a los caracteres morfológicos de las cecidias. En general, estos presentan una mayor asociación con miembros del mismo gremio de parasitoides, que hacia los cecidógenos y plantas hospederas. Se sugiere que el comportamiento generalista esta ligado con el hiperparasitoidismo.

4. La mortalidad por efecto del parasitismo, se reduce por la presencia de cámaras múltiples dentro de las cecidias, mientras que los parasitoides generalistas son excluidos por las barreras físicas impuestas por la presencia de cubiertas lignificadas y cámaras múltiples.

5. Como patrón general, en los complejos de parasitoides de cecidógenos se observa que las tasas de parasitismo y el nivel de especificidad no son denso – dependientes ni especie – dependiente, pero la riqueza de los complejos de parasitoides varia positivamente con la densidad de los hospederos.

6. El tamaño de los complejos y la diversidad de parasitoides es mayor en el sotobosque que en el dosel, a pesar de que los cecidógenos presentan una relación inversa. Las diferencias en estas características puede ser ocasionadas por factores que dificultan la dispersión de los parasitoides y por tanto la coexistencia de los las especies especialistas dentro de los complejos asociados a los cecidógenos en el dosel.

7. Entre el dosel y el sotobosque existe una estratificación casi completa tanto en cecidógenos como en parasitoides. Las únicas especies de parasitoides compartidas entre estratos, se encuentran asociadas a un cecidógeno que ataca al mismo hospedero vegetal tanto en el sotobosque como en el dosel.

RECOMENDACIONES

La influencia de factores ambientales, los cambios en la composición florística, la perturbación y los patrones metapoblacionales en las comunidades de cecidógenos y parasitoides, puede ser estudiada utilizando dos enfoques. Primero, el establecimiento de varias parcelas dentro de una misma localidad como unidades muestrales; sin embargo esto significa una labor bastante intensiva tanto en la colecta de las cecidias como en el procesamiento de las muestras, pero brindaría un conocimiento más completo del sistema. Segundo, la selección de un subgrupo de especies de cecidógenos (un compartimiento de la red trófica) y realizar las observaciones en un área más amplia.

Un paso previo al estudio de las comunidades esta representado por el conocimiento de la taxonomía de las especies que conforman estas comunidades. En este sentido, se hacen necesarios los estudios taxonómicos básicos acerca de la fauna de los hospederos (Cecidomyiidae) y de los parasitoides, especialmente de Tetrastichinae (Eulophidae) que representa cerca de un cuarto de las especies asociadas a cecidógenos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALTHOFF, D.M. 2003. Does parasitoid attack strategy influence host specificity? A test with new world braconids. *Ecological Entomology*, **28**: 500 – 502.
- AMARASEKARE, P. y NISBET, R.M. 2001. Spatial heterogeneity, source – sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *American Naturalist*, **158**: 572 – 584.
- ASKEW, R.R. 1975. The organization of chalcid dominated parasitoid communities centred upon endophytic host. En P.W. Price, ed., *Evolutionary Strategies of Parasitoids*, pp. 130 – 153. New York.
- ASKEW, R.R. 1980. The diversity of insect communities in leafmines and plant galls. *Journal of Animal Ecology*, **49** : 817 – 829.
- ASKEW, R.R. y SHAW, M.R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. En J.K. Waage and D. Greathead, eds. *Insect Parasitoids*, pp. 225 – 264. Academic Press, London.
- BASSET, Y., HORLYCK, V. y WRIGHT, J. 2003. Studying forest canopies from above: the international canopy crane network. STRI. UNEP. Panamá, Panamá.
- BONSALL, M.B. y HASSELL, M.P. 1998. Population dynamics of apparent competition in a host-parasitoid assemblage. *Journal of Animal Ecology*, **67** : 918 - 929.
- BOUCEK, Z. 1986. Taxonomic study of chalcidoid wasps (Hymenoptera) associated with gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) on mango trees. *Bulletin of Entomological Research* **76**: 393 – 407.
- BOUCEK, Z. 1993. New taxa of North American Pteromalidae and Tetracampidae (Hymenoptera), with notes. *Journal of Natural History*, **27**: 1239 - 1313.
- BOUCEK, Z. y HEYDON, S.L. 1997. Pteromalidae. Pages 541 - 692 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Woolley, J.B (editors). *Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.

- BRIGGS, C.J. y LATTO, J. 2000. The effect of dispersal on the population dynamics of a gall - forming midge and its parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 96 - 105.
- BRIGGS, C.J. y LATTO, J. 2001. Interactions between the egg and larval parasitoids of a gall forming midge and their impact on the host. *Ecological Entomology*, **26**: 109 - 116.
- CAMARGO, J.A. 1993. Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interactions?. *Journal of Theoretical Biology*, **161**: 537 - 542.
- CAMERON, R.A.D. y REDFERN, M. 1978. Population dynamics of two hymenopteran parasites of the yew gall midge *Taxomyia taxi* (Inchbald). *Ecological Entomology*, **3**: 265 - 272.
- CHAO, A., CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K. y SHEN, T.-J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**: 148-159.
- CHAO, A. and SHEN, T.J. 2005. Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). Program and User's Guide published at <http://chao.stat.nthu.tw>.
- COHEN, J.E., BEAVER, R.A., COUSINS, S.H., DEANGELIS, D.L., GOLDWASSER, L., HEONG, K.L., HOLT, R.D., KOHN, A.J., LAWTON, J.H., MARTINEZ, N., O'MALLEY, R., PAGE, L.M., PATTEN, B.C., PIMM, S.L., POLIS, G.A., REJMANEK, M., SHOENER, T.W., SCHOENLY, K., SPRULES, W.G., TEAL, J.M., ULANOWICZ, R.E., WARREN, P.H., WILBUR, H.M. y YODZIS, P. 1993. Improving food webs. *Ecology*, **74**: 252 - 258.
- CORNELL, H.V. 1990. Survivorship, life history, and concealment. A comparison of leaf miners and gall formers. *American Naturalist*, **136**: 581 - 597.
- CRAIG, T.P. 1994. Effects of intraspecific plant variation on parasitoid communities. In *Parasitoid Community Ecology* (Hawkins, B.A. and Sheenan, W. eds), pp. 205 - 227, Oxford University Press.
- DAWAH, H.A., HAWKINS, B.A. y CLARIDGE, M.F. 1995. Structure of the parasitoid communities of grass-feeding chalcid wasp. *Journal of Animal Ecology*, **64** : 708 - 720.
- DAWAH, H. A. y ROTHFRITZ, H. 1996. Generic-level identification of final instar larvae of Eurytomidae and their parasitoids associated with grasses (Poaceae) in N.W. Europe (Hymenoptera: Braconidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ichneumonidae, Pteromalidae). *Journal of Natural History*, **30**: 1517 - 1526.
- DIGIULIO, J.A. 1997. Eurytomidae. Pages 477 - 495 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Woolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.

- EHLER, L.E. 1992. Guild analysis in biological control. *Environmental Entomology*, **21**: 26 - 40.
- FARIA, F.F. y FERREIRA, R. 2003. Complex interaction involving a gall midge *Myrciamyia maricaensis* Maia (Diptera, Cecidomyiidae), phytophagous modifiers and parasitoids. *Revista Brasileira de Zoologia*, **20**: 433 – 437.
- FORCE, D.C. 1974. Ecology of insect host-parasitoid communities. *Science*, **184**: 624 - 632.
- FORCE, D.C. 1985. Competition among parasitoids of endophytic hosts. *American Naturalist*, **126**: 440 - 444.
- FORCE, D.C. y MORIARTY, D.J. 1988. Effects of patch scale on density-dependence and species-dependence in two host-parasitoid systems. *Oecologia*, **76**: 439 – 444.
- GAGNÉ, R. J. 1994. The gall midges of the neotropical region. Cornell University Press, Ithaca, N. Y. 352p.
- GIBSON, G. A. P. 1995. Parasitic wasp of the subfamily Eupelminae: classification and revision of world genera (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *Memoirs on Entomology*, International **5**, 421 pp.
- GIBSON, G.A.P. 1997a. Morphology and terminology. Pages 16 - 44 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Woolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- GIBSON, G. A. P 1997b. Eupelmidae. Pages 430 - 476 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Woolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- GODFRAY, H.C.J. 1994. Parasitoids, behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press. Princeton. 473pp.
- GODFRAY, H.C.J., LEWIS, O.T. y MEMMOT, J. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.*, **354**: 1811 – 1824.
- GOTELLI, N.J. y GRAVES, G.R. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press. Washington.
- GOTELLI, N.J. y G.L. ENSTMINGER. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.

- GRISSELL, E. E. 1997. Torymidae. Pages 709 - 725 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Wolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- GRISSELL, E.E. y SCHAUFF, M.E. 1997. Superfamily Chalcidoidea. Pages 45 - 116 in: : Gibson, G.A.P, Huber, J and Woolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- HANSSON, C. 1998. A new genus and species of Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae) from the Neotropical region. *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, **100**: 689 - 694.
- HANSSON, C. 2002. Eulophidae of Costa Rica, 1. *Memoirs of the American Entomological Institute*, **67**: 1 - 290.
- HANSSON C. 2004. Eulophidae of Costa Rica. 2. *Memoirs of the American Entomological Institute*, **75**: 1 - 536.
- HANSSON, C. 2005. *Klyngon* gen. nov. (Hymenoptera: Eulophidae) with two new species from Costa Rica. *Acta Societatis Zoologica Bohemica*, **69**: 131 - 136.
- HASSELL, M.P. y MAY, R.M. 1986. Generalist and specialist natural enemies in insect predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology*, **55**: 923 - 940.
- HAWKINS, B.A. 1988. Species diversity in the third and fourth trophic levels: Patterns and mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, **57**: 137 - 162.
- HAWKINS, B.A. 1990. Global patterns of parasitoid assemblage size. *Journal of Animal Ecology*, **59**: 57 - 72.
- HAWKINS, B.A. 1993. Parasitoid species richness, host mortality and biological control. *American Naturalist*, **141**: 634 - 641.
- HAWKINS, B.A. 1994. Pattern and process in host - parasitoid interaction. Cambridge University Press. Cambridge U.K. 190pp.
- HAWKINS, B.A. and Gagné, R.J. 1989. Determinants of assemblage size for the parasitoids of Cecidomyiidae. *Oecologia*, **81**: 75 - 88.
- HAWKINS, B.A. y Goeden, R.D. 1984. Organization of a parasitoid community associated with a complex of galls on *Atriplex* spp. in southern California. *Ecological Entomology*, **9**: 271 - 292.
- HAWKINS, B.A. y LAWTON, J. J. 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature*, **326**: 788 - 790.

- HAWKINS, B.A. y MILLS, N.J. 1996. Variability in parasitoid community structure. *Journal of Animal Ecology*, **65**: 501 – 516.
- HAWKINS, B.A., ASKEW, R.R. y SHAW, M.R. 1990. Influences of host feeding - niche and food plant type on generalist and specialist parasitoids. *Ecological Entomology*, **15**: 275 - 280.
- HAYAT, M. 1983. The genera of Aphelinidae (Hymenoptera) of the world. *Systematic Entomology*, **8**: 63 - 102.
- HENNEICKE, K., DAWAH, H. A. y JERVIS, M. A. 1992. Taxonomy and biology of final - instar larvae of some Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with grasses in the UK. *Journal of Natural History*, **26**: 1047 - 1087.
- HEYDON, S. L. 1994. Taxonomic changes in nearctic Pteromalidae, II. New synonymy and four new genera (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proceeding of Entomological Society of Washington*, **96**: 323 - 338.
- HEYDON, S. L. y HANSON, P. E. 2005. A first review of the Coelocybinae of the New World (Hymenoptera: Pteromalidae). *Acta Societatis Zoologica Bohemica*, **69**: 147 - 166.
- HOLT, R.D. 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, **12**: 197 – 229.
- HUTCHESON, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, **29**: 151 - 154.
- LEWIS, O.T, MEMMOTT, J., LASALLE, J., LYALL, C.H.C, WHITEFOORD, C. y GODFRAY, H.C.J. 2002. Structure of a diverse tropical forest insect - parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **71**: 855 - 873.
- LLÁCER, E., URBANEJA, A., GARRIDO, A. y JACAS, J. A. 2005. Morphology and development of immature stages of *Galeopsomyia fausta* (Hymenoptera: Eulophidae: Tetrastichinae). *Annals of the Entomological Society of America*, **98**: 747 - 753.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 179 pp.
- MARCHOSKY, R.J. y GRAIG, T.P. 2004. Gall size dependent survival for *Asphondylia atriplicis* (Diptera: Cecidomyiidae) on *Atriplex canescens*. *Environmental Entomology*, **33**: 709 - 719.
- MARSH, P. M. 1998. Doryctinae. Pág. 211 - 238 en: Wharton, R.A., Marsh, P.M. y Sharkey, M.J. Manual para los géneros de la familia Braconidae (Hymenoptera) del nuevo mundo. (Trad. Imelda Mercado). The International Society of Hymenopterist. Washington, DC.

- MEDIANERO, E. 1999. Riqueza de insectos formadores de agallas en dos zonas ecológicas tropicales. Tesis. Universidad de Panamá, Panamá, Panamá. 68 pp.
- MEDIANERO, E. y BARRIOS, H. 2001. Riqueza de insectos cecidógenos en el dosel y sotobosque de dos zonas ecológicas en Panamá. *Scientia* (Panamá), **16** (1): 17 – 42.
- MEDIANERO, E. VALDERRAMA, A. y BARRIOS, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de cecidias en el dosel y sotobosque el bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s), **89**: 153 - 168.
- MENDOCA, M.S. 2001. Galling insect diversity patterns: the resources synchronisation hipótesis. *Oikos*, **95**: 171 – 176.
- MEMMOTT, J. y GODFRAY, H.C.J. 1994. The use and construction of parasitoid webs. In *Parasitoid Community Ecology* (Hawkins, B.A. and Sheenan, W. eds), pp. 300 - 318, Oxford University Press.
- MEMMOTT, J., GODFRAY, H.C.J. y GAULD, I.D. 1994. The structure of a tropical host - parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **63**: 521 - 540.
- MILL, N.J. 1993. Species richness and structure in the parasitoid complexes of tortricoid hosts. *Journal of Animal Ecology*, **62**: 45 – 58.
- MÜLLER, C., ADRIAANSE, I.C.T., BELSHAW, R. y GODFRAY, H.C.J. 1999. The structure of an aphid – parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **68**: 346 – 370.
- PARNELL, J. R. 1963. Three gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) and their parasites found in the pods of broom (*Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **115**; 261 - 275.
- PARNELL, J. R. 1964a. The parasitic complex of the two seed beetles *Bruchidius ater* (Marsham) (Coleoptera: Bruchidae) and *Apion fuscirostre* Fabricius (Coleoptera: Curculionidae). *Transaction of the Royal Entomological Society of London*, **116**: 73 - 88.
- PARNELL, J. R. 1964b. Investigations on the biology and larval morphology of the insects associated with the galls of *Asphondylia sarothamni* H. Loew (Diptera: Cecidomyiidae) on broom (*Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **116**: 255 - 273.
- PAYNE, L.X., SCHINDLER, D.E., PARRISH, J.K y TEMPLE, S.A. 2005. Quantifying spatial pattern with evenness indices. *Ecological Applications*, **15**: 507 - 520.
- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**: 53 – 74.

- PLANTARD, O. y HOCHBERG, M.E. 1998. Factors affecting parasitism in the oak-galler *Neuroterus quercusbaccarum* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oikos*, **81**: 289 – 298.
- POLIS, G. A., MYERS, C.A. y HOLT, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 297 - 330.
- PRICE, P.W. 1984. *Insect Ecology*, 2nd ed. J. Wiley, New York.
- PRICE, P.W. y PSCHORN-WALCHER, H. 1988. Are galling insects better protected against parasitoids than exposed feeders? A test using tenthredinid sawflies. *Ecological Entomology*, **13**: 195 – 205.
- PRICE, P.W., FERNANDES, G.W. y WARING, G.L. 1987. Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, **16**: 15 - 24.
- ROTT, A.S. y GODFRAY, H.C.J. 2000. The structure of leaf miner parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 274 – 289.
- SCHAUFF, M.E., LASALLE, J. y COOTE, L. D. 1997. Eulophidae. Pages 327 - 429 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Wolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- SCHÖNROGGE, K. y CRAWLEY, M.J. 2000. Quantitative webs as a means of assessing the impact of alien insects. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 841 – 868.
- SHARKEY, M. J. 1998. Clave para subfamilia. Pág. 41 - 68 en: Wharton, R.A., Marsh, P.M. y Sharkey, M.J. Manual para los géneros de la familia Braconidae (Hymenoptera) del nuevo mundo. (Trad. Imelda Mercado). The International Society of Hymenopterist. Washington, DC.
- SHORT, J. R. T. 1952. The morphology of the head of larval Hymenoptera with special reference to the head of Ichneumonoidea, including a classification of the final instar larvae of the Braconidae. *Transactions of the Entomological Society of London*, **103**: 27 - 84.
- SMITH, B. y WILSON, J.B. 1996. A costumer's guide to evenness indices. *Oikos*, **76**: 70 - 82.
- SMITH, M.A., WOODLY, N.E., JANZEN, D.H., HALLWACH, W. y HERBERT, P.D. 2006. DNA barcodes reveal cryptic host = specificity within the presumed polyphagous member of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**: 3657 – 3662.

- SONÉ, K. 1986. Ecology of host-parasitoid community in the pine needle gall midge *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera, Cecidomyiidae). *Journal of Applied Entomology*, **102**: 516 – 527.
- STEHR, F. W. 1987. Immature Insects, Vol. 2. Kendall: Hunt Publishing Company. 975pp.
- STILLING, P. y ROSSI, A.M. 1994. The window of parasitoid vulnerability to hyperparasitism: template for parasitoid complex structure. In Parasitoid Community Ecology (Hawkins, B.A. and Sheenan, W. eds), pp. 228 - 244, Oxford University Press.
- STONE, G. H. y COOK, J. M. 1998. The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**: 979 - 988.
- STONE, G.N. y SCHÖNRÖGGE, K. 2003. The adaptative significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, **18** : 512 - 522.
- TOKUDA, M., TABUCHI, K., YUKAWA, J. y AMANO, H. 2004. Inter- and intraspecific comparison between *Asteralobia* gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) causing axillary bud galls on *Ilex* species (Aquifoliaceae): species identification, host range, and mode of speciation. *Annals of the Entomological Society of America*, **97**: 957 - 970.
- TSCHARTNKE, T. 1992. Coexistence, tritrophic interactions and density dependence in a species-rich parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 59 - 67.
- VALLADARES, G. R., SALVO, A. y GODFRAY, H.C.J. 2001. Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research*, **16**: 925 - 939.
- WEIS, A.E. 1982. Use of symbiotic fungus by the gall maker *Asteromyia carbonifera* to inhibit attack by the parasitoid *Torymus capite*. *Ecology*, **63**: 1602 – 1605.
- WEIS, A.E. 1983. Patterns of parasitism by *Torymus capite* on host distributed in small patches. *Journal of Animal Ecology*, **52**: 867 - 877.
- WINEMILLER, K.O. y E.R. PIANKA. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, **60**: 27-55.
- WILSON, H.B., HASSELL, M.P.y GODFRAY, H.C.J. 1996. Host-parasitoid food webs: dynamics, persistence and invasion. *American Naturalist*, **148**: 787 - 806.
- WOOLEY, J. B. 1997. Aphelinidae. Pages 134 - 150 in: Gibson, G.A.P, Huber, J and Wolley, J.B (editors). Annotated keys to the nearctic Chalcidoidea. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.