



UNIVERSIDAD DE PANAMÁ

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA

**INTERACCIÓN ENTRE ESPECIES DE HELICONIINAE (LEPIDOPTERA:
NYMPHALIDAE)
Y PARASITOIDES DE HUEVOS EN CONDICIONES SEMI CONTROLADAS.**

SAMUEL VALDÉS DÍAZ

**TESIS PRESENTADA COMO UNO DE LOS REQUISITOS PARA OPTAR AL GRADO
DE MAGISTER EN CIENCIAS CON ÉNFASIS EN ENTOMOLOGÍA**

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ.

2024

DEDICATORIA

A Dione Isabella, para que pueda volar
lejos y alto.

AGRADECIMIENTOS

Al Profesor Dr. Bruno Zachrisson, asesor de la tesis y a los profesores Dr. Edwin Domínguez y Dr. José Loaiza del jurado de la tesis, por sus comentarios y sugerencias, para mejorar y complementar el presente trabajo.

Al comprometido personal del Mariposario Cerro La Vieja, Oris Rodríguez, Melisa Morán y Luis Alberto Acevedo, por su constante apoyo y soporte para la colecta de muestras, por todo el amor y dedicación que ponen cada día al cuidado de las diferentes especies de mariposas multiplicadas en el mariposario.

A mi amigo y hermano, Rito Herrera Vega y Betzaida Bernal por su orientación y asesoría que permitieron completar el análisis molecular de las muestras.

Un especial agradecimiento a Marelys Torres, que desde el primer día creyó que esto si era posible y me ha acompañado hasta el final, dándome ánimos cuando más lo necesitaba.

A todos los compañeros y profesores de la Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá, gracias.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
ÍNDICE GENERAL.....	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	viii
ABREVIATURAS.....	ix
RESUMEN.....	x
SUMMARY.....	xii
DEDICATORIA.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
ÍNDICE GENERAL.....	4
ABREVIATURAS.....	9
RESUMEN.....	10
SUMMARY.....	11
1. INTRODUCCIÓN.....	12
2. OBJETIVOS.....	14
2.1. Objetivo General.....	14
2.1.1. Objetivos específicos.....	14
2.1.1.1. Identificar y caracterizar morfológica y molecularmente el complejo de parasitoides de huevos de Heliconiinae.....	14
2.1.1.2. Determinar la tasa de parasitismo asociada a las diferentes estrategias de oviposición de las especies de Heliconiinae.....	14
2.1.1.3. Comparar la comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae, considerando las estrategias de oviposición.....	14

2.1.1.4. Identificar las interacciones biológicas entre las especies de parasitoides de huevo y las especies de Heliconiinae.	14
3. HIPOTESIS DE TRABAJO.....	14
4. REVISIÓN DE LA LITERATURA	15
4.1. Análisis y perspectiva actual del control biológico de insectos plagas y su impacto del parasitismo de huevos de Heliconiinae, como limitante para el establecimiento de mariposarios.	15
4.2. Parasitoides como modelos para el estudio de la ecología del comportamiento y de las interacciones tróficas “Plantas-Huevos de Heliconiinae-Parasitoides de huevos”.	16
4.3. Diversidad de Nymphalidae (Heliconiinae) y su funcionalidad en la preservación de áreas protegidas en Panamá.	17
4.3.1. Subfamilia Heliconiinae.....	18
4.4. Antecedentes de la multiplicación de mariposas diurnas (Nymphalidae: Heliconiinae) en condiciones bióticas y abióticas semi controlada, como actividad comercial.	20
4.5. Limitación de la producción de especies de Lepidóptera en condiciones semi controladas por el parasitismo de huevos.....	21
4.6. El modelo “Heliconiinae-Passiflora” y su aporte a los servicios sistémicos y forestales.....	22
5. MATERIAL Y MÉTODOS	23
5.1. Recolección de adultos de Heliconiinae (Nymphalidae) en áreas protegidas o poco alteradas.....	23
5.2. Manejo y cría de las especies de Heliconiinae en condiciones semi controladas.	25
5.3. Recolección de huevos de Heliconiinae en el ambiente semi controlado (Casa de Malla).	26
5.4. Identificación por medio de la taxonomía integrativa de las especies de parasitoides de huevos de Heliconiinae.	26
5.4.1. Identificación taxonómica de los parasitoides de huevos de las especies de Heliconiinae, por medio de caracteres morfológicos relevantes.	27
5.4.2. Análisis molecular de los parasitoides recolectados en huevos de	

Heliconiinae.	28
5.5. Análisis biológicos y diversidad de las especies de Heliconiinae y del complejo de parasitoides de huevos.	28
5.5.1. Determinación de la tasa de parasitismo de las especies emergidas de los huevos de Heliconiinae.	28
5.5.2. Análisis de diversidad del complejo de especies de parasitoides emergidos de huevos de Heliconiinae.	29
5.5.3. Análisis estadístico.	29
5.5.4. Análisis de la red bipartita.	29
5.5.5. Conectancia.	30
5.5.6. Conectancia ponderada.	30
5.5.7. Densidad de enlaces de la red trófica de parasitoides de Heliconiinae.	31
5.5.8. Coeficiente de especialización $H2'$	31
5.5.9. Modularidad.	31
5.6. Competencia aparente y traslape de nicho ecológico.	32
5.7. Modelos nulos.	32
6. RESULTADOS.	33
6.1. Caracterización morfológica y molecular de parasitoides de Heliconiinae.	33
7. Relación de la tasa de parasitismo asociada a la estrategia de oviposición de las especies de Heliconiinae.	50
7.1. Comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae.	52
.....	54
7.2. Interacciones biológicas entre parasitoides de huevo y las especies de Heliconiinae.	55
7.3. Topología de la red de relaciones tróficas.	56
7.3.1. Conectancia.	57
7.3.2. Conectancia ponderada	58
7.3.3. Densidad de enlaces	58
7.3.4. Coeficiente de especialización $H2'$	58
8. DISCUSIÓN.	61
8.1. Nuevos registros de interacción la "parasitoide-huésped" en especies de Heliconiinae.	61

8.2. Tasa de parasitismo asociada a las diferentes estrategias de oviposición de las especies de Heliconiinae.	62
8.3. Interacciones biológicas entre las especies de parasitoides de huevo y las especies de Heliconiinae.	64
9. CONCLUSIONES	65
10. RECOMENDACIONES	66
11. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	67

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Relación entre especie de Heliconiinae, planta hospedante y estrategia de oviposición. .	25
Tabla 2. Número total de huevos, frecuencia relativa y tasa de parasitismo por especie de Heliconiinae	50
Tabla 3. Resultados de análisis GLM para las variables mes y planta hospedante.....	52
Tabla 4. Principales índices de diversidad alfa de parasitoides de huevos de Heliconiinae	53
Tabla 5. Nuevos reportes de interacciones tróficas entre parasitoides y huevos de Heliconiinae .	55
Tabla 6. Resultados del análisis topológico mediante un modelo nulo de la red de relaciones tróficas de parasitoides de Heliconiinae.....	57

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Instalaciones y ubicación del mariposario Cerro La Vieja	24
Figura 2. Envases con posturas de Heliconiinae, utilizados para la colecta diaria de huevos.	26
Figura 3. Caracteres diagnósticos de <i>Trichogramma soberania</i>	34
Figura 4. Gráfica de distancias del marcador COI-5P, utilizando el modelo de distancias Kimura 2 con secuencias de <i>Trichogramma soberania</i>	35
Figura 5. Caracteres diagnósticos de <i>Telenomus</i> sp.1.....	37
Figura 6. Gráfica de distancias del marcador COI-5P utilizando el modelo de distancias Kimura 2,	

con secuencias de <i>Telenomus</i> sp..	38
Figura 7. Características diagnósticas de <i>Telenomus</i> sp. 2..	40
Figura 8. Gráfica de distancias del marcador COI-5P utilizando el modelo de distancias Kimura 2.	41
Figura 9. Caracteres diagnósticos de <i>Encarsia</i> sp.....	43
Figura 10. Caracteres diagnósticos de <i>Ooencyrtus</i> aff. <i>punguis</i>	45
Figura 11. Gráfica de distancias del marcador COI-5P utilizando el modelo de distancias Kimura 2, con secuencias de <i>Ooencyrtus</i> aff. <i>punguis</i>	46
Figura 12. Vista lateral de adulto de Eucoilinae, recolectado en huevos de <i>Heliconius melpomene</i>	48
Figura 13. Caracteres diagnósticos de <i>Mymaromma</i> sp..	49
Figura 14. Gráfico de la prueba de ANDEVA para la tasa de parasitismo	51
Figura 15. Curva de rarefacción de especies de parasitoides de Heliconiinae.....	53
Figura 16. Frecuencia relativa de parasitoides de huevos de Heliconiinae.....	54
Figura 17. Red bipartita de relaciones tróficas entre parasitoides de huevos y mariposas de la subfamilia Heliconiinae, en el Mariposario Cerro La Vieja.	56
Figura 18. Gráfico de modularidad de la red.	59
Figura 19. Traslape de nicho de la comunidad de parasitoides de Heliconiinae.	60

ABREVIATURAS

CBA: Control Biológico Aumentativo.

MiAmbiente: Ministerio de Ambiente.

MIUP: Museo de Invertebrados G. B. Fairchild de la Universidad de Panamá.

PCMET: Programa Centroamericano de Maestría en Entomología.

STRI: Smithsonian Tropical Research Institute.

RESUMEN

La investigación propuesta estudia la interacción entre las especies de Heliconiinae y los parasitoides de huevos en condiciones semicontroladas, en el Mariposario Cerro La Vieja, Coclé, Panamá. Por lo que, se realizaron muestreos durante tres años, recolectando 1,235 individuos de parasitoides de huevos, distribuidos en siete especies pertenecientes a cinco géneros y seis familias. Los resultados del estudio indican una fuerte dominancia de la especie *Trichogramma soberania*, la cual representó el 79% de los individuos recolectados. El análisis de la tasa de parasitismo reveló diferencias significativas entre las estrategias de oviposición de los Heliconiinae. Específicamente, se observó una tasa de parasitismo elevada en especies que ovipositan individualmente. Condición que sugiere que la estrategia de oviposición influye directamente en la vulnerabilidad de los huevos al parasitismo, cuando son ovipositados individualmente. Además, el estudio identificó una relación positiva entre la postura de huevos individuales en *Passiflora seemannii*, en condiciones climáticas en donde la precipitación pluviométrica es reducida y elevadas temperaturas. La estructura de la red trófica identificó tres módulos o subgrupos que describen patrones de asociación entre Heliconiinae y el complejo de parasitoides de huevos, presentando un elevado grado de especialización en las interacciones tróficas observadas. Por otra parte, la conectancia y la densidad de enlaces de la red fueron significativamente menores de lo esperado, en condiciones de un modelo aleatorio, lo que indica la existencia de barreras o competencia entre especies de parasitoides. El reducido nivel de conectancia se confirma en redes antagonistas y puede confirmar la estabilidad de la red trófica, reduciendo el impacto de posibles extinciones locales. El análisis de modularidad no permitió identificar asociaciones exclusivas entre parasitoides de huevos de Heliconiinae, ovipositados en grupo o individualmente, lo que indica un traslape de nicho representativo entre las especies de parasitoides. Las conclusiones de este estudio, indica la complejidad de las interacciones ecológicas en la red trófica, entre los parasitoides identificados y las especies de Heliconiinae. La profundidad de esta investigación amerita el desarrollo de futuras investigaciones.

SUMMARY

The proposed research examines the interaction between Heliconiinae species and egg parasitoids under semi-controlled conditions at the Cerro La Vieja Butterfly Farm in Coclé, Panama. Sampling was conducted over three years, collecting 1,235 egg parasitoid individuals distributed across seven species belonging to five genera and six families. The study results indicate a strong dominance of the species *Trichogramma soberania*, which accounted for 79% of the individuals collected.

The analysis of parasitism rates revealed significant differences based on the oviposition strategies of Heliconiinae. Specifically, a high parasitism rate was observed in species that lay eggs individually, suggesting that the oviposition strategy directly influences the vulnerability of eggs to parasitism when laid singly. Additionally, the study identified a positive relationship between individual egg-laying on *Passiflora seemannii* under climatic conditions of reduced rainfall and elevated temperatures.

The structure of the trophic network identified three modules or subgroups that describe association patterns between Heliconiinae and the egg parasitoid complex, demonstrating a high degree of specialization in the observed trophic interactions. Furthermore, the connectivity and link density of the network were significantly lower than expected under a random model, indicating the presence of barriers or competition among parasitoid species. The reduced connectivity level, consistent with antagonistic networks, may confirm the trophic network's stability, mitigating the impact of potential local extinctions.

The modularity analysis did not identify exclusive associations between egg parasitoids of Heliconiinae laid in groups or individually, indicating a representative niche overlap among parasitoid species.

The conclusions of this study highlight the complexity of ecological interactions within the trophic network between the identified parasitoids and Heliconiinae species. The depth of this research underscores the need for further investigations to build on these findings.

1. INTRODUCCIÓN

La subfamilia Heliconiinae ha sido objeto de un amplio estudio en varios aspectos bioecológicos durante los últimos 160 años, que comprende más de 700 publicaciones científicas (Bates, 1862; Jiggins, 2017). En donde se destaca su importancia como modelo en estudios evolutivos (Mallet y Joron, 1999), ecológicos (Gilbert, 1991; Schluter, 2000) y comportamentales (Deinert et al., 1994), entre otros. Las relaciones filogenéticas de los miembros de Heliconiinae se han analizado desde una perspectiva morfológica (Penz 1999; Penz y Peggie, 2003) y molecular (Brower y Egan, 1997; Beltrán et al., 2002, 2007; Kozak et al., 2015), reconociendo cuatro tribus: Acraeini, Heliconiinae, Argynnnini y Vagrantini.

La tribu Heliconiinae que incluye los géneros *Philaethria* Billberg, 1820, *Podotricha* Michener, 1942, *Dryas* Hübner, (1807), *Dryadula* Michener, 1942, *Dione* Hübner, (1819), *Agraulis* Boisduval y Le Conte, (1835), *Eueides* Hübner, 1816, y *Heliconius* Kluk, 1780, de los cuales el último es el más diverso, con aproximadamente 45 especies y 200 subespecies (Lamas, 2004; Kozak et al., 2015; Zhang et al., 2019). Todas las especies de Heliconiinae tienen como plantas hospederas miembros de las Passifloraceae, principalmente *Passiflora* L. (de Castro et al. 2018). Estas evidencias se reflejan a través del elevado número de estudios relacionados con la coevolución entre mariposas y plantas hospederas, considerando la interacción “Passiflora-Heliconiinae” como modelo de estudio (Ehrlich y Raven 1964; Gilbert 1972; Benson et al. 1975; de Castro et al. 2018). Sin embargo, poco se conoce sobre la interacción tri trófica, que involucra a las especies de Heliconiinae y los parasitoides de huevos.

De esta manera, la relevancia de las estrategias relacionadas con la oviposición de especies de Heliconiinae, detalla si los huevos se presentan en masas de huevos o dispersos (Chew y Robbins, 1984). Algunos autores han sugerido que la disposición de los huevos sea agrupados o individuales y dispersos sobre la planta, es una adaptación para activar los mecanismos de defensa de las plantas al ataque de insectos (Heliconiinae), promoviendo la liberación de compuestos químicos volátiles (Stamp, 1980; Berteaux et al., 2020); este proceso también puede influir en la actividad asociada con las hormigas del género *Ectatomma* sp.

(Apple y Fenner, 2001; Smiley, 1986). La estrategia del comportamiento de la oviposición de huevos agrupados sobre la planta hospedante de óptima calidad nutricional destaca, la reducción del tiempo de búsqueda y la probabilidad de que ocurra la depredación de huevos de *Heliconiinae*. (Stamp, 1980).

La diversidad de parasitoides de huevos de lepidópteros esta influenciada por las características morfológicas, fisiológicas y nutricionales de los huevos del insecto hospedante; aunado al tamaño y a la cantidad de huevos ovipositados. No obstante, la mayor parte de la información disponible sobre parasitoides de huevos, que abarcan a las principales familias consideradas en los programas de control biológico, entre estas las familias *Trichogrammatidae*, *Encyrtidae*, *Mymaridae*, *Eupelmidae* y *Scelionidae* y *Platygastridae*, interactúan con insectos de importancia económica para la agricultura. Sin embargo, a la fecha no existe información que relacione la interacción entre los huevos de las especies de *Heliconiinae* y la tasa de parasitismo de estos.

El tema abordado en el presente estudio fortalece la sinergia con otras líneas de investigación, aportando valor agregado a los "Servicios Sistémicos en Ecosistemas Forestales", en donde las áreas protegidas como lo son los parques nacionales, se pueden considerar reservorios de parasitoides, que posteriormente en base a investigaciones que abarcan estudios sobre la "bioecología" podría incorporarse a los programas de control biológico aumentativo. Por lo expuesto, la posibilidad de generar recursos financieros que benefician directa e indirectamente a la sociedad, lo cual propicia la empleomanía entre otros aspectos socioeconómicos, por medio de iniciativas como lo es la implementación de "Starups", que se transforman en empresas. En este sentido, las innovaciones tecnológicas generadas a partir del presente estudio potencializan el establecimiento de empresas dirigidas a la multiplicación y liberación de agentes de control biológico de insectos-plagas, específicamente los macrobiológicos (parasitoides y depredadores). No menos importante es el desarrollo empresarial, con aporte al eco y agroturismo por medio del establecimiento de mariposarios, en áreas rurales y/o zonas de amortiguamiento de áreas protegidas. Las iniciativas mencionadas, se consideran tendencias actuales de mercado. Por lo cual el presente estudio, tuvo entre sus objetivos determinar la interacción entre la diversidad de parasitoides de huevos y la estrategia de oviposición de las especies de *Heliconiinae*; aportando elementos que permitan entender la dinámica de la interacción "Huésped (huevos

de Heliconiinae)-Parasitoide". La convergencia de los objetivos previamente citados permite caracterizar la referida interacción, en donde se consideran diferentes estrategias reproductivas, con especial énfasis en el comportamiento de oviposición, en condiciones bióticas y abióticas en condiciones semi controladas (casas de vegetación).

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Caracterizar el ensamblaje de parasitoides de huevos de las especies de Heliconiinae con estrategias reproductivas diferentes, en condiciones semi controladas.

2.1.1. Objetivos específicos

- 2.1.1.1. Identificar, caracterizar morfológica y molecularmente el complejo de parasitoides de huevos de Heliconiinae.
- 2.1.1.2. Determinar la tasa de parasitismo asociada a las diferentes estrategias de oviposición de las especies de Heliconiinae.
- 2.1.1.3. Comparar la comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae, considerando las estrategias de oviposición.
- 2.1.1.4. Identificar las interacciones biológicas entre las especies de parasitoides de huevo y las especies de Heliconiinae.

3. HIPOTESIS DE TRABAJO

Hi: La estrategia de oviposición de las hembras de las especies de Heliconiinae influyen en la diversidad de parasitoides de sus huevos.

Ho: La estrategia de oviposición de las hembras de las especies de Heliconiinae no influyen en la diversidad de parasitoides de sus huevos.

4. REVISIÓN DE LA LITERATURA

4.1. Análisis y perspectiva actual del control biológico de insectos plagas y su impacto del parasitismo de huevos de Heliconiinae, como limitante para el establecimiento de mariposarios.

Los actuales desafíos del mercado de agroquímicos (insecticidas), aunado a la resiliencia al cambio climático, confirma la utilización de bioinsumos y su inserción coherente con los programas de control biológico, como una de las principales alternativas para el manejo sustentable de los insectos-plagas (Bullor et al., 2023). De esta manera, la producción masiva y liberación de parasitoides de huevos de insectos-plagas claves en los cultivos de importancia económica, contribuye a la caracterización biológica, reproductiva y multiplicación masiva de estos agentes de control, en condiciones abióticas controladas. El contexto del control biológico aumentativo (CBA), destaca la importancia de los estudios pertinentes a la interacción entre parasitoides de huevos y las especies de insectos-plagas. El cual es un tema de interés para la ecología y biología evolutiva, que permite entender el alcance de los programas del control biológico, en la actualidad (Clarke et al., 2019).

El tema abordado en el presente estudio aporta información para entender la sinergia entre los “servicios ecosistémicos y forestales” y la bioprospección en áreas protegidas, en donde se pueden encontrar parasitoides de las familias Trichogrammatidae, Mymaridae, Eupelmidae y Encyrtidae, que se desarrollan en el interior del huevo de las especies de Heliconiinae. Sin embargo, en contraposición de lo descrito anteriormente la elevada tasa de parasitismo de huevos de Heliconiinae, reduce la población de las especies de perteneciente a esta subfamilia de Lepidóptera, en condiciones semi controladas (casa de vegetación). Por lo que afecta la actividad comercial de los mariposarios, considerado un nicho emergente de mercado, que además de promover la conciencia ambiental de la sociedad, también genera recursos económicos por medio de la empleomanía de la población circundante.

4.2. Parasitoides como modelos para el estudio de la ecología del comportamiento y de las interacciones tróficas "Plantas-Huevos de Heliconiinae-Parasitoides de huevos".

Los parasitoides de insectos son excelentes organismos para evaluar comportamiento, que involucra la localización, parasitismo y desarrollo en el huésped, el cual puede variar de acuerdo con el desarrollo biológico (huevo, larva y pupa) de las especies de Heliconiinae, en el presente estudio. En lo concerniente al insecto hospedante, específicamente a las especies de Heliconiinae, el comportamiento de oviposición posturas, agrupadas en masas o individual, afecta la tasa de parasitismo en consideración a la capacidad de búsqueda del parasitoide, en donde factores físicos y químicos del huésped y de la planta, influyen en consecuencia de la liberación de compuestos o metabolitos volátiles. La liberación de estos compuestos volátiles liberados por planta al alimentarse por el insecto hospedante provoca la atracción de los parasitoides, lo que explica las interacciones tróficas. Colazza et al. (2014) y Giunti et al. (2015), confirmaron, que las etapas que comprenden la capacidad de localización, reconocimiento, aceptación y oviposición de los parasitoides consideradas etapas del comportamiento mencionadas y están reguladas por factores físicos, químicos y bioquímicos. Godfray (1994), también evidenció que el proceso de búsqueda y parasitismo de huevos del insecto que presenten condiciones nutricionales cuantitativa y cualitativa óptimas y que garanticen el desempeño biológico y reproductivo de la progenie del parasitoide. La diversidad de parasitoides de huevos de lepidópteros podría estar influenciada por las características morfológicas y fisiológicas de los huevos de la especie hospedante de parasitoides de huevos, así como por el tamaño y la cantidad de huevos por postura.

La cantidad de especies coexistiendo dentro de un grupo funcional de parasitoides podría estar limitada por la competencia por el recurso (Boivin y Brodeur, 2007). Por otra parte, la composición de grupos funcionales de parasitoides presenta variaciones geográficas asociadas al rango de distribución geográfica de la planta hospedera del insecto, destaca la interacción trófica que involucra a las especies de Heliconiinae. De esta manera, el valor de la riqueza de especies de una comunidad de parasitoides sobre los insectos defoliadores, se puede relacionar con el rango de distribución geográfica de los parasitoides y los factores abióticos (Lill et al., 2002). La elevada diversidad de parasitoides considerados en una

interacción tritrófica (planta-insecto-parasitoide), se debe en gran medida a la especificidad y el elevado grado de adaptación de los parasitoides, en este caso a la reducida cantidad de huevos de especies de Heliconiinae (Waage y Hassel, 1982).

4.3. Diversidad de Nymphalidae (Heliconiinae) y su funcionalidad en la preservación de áreas protegidas en Panamá.

En Panamá, el primer listado de especies de mariposas de la Zona del Canal fue elaborado por Dyar (1914), en donde fueron reportadas 167 especies. Basset et al. (2015), analizaron los datos de abundancia y diversidad de mariposas en la isla de Barro Colorado, entre el año 1923 y 2013, en donde el 6% de 600 especies reportadas en 1923 se habían extinguido. Esta evidencia se explica por medio de la "Teoría del Equilibrio de Biogeografía de Islas", que influye en la tasa de extinción y colonización de especies en islas, considerando el tamaño y la distancia de la fuente de dispersión (MacArthur y Wilson, 1963).

La comunidad de mariposas diurnas del Parque Natural Metropolitano y fragmentos de bosques cercanos fue evaluada por Valdés-Rodríguez (2018) y reportó 142 especies en cuatro fragmentos de bosques, ubicados dentro de un radio de dos kilómetros en las localidades de Corozal, Parque Natural Metropolitano, Universidad de Panamá y Albrook. Los resultados producto de esta investigación confirmó la mayor diversidad de mariposas en Parque Natural Metropolitano, lo cual podría explicarse por la elevada diversidad de especies de angiospermas en esta área protegida, lo que se sustenta en base a modelos predictivos que confirman una relación directa entre la elevada diversidad de fitófagos y la diversidad de plantas (Hawkins y Porter, 2003; Siemann et al., 1998; Volterra, 1928).

Estudios realizados en la región oriental de la provincia de Panamá (Santos y Cambra, 2003; Santos et al., 2019), región central de la provincia de Panamá Oeste (Padilla-Zamora et al., 2020), meseta de Chorrcha en la región occidental de Panamá (Arauz et al., 2021) y Veraguas (Aiello et al., 2005), estimaron que la diversidad de Nymphalidae para Panamá; es de aproximadamente 350 especies.

4.3.1. Subfamilia Heliconiinae.

La subfamilia Heliconiinae ha sido objeto de estudios durante los últimos 160 años, entre estos se citan los bioecológicos, evolutivos (Mallet y Joron, 1999), ecológicos (Gilbert 1991; Schluter 2000) y comportamentales (Deinert et al., 1994) totalizando más de 700 publicaciones científicas (Bates, 1862; Jiggins, 2017). Las relaciones filogenéticas de los miembros de Heliconiinae se han analizado de manera integrativa por medio de caracteres morfológicos (Penz, 1999; Penz y Peggie, 2003) y moleculares (Brower y Egan, 1997; Beltrán et al., 2002, 2007; Kozak et al., 2015), reconociendo cuatro tribus: Acraeini, Heliconiinae, Argynnini y Vagrantini. La tribu Heliconiinae incluye los géneros *Philaethria* Billberg, 1820, *Podotricha* Michener, 1942, *Dryas* Hübner, (1807), *Dryadula* Michener, 1942, *Dione* Hübner, (1819), *Agraulis* Boisduval y Le Conte, (1835), *Eueides* Hübner, 1816 y *Heliconius* Kluk, 1780 (Lamas, 2004; Kozak et al., 2015; Zhang et al., 2019). Estos autores consideran que el género Heliconiinae registra aproximadamente 45 especies y 200 subespecies. Además, todas las especies de Heliconiinae, interactúan con plantas hospedantes de la familia Passifloraceae, principalmente con el género *Passiflora* L. (de Castro *et al.*, 2018). A partir de lo confirmado previamente, las evidencias sustentan la coevolución existente entre “Passiflora-Heliconiinae”, el cual se destaca como un modelo de estudio coevolutivo para el estudio de interacciones “insectos-plantas” (Ehrlich y Raven, 1964; Gilbert 1972; Benson et al., 1975; de Castro et al., 2018). No obstante, no se tiene información que relacione la interacción trófica entre las especies de Heliconiinae y los parasitoides de huevos, aunado a la estrategia coevolutiva que esta asociación biológica implica.

La población de especies de la tribu Heliconiinae (Nymphalidae), están limitadas por la disponibilidad plantas hospedantes, que sirven de alimento para las larvas (Young, 1980). Por lo que, la explotación y limitación de los recursos alimenticios de las larvas, específicamente brotes jóvenes de las plantas, con mayor concentración de nitrógeno en sus hojas, promueve la competencia entre las especies de Heliconiinae (Benson, 1978), lo cual puede influir en la dinámica poblacional de los parasitoides asociados en esta relación trófica.

Se han confirmado dos estrategias relacionadas con la oviposición de especies de Heliconiinae, una de ellas de manera agrupada o en masas de huevos e individuales y dispersos (Chew y Robbins, 1984). Algunos autores han sugerido que la agrupación de huevos es una adaptación para contrarrestar las defensas de las plantas, debido a que de esta manera se logra evadir algunos mecanismos de defensa química (Stamp, 1980; Berteaux et al., 2020) y la generada por organismos simbioses como las hormigas del género *Ectatomma* sp. (Apple y Feener Jr., 2001; Smiley, 1986). El tamaño de la postura de los huevos es una posible adaptación para contrarrestar el parasitismo, en función de que las masas de huevos con mayor número podrían compensar la reducción ocasionada por el parasitismo en esta fase (Richner y Heeb, 1995). Masas con mayor cantidad de huevos, pueden aumentar la capacidad competitiva en relación con otras especies de Heliconiinae en la misma planta hospedante (Gilbert, 1975). En el escenario en que varias especies aprovechan el mismo recurso, aquella con mayor cantidad de individuos presenta una ventaja competitiva, en relación con la escasez del recurso (Valdés, 2022; Comunicación Personal). Sin embargo, la postura de una masa con cantidad elevada de huevos, (superior a 50 huevos), incrementaría la tasa de parasitismo (Dobson, 1988). Otros autores han demostrado que la estrategia de poner masas de huevos cuando se encuentran plantas hospedantes de elevada calidad nutricional tiene varias ventajas potenciales, entre ellas, la disminución del tiempo de búsqueda y el riesgo de depredación entre los eventos de oviposición para la hembra de Heliconiinae (Stamp, 1980).

La ventaja evolutiva de la hembra de Heliconiinae de depositar huevos individualmente, se refleja en la reducción de la probabilidad de la depredación y parasitismo. Además, las especies de Heliconiinae que depositan huevos individualmente, pueden utilizar diferentes plantas hospedantes dentro de su entorno (Stamp, 1980). La oviposición de huevos dispersos e individualizados sobre la planta hospedante puede reducir la tasa de parasitismo debido a la capacidad de búsqueda del parasitoide. Aunado a esta condición, la emisión de compuestos volátiles emitidos por las escamas de los adultos sobre los huevos individualizados de las especies de Heliconiinae, es reducida a corta distancia (Emlen 1973). Algunos factores abióticos como lo es el incremento de la temperatura, reducen la tasa de parasitismo y la depredación, cuando las posturas de los huevos son

individualizados (Dethier,1959). Por lo tanto, la preferencia de oviposición de las especies de Heliconiinae sobre las plantas hospedantes, puede reducir el parasitismo (Quicke, 1997), como estrategia de sobrevivencia.

4.4. Antecedentes de la multiplicación de mariposas diurnas (Nymphalidae: Heliconiinae) en condiciones bióticas y abióticas semi controlada, como actividad comercial.

Los “mariposarios” como instrumento de educación ambiental en la población infantil y jóvenes, crea la conciencia de preservación de los ecosistemas naturales, considerando que las especies de Lepidóptera, por su colorido y comportamiento son especies que atraen la atención del público, tornando esta actividad un nicho económico lucrativo. Sin embargo, en Panamá y en algunos países del continente, es una industria que se proyecta comercialmente con elevadas expectativas, a pesar de encontrarse en una etapa incipiente de desarrollo. Sin embargo, existen evidencias de estas iniciativas ambientales y comerciales, destacándose hitos de esta actividad en 1976 por el Sr. David Lowe en Guernsey, Islas del Canal (Reino Unido), exponiendo especies de lepidóptera en condiciones semi controladas, presentando condiciones ambientales favorables para el desarrollo de esta. No obstante, la actividad no se popularizó hasta que a inicios de 1980 el Sr. Clive Farrell, inauguro el mariposario “Butterfly House” de Londres, el cual incentivó este tipo de emprendimiento (Lemelin, 2012). A partir de esta iniciativa a finales de 1980, ya existían más de 50 mariposarios en el Reino Unido y muchos otros en Europa Continental. Posteriormente en 1988, el “Butterfly World” en Coconut Creek, en Florida fue inaugurado otro mariposario y como consecuencia del éxito de esta iniciativa, se incrementó la cantidad de mariposarios en los Estados Unidos de América y Canadá (Saul-Gershenz, 2022).

La demanda comercial de especies de Lepidóptera y la importación de ejemplares vivos en la fase de pupa o crisálida, en países como Costa Rica en donde existe una elevada diversidad biológica de especies, presentan cuotas anuales de exportación entre el 7.7 y 21% del mercado dirigidas a los Estados Unidos de América. Costa Rica es considerado como el país líder en esta actividad, sustentado por la exportación aproximada de 2.6 millones de dólares americanos (US Dollar) hacia los Estados Unidos de América (Aguilar y Quirós, 2022). Otros indicadores estimaron la importación de pupas o crisálidas para Estados

Unidos de América y Canadá por el orden de 841,000 ejemplares por año, lo que destaca que la región neotropical exporta 361,630 crisálidas por año, que corresponde a US\$ 904,075, cuyo precio promedio por pupa o crisálida es de US\$ 2.50 (Ríos, 2002). Por lo referido se destaca el éxito económico de esta actividad, la cual también contribuye a promover la preservación de especies y desarrollar en la población la protección de los ecosistemas naturales.

La reducida longevidad del adulto de las especies de Lepidóptera de interés comercial, entre estas las pertenecientes a la subfamilia Heliconiinae, requieren de la producción de pupas o crisálidas en condiciones semi controladas, con la finalidad de evitar pérdidas económicas durante la exportación del material biológico a otros países.

4.5. Limitación de la producción de especies de Lepidóptera en condiciones semi controladas por el parasitismo de huevos.

Los parasitoides pertenecientes a las familias de Trichogrammatidae y Encyrtidae se han reportado como parasitoides de huevos de *Agraulis vanillae* Linnaeus y *Heliconius hecale* Fabricius, entre otras especies de Heliconiinae, las cuales representan nuevas asociaciones reportados para América Central y Panamá (Woelke et al., 2019; Guerrieri et al., 2009). Sin embargo, la mayoría de la información disponible sobre parasitoides de huevos proviene de las familias utilizadas en programas de control biológico (Trichogrammatidae, Encyrtidae, Mymaridae, Eupelmidae y Scelionidae y Platygasteridae) y se concentra en insectos-plagas de interés económico en la agricultura (Zachrisson, 2009). Por lo que, podrían limitar la producción de especies de Lepidoptera y específicamente Heliconiinae, en condiciones semi controladas. Actualmente en Panamá y para la región neotropical, no existen registros de interacciones tróficas que involucren a parasitoides de huevos y especies de Heliconiinae, aunado a la escasez de información bioecológica relacionada con el comportamiento de parasitismo.

La identificación de nuevos reportes de especies de parasitoides con potencial para el control biológico y la identificación de sus reservorios naturales, como lo son las áreas protegidas, es la clave para renovar la diversidad de estos enemigos naturales que puedan incorporarse a programas de control biológico de insectos-plagas agrícolas. En este sentido, los bosques tropicales ofrecen servicios de regulación, sustentados por una amplia

diversidad de plantas e insectos, que promueven la bioprospección de enemigos naturales, entre estos el complejo de especies de parasitoides (Naime et al., 2020; Elizalde et al., 2020; Ramos et al., 2020; Schowalter et al., 2018).

4.6. El modelo “Heliconiinae-Passiflora” y su aporte a los servicios sistémicos y forestales.

La diversidad y las interacciones tróficas de los parasitoides en el neotrópico no está registrada y no se tiene evidencias científicas, por lo que es difícil conocer a profundidad este aspecto. Por lo que, el aporte de esta información ofrece un valor agregado a los servicios ecosistémicos y forestales, de manera que la elevada diversidad de parasitoides asociada a la riqueza de especies Heliconiinae, es fundamental para determinar el equilibrio de los ecosistemas en los bosques naturales.

El elevado número de estudios coevolutivos entre mariposas y plantas hospedadas, aplicando el modelo biológico “Heliconiinae-Passiflora”, permitirá entender esta interacción (Ehrlich y Raven, 1964; Gilbert 1972; Benson et al., 1975; de Castro et al., 2018). Sin embargo, no existen estudios a la fecha que profundicen y contribuyan a la comprensión de esta.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1. Recolección de adultos de Heliconiinae (Nymphalidae) en áreas protegidas o poco alteradas.

Las especies de mariposas recolectadas en áreas protegidas o poco alteradas por el hombre en el presente estudio pertenecen exclusivamente a la tribu Heliconiinae (Heliconinae), entre las cuales se encuentran, *Eueides isabella eva* (Fabricius, 1793), *Dryas iulia* (Riley, 1926), *Dione juno* (Reakirt, 1866), *Heliconius melpomene* (Boisduval, 1870), *Heliconius sara fulgidus* (Stichel, 1906) y *Heliconius hecale* (Fabricius, 1776).

Se recolectaron individuos adultos de cada especie de Heliconiinae por medio de la red entomológica y considerando que las áreas de muestreo del material biológico son áreas protegidas, se realizó el trámite legal para la obtención del permiso de colecta con la entidad respectiva (MiAmbiente, 2019). Las áreas de capturas se realizaron en áreas previamente seleccionadas de la Estación Biológica Jujuná (Figura 1c) ubicada en el corregimiento de Chiguirí Arriba, distrito de Penonomé, Coclé (UTM 17P 588148-957745, Datum WGS 1984).



Figura 1. Instalaciones y ubicación del mariposario Cerro La Vieja: Vista externa de las instalaciones (a), vista interna de la casa de malla (b), localización y ubicación del Mariposario Cerro La Vieja y la Estación Biológica Jujuná (c).

La recolección de adultos de Heliconiinae, se realizó entre los años 2019 y 2022. Posteriormente, la identificación morfológica de las especies se realizó por medio de las claves taxonómicas de deVries (1987) y Garwood (2011); y mediante la confirmación con especialistas de los grupos taxonómicos registrados en el presente estudio.

5.2. Manejo y cría de las especies de Heliconiinae en condiciones semi controladas.

Los individuos fueron recolectados y liberados en un área de 190 m² de cubierto con malla de monofilamento con sombra al 60% (Figuras 1a, 1b). Dentro de la casa de malla se plantaron arbustos productores de néctar y polen de las especies *Lantana camara* L. y *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.); además de lianas productoras de polen de las especies *Psiguria warscewiczii* (Hook. f.) y *Gurania makoyana* (Lem), (Murawski y Gilbert, 1986; Young y Montgomery, 2020). Con la finalidad de obtener posturas de huevos de las especies de Heliconiinae estudiadas, se plantaron especies las hospedantes (Tabla 2) (Beccaloni, 2008; Vega, 2010).

Tabla 1. Relación entre especie de Heliconiinae, planta hospedante y estrategia de oviposición.

Especie	Planta Hospedante	Tipo de Postura
<i>Eueides isabella</i>	<i>Passiflora seemannii</i>	Solitaria
<i>Dryas iulia</i>	<i>Passiflora auriculata</i>	Solitaria
<i>Heliconius sara</i>	<i>Passiflora auriculata</i>	Agrupada
<i>Dione juno</i>	<i>Passiflora vitifolia</i>	Agrupada
<i>Heliconius hecale</i>	<i>Passiflora vitifolia</i>	Solitaria
<i>Heliconius melpomene</i>	<i>Passiflora menispermifolia</i>	Solitaria

5.3. Recolección de huevos de Heliconiinae en el ambiente semi controlado (Casa de Malla).

Los huevos ovipositados sobre las plantas hospedantes fueron colectados diariamente durante un año y transferidos a un envase plástico transparente cuyas medidas son 4 cm de diámetro por 3 cm de alto (Figura 2). Los huevos recolectados fueron separados y codificados de acuerdo con la especie de Heliconiinae, la fecha de oviposición y de parasitismo de los huevos. Por lo que se registró el periodo entre el parasitismo de los huevos de Heliconiinae y la emergencia de los parasitoides, los cuales se transfirieron a viales con alcohol absoluto (90%) y se trasladaron al laboratorio para su identificación. En función de la dificultad para la identificación de especies de los parasitoides emergidos en huevos de Heliconiinae, se procedió al envío de adultos a especialistas en el exterior.



Figura 2. Envases con posturas de Heliconiinae, utilizados para la colecta diaria de huevos.

5.4. Identificación por medio de la taxonomía integrativa de las especies de parasitoides de huevos de Heliconiinae.

La identificación integrativa de los parasitoides de huevo de las especies de Heliconiinae, consta de la caracterización morfológica utilizando las claves taxonómicas de Gauld y Bolton (1988); Goulet y Huber (1993); Hanson y Gauld (1995), Noyes (1980), Johnson (1984), Pinto (2006), Masner (1980), Querino y Zucchi (2019); además la

caracterización molecular de adultos mediante la secuencia COI del ADN mitocondrial y el ITS-2.

La identificación de las especies de parasitoides recolectadas se realizó a nivel de género, mediante las claves taxonómicas correspondiente a cada grupo. La identificación de los géneros de los parasitoides, correspondientes a los grupos de Himenóptera recolectados, pertenecientes a la región neotropical, fueron remitidas a taxónomos para la identificación de las especies. Los adultos de los parasitoides emergidos de las especies de Heliconiinae, serán depositadas una vez se confirme las especies, en la colección de referencia del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología (PCMENT) y en el Museo de Invertebrados Graham Bell Fairchild de la Universidad de Panamá (MIUP).

5.4.1. Identificación taxonómica de los parasitoides de huevos de las especies de Heliconiinae, por medio de caracteres morfológicos relevantes.

Los adultos de hembras y machos de cada genero fueron macerados a 80°C en solución de hidróxido de sodio 10% durante tres minutos y posteriormente neutralizadas con ácido acético glacial y deshidratadas, pasando por una batería de alcoholes a concentraciones de 70%, 80 y 100%. La preparación del montaje de las láminas consideró las estructuras morfológicas relevantes en la identificación de los adultos de los parasitoides, entre estas las alas anterior y posterior, genitalia de los machos, antenas y patas. El proceso de montaje de los adultos de los parasitoides consistió en la transferencia del material biológico a "pocillos" con aceite de clavo de olor, para aclarar las estructuras morfológicas y luego se procedió a la preparación final utilizando el líquido de Hoyer (Noyes, 1982). Las estructuras morfológicas fueron observadas y fotografiadas con el uso de un estereoscopio Olympus ZSX10 y microscopio Olympus CX 43, ambos equipados con cámara y el software cellSens 4.2.1. Por lo que, se facilitó la identificación a nivel de género y sirvió de soporte a los taxónomos especialistas en los grupos, que también recibieron el material biológico montado en láminas, para la identificación de las especies de los parasitoides.

5.4.2. Análisis molecular de los parasitoides recolectados en huevos de Heliconiinae.

Los adultos de los parasitoides emergidos de los huevos de Heliconiinae fueron preservados en alcohol absoluto (100%) y enviadas al Instituto de Biodiversidad de Ontario, Universidad de Guelph para establecer los "Códigos de Barra del ADN" del material biológico (BoldSystems, Ontario, Canadá). Las secuencias recibidas de "BoldSystems" fueron alineadas utilizando el programa MAFFT versión 7.0 (Kato et al., 2019) y posteriormente visualizadas y editadas en Mesquite versión 3.81 (Madisson y Madisson, 2023) para eliminar vacíos. La comparación y búsqueda de la similaridad entre las secuencias obtenidas y de la base de datos de secuencias de GenBank (Benson et al., 2012), se realizó utilizando el soporte bioinformático BLASTn+ (Camacho et al., 2009). Las secuencias fueron depositadas en el proyecto PARM de la base de datos del Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org/index.php>). La integración de los datos moleculares con las identificaciones taxonómicas basadas en la morfología de los parasitoides, permitieron confirmar los géneros y considerar la posible aparición de especies crípticas.

5.5. Análisis biológicos y diversidad de las especies de Heliconiinae y del complejo de parasitoides de huevos.

5.5.1. Determinación de la tasa de parasitismo de las especies emergidas de los huevos de Heliconiinae.

Se determinó la tasa de parasitismo en función del total de huevos parasitados por lote colectados en la planta hospedante para cada especie de Heliconiinae utilizando la ecuación siguiente:

$$\text{Tasa de parasitismo (\%)} = \frac{\text{N}^\circ \text{ huevos parasitados}}{\text{N}^\circ \text{ total de huevos}} \times 100$$

El promedio de las tasas de parasitismo asociadas con las diferentes estrategias de oviposición (agrupada e individual) fue analizado mediante una prueba de Análisis de Varianza (ANDEVA), con la finalidad de determinar si existen diferencias significativas entre el promedio de las tasas de parasitismo, para cada una de las estrategias de oviposición.

5.5.2. Análisis de diversidad del complejo de especies de parasitoides emergidos de huevos de Heliconiinae.

Se determinó la riqueza (S), frecuencia relativa y abundancia (n) de los diversos géneros y/o especies de parasitoides emergidas de los huevos de Heliconiinae. Por lo que, se pretende determinar si la riqueza y abundancia de parasitoides, se explica en función de las variables, estacionalidad, planta hospedante y si la postura de huevos de Heliconiinae es agrupada o individual.

5.5.3. Análisis estadístico

El análisis estadístico de los datos experimentales obtenidos se realizó mediante un modelo lineal generalizado con distribución Poisson (GLM), considerando las variables, la planta hospedante, cantidad de huevos de Heliconiinae, recolectados mensualmente y la conformación de la postura de huevos (agrupados o individuales). Además, también se contemplaron en los análisis las condiciones abióticas, como la temperatura y la humedad relativa, de la "casa de malla".

5.5.4. Análisis de la red bipartita.

La frecuencia relativa de las especies de parasitoides y de Heliconiinae se registró en una matriz de interacción, en donde la primera columna corresponde a las especies de Heliconiinae, que representan el primer nivel de la red, mientras que las columnas siguientes presentan a las especies de parasitoides, las cuales conforman el segundo nivel. La matriz de interacción fue analizada con el paquete "Bipartite" (Dorman et al., 2008) del software R (R Core Team, 2022) para generar una red bipartita (Motten, 1982), modelando las interacciones tróficas entre las especies parasitoides de Heliconiinae.

La descripción de la estructura de la interacción trófica de los parasitoides de Heliconiinae, se fundamentó por medio de los descriptores topológicos, como conectancia, densidad de enlaces, coeficiente de especialización $H2'$ y modularidad.

5.5.5. Conectancia.

La conectancia es un parámetro que determina el porcentaje de enlaces observados con base al total de enlaces posibles dentro de la red bipartita (Jordano, 1987); además determina la especialización de la red trófica de parasitoides de Heliconiinae que varía de 0 (totalmente especializada) a 1 (totalmente generalizada). En donde, las posibles interacciones entre las especies de Heliconiinae (H) y los géneros y/o especies de parasitoides (P) y el número registrado de interacciones (L), permitieron evaluar la conectancia (C). La cual considera dos parámetros: a) conectancia y b) densidad de enlaces la red trófica.

La conectancia representa la proporción de interacciones registradas con respecto al total de interacciones posibles entre las especies de Heliconiinae y los géneros y/o especies de parasitoides de huevos. Esta se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$C = \frac{L}{(H \times P)}$$

5.5.6. Conectancia ponderada.

La conectancia ponderada, se determina en función de la división de la densidad de enlaces entre el número total de enlaces en la red trófica de parasitoides de Heliconiinae. El parámetro descrito ofrece información adicional sobre los géneros y/o especies que no participan en las interacciones observadas, entre estas los huevos de Heliconiinae que no son parasitados dentro de la red. (Tylianakis et al., 2007).

5.5.7. Densidad de enlaces de la red trófica de parasitoides de Heliconiinae.

La densidad de enlaces se define como la diversidad de interacciones tróficas, ponderadas en los totales marginales descritos, tanto en filas como en las columnas en la matriz de contingencia (Bersier et al., 2002). Por lo que, los análisis se efectuaron utilizando el paquete "Bipartite" (Dormann et al., 2009) del software R (R Core Team, 2023) aplicando la siguiente fórmula:

$$D = \frac{L}{(H + P)}$$

5.5.8. Coeficiente de especialización H2'.

Es una medida de especialización a nivel de red trófica cuyo rango varía entre 0 (sin especialización) a 1 (completamente especializada) (Bluthgen et al., 2008). El mismo es un índice que se utiliza para comparar la especialización entre diferentes redes bipartitas y se determinó mediante la función "*networklevel*" del paquete "Bipartite" (Dormann et al., 2009).

5.5.9. Modularidad.

La modularidad se manifiesta cuando las interacciones dentro de una red se agrupan, condición constatada en una red trófica, en donde cuando algunos parasitoides presentan preferencia de parasitismo por un subconjunto reducido de especies (módulo), en relación al resto de la comunidad (Martinez-Falcón et al., 2019).

El método utilizado permite determinar si las comunidades de parasitoides de huevos de Heliconiinae, presentan diferencias entre las especies que ovipositan agrupados o individualmente. La estimación de modularidad de la red trófica de parasitoides de Heliconiinae, se realizó aplicando la función "*computeModules*" a la matriz de adyacencia, que determina el valor de "*likelihood*" (equivalente al valor de modularidad) (Dormann y Satrauß, 2014).

5.6. Competencia aparente y traslape de nicho ecológico.

El potencial de competición aparente entre el complejo de géneros y/o especies de parasitoides se evaluó con la función “*plotPAC*” del paquete “Bipartite” (Dormann et al., 2009). El concepto de competición aparente supone que cada parasitoide que emerge de un huésped, en consideración a los huevos de Heliconiinae, presenta la capacidad de parasitar otras especies de Heliconiinae, lo que se considera como traslape de nicho (Morris et al., 2005). Por lo cual, el traslape de nicho entre los géneros y/o especies de parasitoides se estimó mediante la función “*grouplevel*”, lo cual permitió determinar la distribución de los recursos los parasitoides de huevos de Heliconiinae.

5.7. Modelos nulos.

La conectancia, especialización y otras propiedades estructurales de las redes ecológicas pueden verse influenciadas por la estocasticidad, el esfuerzo de muestreo y los posibles sesgos entre los parámetros citados. A pesar de esto, las interacciones entre especies podrían estar estructuradas por procesos evolutivos y/o ecológicos, como la coevolución y/o las preferencias fisiológicas, lo que puede afectar los procesos neutros, entre estos la abundancia relativa de los huéspedes (Dormann et al., 2009). En este sentido, el método de modelos nulos, determina si los patrones de interacción son representativos de los procesos ecológicos y/o evolutivos “reales” (Bluthgen, 2010). Por lo que, la comparación por medio del modelo nulo permite determinar si el índice observado es diferente al esperado, lo que confirma si los parasitoides y las especies de Heliconiinae interactúan aleatoriamente o a través de los procesos ecológicos y/o evolutivos. El análisis de los datos experimentales, por medio de los modelos nulos, se realizó por medio del paquete “*EconullnetR*” (Vaughan et al., 2017).

6. RESULTADOS

6.1. Caracterización morfológica y molecular de parasitoides de *Heliconiinae*.

En el periodo de muestreo se recolectaron parasitoides, pertenecientes siete familias y siete géneros, descritos a seguir.

6.1.1 Características de la familia *Trichogrammatidae*.

Avispas diminutas, entre 0.2 y 1.5 mm de longitud, cuerpo compacto y alargado, de color amarillo claro o pardo oscuro. Antenas con segmentos flagelares, variando entre dos y nueve flagelos. Mesosoma con pronoto corto y notauli completos. Los tarsos presentaron tres tarsomeros, y las alas anteriores presentaron forma redonda y angosta y alargada, en el ápice. La vena postmarginal es ausente o muy corta (Pinto y Hanson, 2006).

6.1.1.1. *Trichogramma soberania* (Fursov y Woelke, 2019).

Se examinaron y separaron 973 adultos, los cuales fueron identificados mediante caracteres morfológicos, que corresponden a la especie *Trichogramma soberania*, la cual fue recolectada en huevos de *Heliconius melpomene*, *Heliconius hecale*, *Eueides isabella*, *Dryas iulia* y *Heliconius sara*, en el área experimental delimitada en el presente estudio.

6.1.1.2. Diagnósis morfológica.

El macho y la hembra son presentan coloración parda en el abdomen y en el mesoescutelo la coloración se observa más clara (Figura 3a, b). El ala posterior presenta una sola hilera de setas cortas (Figura 3c). La vena marginal (VM) (Figura 3d) en el ala anterior, presenta setas en el borde posterior y tres setas robustas en la superficie dorsal. (Figura 3d). La lámina dorsal (LD), no observa el lóbulo lateral y tampoco evaginación, presentándose más ancha en la base que en el ápice, con carina dorsal ausente la cual se extiende más allá de la base del proceso intervolselar (PIV) (Figura 3f), que se observa largo y angosto. La antena observa segmentos flagelares fusionados que se fusionan en una sola estructura, las setas de las antenas ahusadas y moderadamente largas miden aproximadamente 2.5 veces el ancho de la clava (Figura 3g).

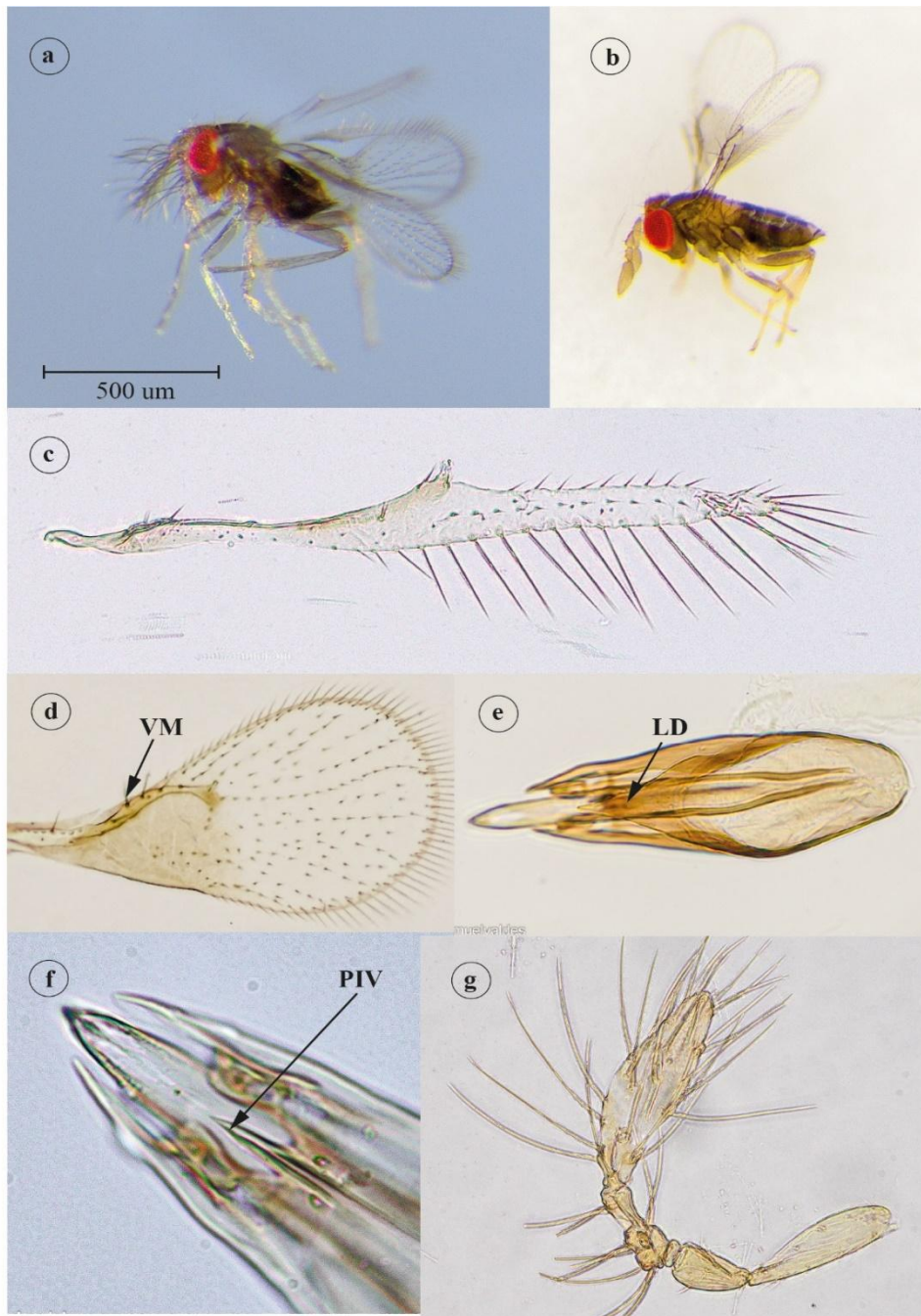


Figura 3. Caracteres diagnósticos de *Trichogramma soberania*. Macho adulto (a); Hembra adulta (b); Ala anterior indicando la vena marginal (VM) (c); Ala anterior (d); Vista dorsal de la genitalia masculina indicando la lámina dorsal (LD) (e); Vista ventral de genitalia masculina con detalle de proceso intervolselar (PIV) (f); Antena del macho (g).

6.1.1.3. Diagnosis molecular.

Las secuencias COI obtenidas a partir de 28 individuos emergidos de huevos de *H. melpomene*, *H. hecale*, *E. isabella*, *D. iulia* y *H. sara*, fueron idénticas y con una longitud de 652pb. Las secuencias coinciden con un BIN de BOLD (Barcode of Life Database BOLD: AEP1975) en 99.78% con *Trichogramma* sp. recolectada en Punta Arenas, Costa Rica y 100% con *Trichogramma soberania* recolectada por De Jong (2024) en Gamboa, Panamá.

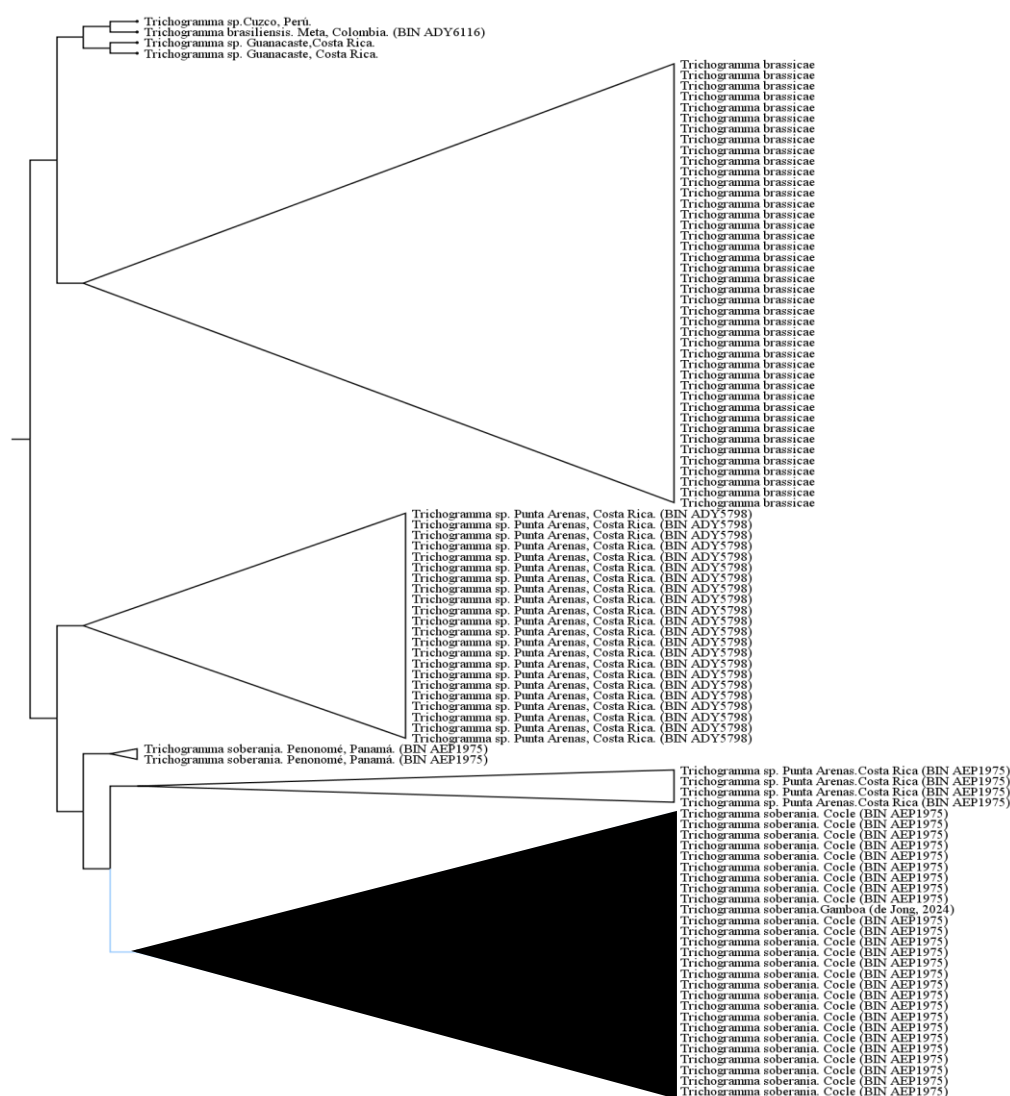


Figura 4. Gráfica de distancias del marcador COI-5P, utilizando el modelo de distancias Kimura 2 con secuencias de *Trichogramma soberania*. (El sombreado contiene las secuencias de esta investigación).

6.1.2. Características de la familia Scelionidae.

Avispas de distribución cosmopolita, registrados en diversos hábitats incluyendo bosques, áreas agrícolas e intervenidas. El tamaño varía entre 1 a 2.5 mm, no obstante Hanson y Gauld (2006) reportan variación de tamaño entre 0.5 a 10 mm.

Esta familia se presenta tres subfamilias: Scelioninae, Teleasinae y Telenominae. La subfamilia Telenominae se caracteriza por la longitud excepcional de su segundo segmento tergal, que es mayor que el tercer segmento tergal. Las hembras de esta subfamilia poseen 11 flagelomeros en la antena, aunque ocasionalmente pueden presentar diez. En contraste, los machos presentan 12 flagelomeros en la antena (Hanson y Gauld, 2006).

Algunas especies de la familia Scelionidae son relevantes en programas de control biológico, especialmente para el manejo de insectos de importancia agrícola, forestal y médica.

6.1.2.1. *Telenomus* sp.1.

Se examinaron y separaron 115 especímenes adultos identificados como *Telenomus* sp.1 recolectados en huevos de *Heliconius melpomene*, *Heliconius hecale* y *Dryas iulia*.

6.1.2.1.1 Diagnósis morfológica.

La cabeza y el cuerpo presentan variación en la coloración que varían entre marrón oscuro y negro, con tamaño entre 1.6 y 2.2 mm (Figura 5a). Antena con cinco flagelomeros en el funículo y la clava en el ápice (Figura 5b). Las coxas anteriores presentan una variación de color que va desde el marrón amarillento hasta el marrón oscuro. El ala anterior observa la vena postmarginal (VPM) más corta que la vena marginal (PM), las cuales se presentan próximas al margen anterior del ala (Figura 5c). La genitalia de los machos se distingue por la presencia de denticulos largos y robustos (DEN), así como láminas volselares están dispuestas en forma de dos varillas ventrales esclerotizadas,

las cuales se encuentran próximas entre sí y pueden unirse parcialmente a lo largo de la estructura (Figura 5d). Además, en esta especie, el lóbulo aedeagal (LAE) se presenta moderadamente larga y con el ápice truncado. El metasoma es liso y sin esculturaciones (Figura 5e).

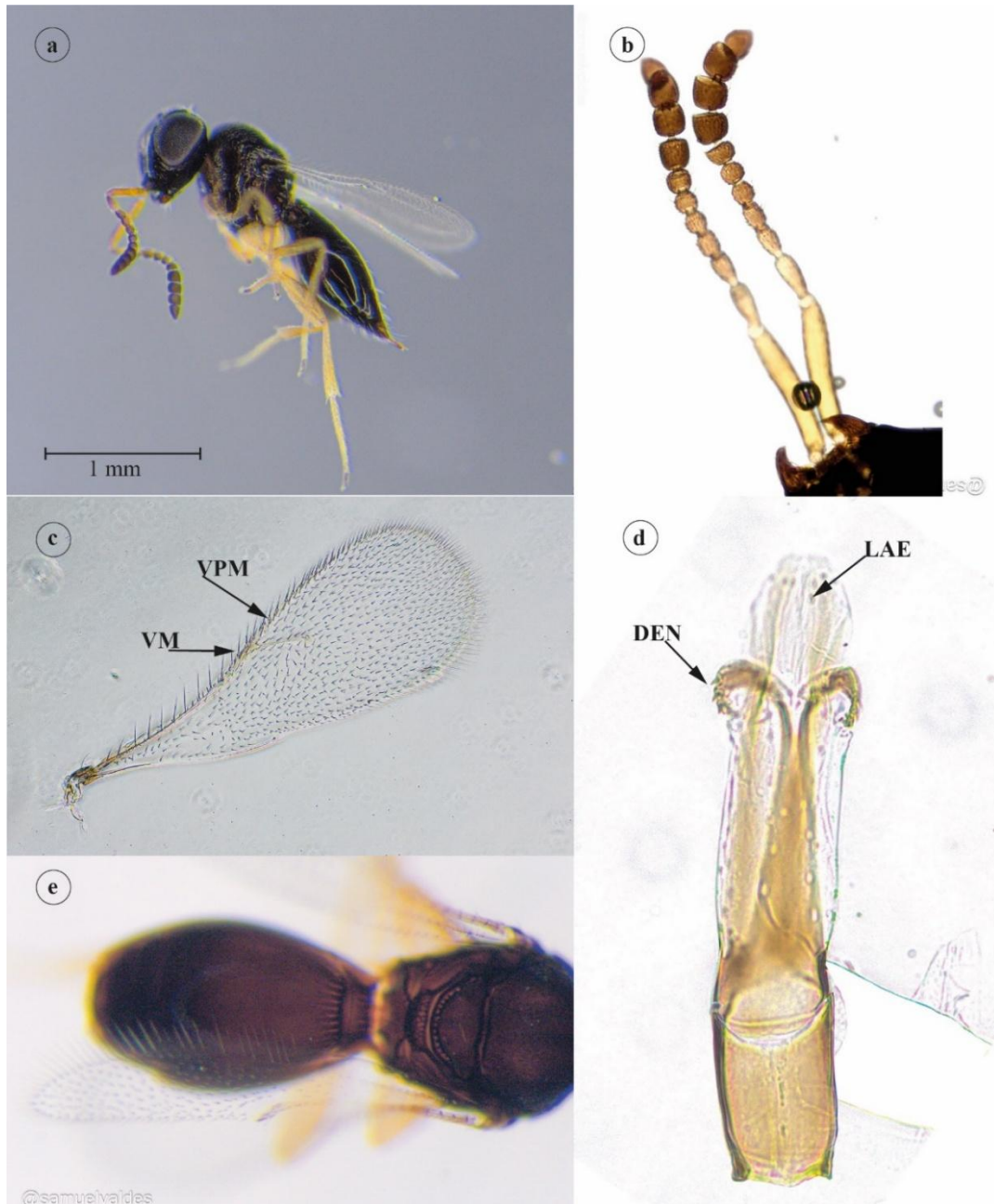


Figura 5. Caracteres diagnósticos de *Telenomus* sp.1. Adulto vista lateral (a); Antena del macho (b); Ala anterior indicando vena marginal (VM) y vena postmarginal (VPM) (c); Vista ventral de la genitalia masculina con los dentículos (DEN) y lóbulo aedeagal (LAE) (d); Vista dorsal del metasoma (e).

6.1.2.1.2 Diagn sis molecular.

Las secuencias COI obtenidas a partir de 14 individuos emergidos de *H. melpomene*, *H. hecale* y *D. iulia* midieron 634 pb. El alineamiento de las secuencias con el Barcode of Life Data System utilizando el algoritmo BLASTn, indic  una similitud de 99.2% con una especie no descrita de *Telenomus*, recolectada en Alajuela y Heredia, Costa Rica (Barcode of Life Database BOLD: AEN8320)

Las secuencias del marcador ITS-2 obtenidas a partir de ejemplares emergidos de *H. melpomene* resultaron similares en 90.8% a una especie no descrita de *Telenomus* (NCBI: MN613534.1) y 90.5% similares a *Telenomus kolbei* (NCBI: MW632099).

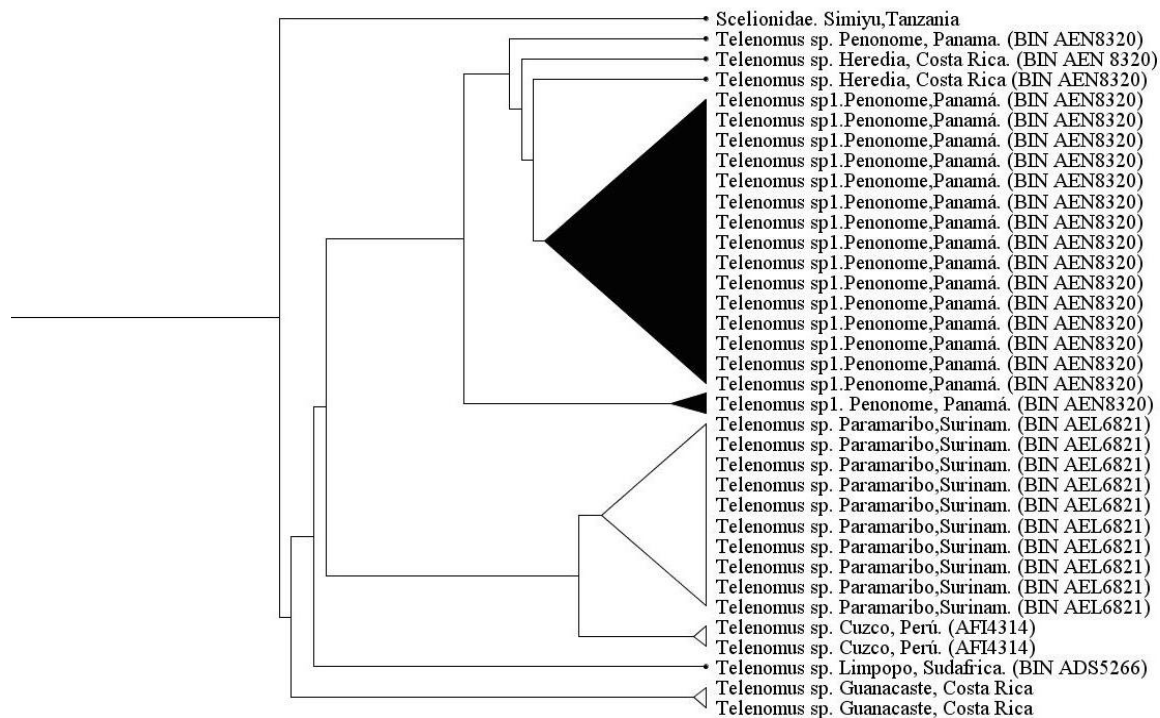


Figura 6. Gr fica de distancias del marcador COI-5P utilizando el modelo de distancias Kimura 2, con secuencias de *Telenomus* sp. (El sombreado contiene las secuencias de esta investigaci n).

6.1.2.2. *Telenomus* sp. 2.

Se examinaron y separaron 11 ejemplares adultos identificados como *Telenomus* sp.2, recolectados en huevos de *Eueides isabella* y *Heliconius sara*.

6.1.2.2.1. Diagnósis morfológica.

Los ejemplares examinados de *Telenomus* sp. 2. presentaron metasoma corto y robusto de color café oscuro, tamaño diminuto entre 1 a 1.5 mm, patas de coloración amarilla con extremo apical de las tibias posteriores fuscas, la antena de los machos con 10 flagelómeros de color pardo, escapo amarillo (Figura 7a). El mesoescutelo con finas reticulaciones, notauli ausente, la longitud del segundo tergito es varias veces superior al tercero. El fronto-vertice presenta micro escultura coriácea, el rostro entre toruli y el frontovortex es liso y brillante y los ojos compuestos son glabros (Figura 7b). Genitalia del macho con lóbulo aedeagal (LAE) corto, con ápice triangular, dentículos (DEN) cortos y gruesos, láminas volselares esclerotizadas y fusionadas (Figura 7c). El ala anterior con vena marginal corta, vena postmarginal (VPM) más corta que la vena estigmal (VE) (Figura 7d).

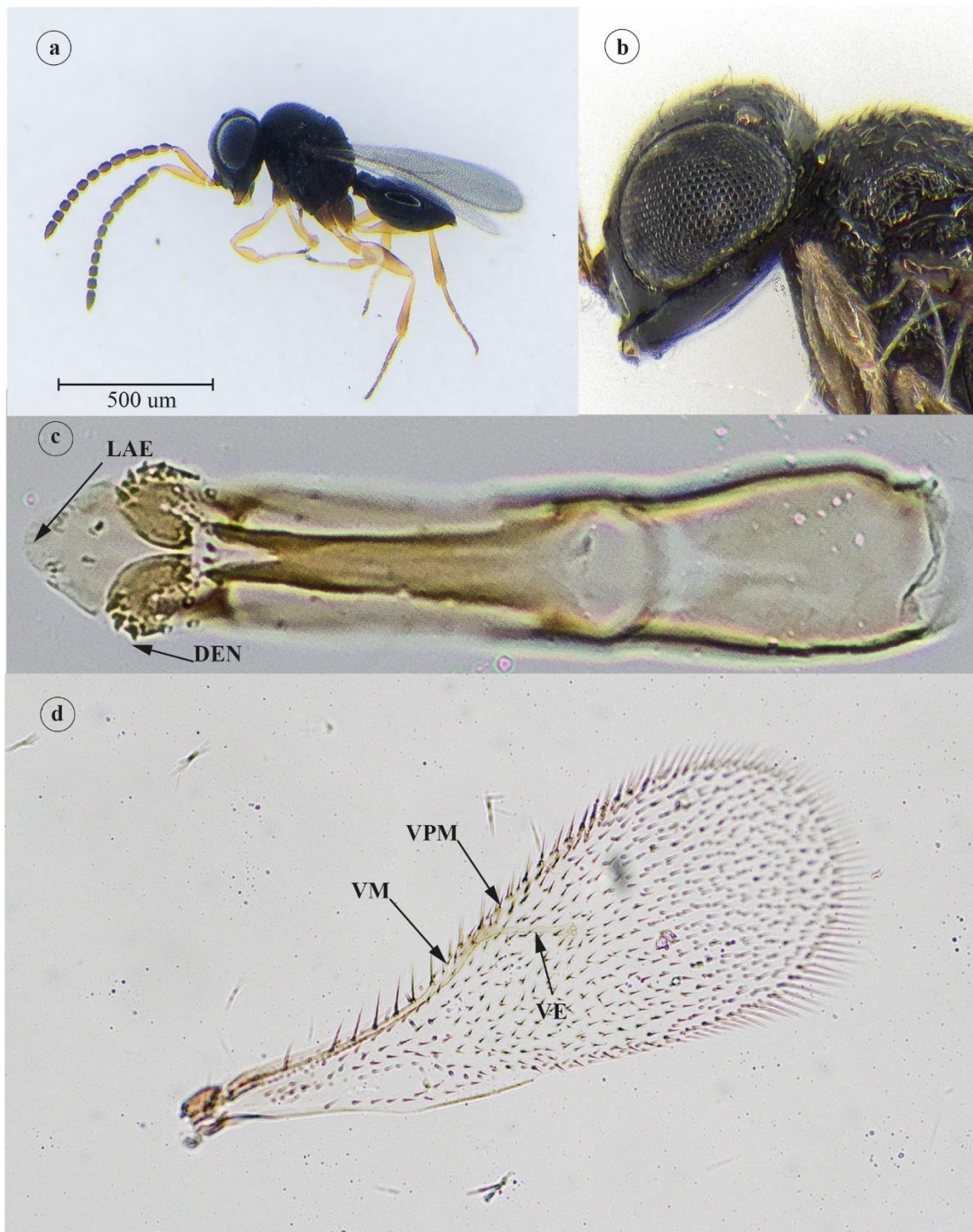


Figura 7. Características diagnósticas de *Telenomus* sp. 2. Adulto vista lateral (a); Vista lateral de la cabeza (detalles del ojo compuesto) (b); Genitalia del macho destacando el lóbulo aedeagal (LAE) y denticulos (DEN) (c); Ala anterior destacando la venación vena marginal (VM), vena postmarginal (VPM) y vena estigmal (VE) (d).

6.1.2.2.2. Diagnósis molecular.

Las secuencias COI obtenidas a partir de cuatro individuos emergidos de *E. isabella* y *H. sara* midieron 643pb y resultaron semejantes. Las secuencias coinciden con un BIN de BOLD (Barcode of Life Database BOLD: AFX4187) en 92.78% que corresponde a una especie no descrita de *Telenomus* recolectada en Heredia, Costa Rica.

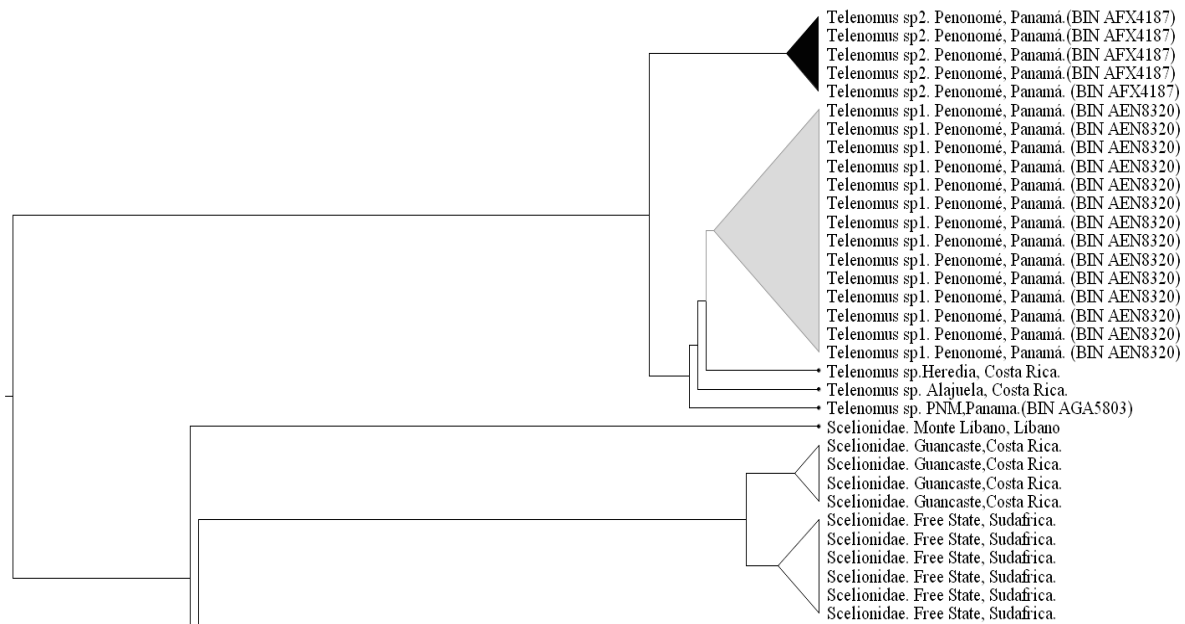


Figura 8. Gráfica de distancias del marcador COI-5P utilizando el modelo de distancias Kimura 2. (El recuadro agrupado con negro contiene las secuencias *Telenomus* sp. 2. / El recuadro agrupado con gris contiene las secuencias de *Telenomus* sp. 1.)

6.1.3 Características de la familia Aphelinidae.

Aphelinidae es una familia de diminutas avispa parasitoides que rara vez exceden 1 mm de longitud y cuenta con 44 géneros reconocidos y aproximadamente 1,120 especies (Hayat, 1983; Myartseva et al., 2013). Presentan una distribución cosmopolita y en la región Neotropical se citan 457 especies (Noyes, 2007). La mayoría de los parasitoides pertenecientes a la familia Aphelinidae, son parasitoides primarios de Sternorrhyncha (Homoptera) y Lepidoptera.

6.1.3.1. *Encarsia* sp.

Se recolectó una hembra, emergida de un huevo de *Eueides isabella*, cuyas características son compatibles con el género *Encarsia* (Förster, 1878).

6.1.3.1.1. Diagnósis morfológica.

El ejemplar identificado presenta 0.8 mm de longitud, cabeza transversa con rostro en posición ventral, cuerpo aplanado y sin constricción aparente entre el metasoma y mesosoma (Figura 9a), presentando color amarillo oscuro. Cabeza con antena de color amarillo, flagelo con seis flagelómeros alargados que presentan estrías longitudinales y la clava con dos flagelómeros parcialmente fusionados (Figura 9b), Las alas anteriores están desprovistas de setas en la base y presentan dos setas fuertes en la vena submarginal (Figura 9c). El tarso anterior y posterior observa cinco tarsómeros, mesotarso con cuatro tarsómeros (Figura 9d). El escutelo presenta esculturas reticulares uniformes (Figura 9e).

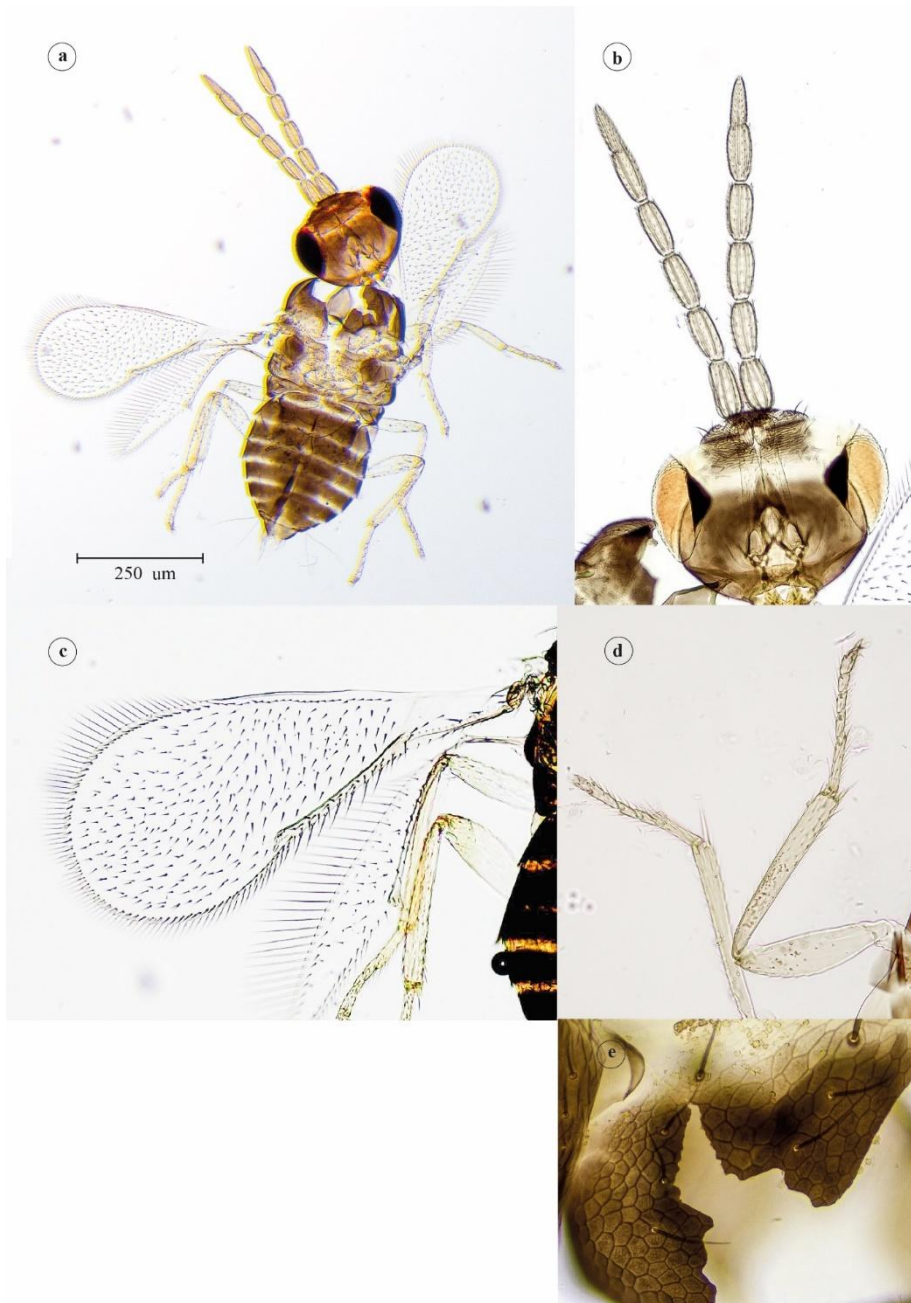


Figura 9. Caracteres diagnósticos de *Encarsia* sp. Adulto vista dorsal (a); Cabeza y antena (b); Ala anterior (c); Mesotarso y metatarso (d), Esculturaciones del escutelo (e).

6.1.4. Características de la familia Encyrtidae.

Las avispas de la familia Encyrtidae presentan un cuerpo corto y robusto, venas marginal y postmarginal muy reducidas, mesopleuras largas y convexas, condición que caracteriza su aspecto morfológico. Las coxas medias se encuentran situadas próxima a la mitad de la mesopleura y mesotibias, con espolones fuertemente desarrollados con adaptaciones para el salto, tarsos de cinco tarsomeros, raramente con cuatro (Noyes, 1980).

Los principales hospedantes son insectos del orden Homoptera, pero se han registrado encírtidos parasitoides de huevos de Diptera, Lepidoptera, Coleoptera e Hymenoptera. La diversidad se estima entre 450 a 600 géneros y más de 3000 especies. (Trijpitzin et al., 2008). El género *Ooencyrtus* parasita huevos de Hemiptera, Lepidoptera y ocasionalmente arañas (Noyes, 1985).

6.1.4.1. *Ooencyrtus* aff. *punguis*.

Se examinaron y recolectaron 11 especímenes de *Ooencyrtus* emergidos de huevos de *Dryas iulia* y *Heliconius hecale*, cuyas características morfológicas coinciden con la descripción de *Ooencyrtus punguis* (Noyes, 1985).

6.1.4.1.1. Diagnósis morfológica.

El cuerpo es generalmente de color marrón oscuro a negro, cabeza con un brillo muy débil, verdoso o púrpura, tamaño de 2 a 3 mm. Las coxas y fémures son de color marrón oscuro, el ápice distal de cada fémur ligeramente amarillento, tibias amarillas con bases conspicuamente infuscadas, tarsos amarillos y gáster uniformemente marrón púrpura (Figura 10a, b). La antena con el escapo y la base del pedicelo de color marrón aún posterior al procedimiento del clareado de la estructura (10c); el resto de la antena observa una coloración amarilla testáceo con la clava ligeramente más oscura y el escapo subcilíndrico de color amarillo (10d). El ala anterior presenta la vena postmarginal (VPM) al menos tan larga como la estigmal (VE) y las setas de la celda basal están organizadas en líneas no uniformes con 4 y 5 setas (10e). El adulto de *O. punguis* puede diferenciarse de *O. caligo* por la vena postmarginal más corta y las proporciones de los segmentos de las antenas y la coloración de las patas. La genitalia del macho sin parameros, el digitus de

aproximadamente tres veces más largo que ancho, con dos ganchos apicales e aedeago delgado y apicalmente truncado (10f).

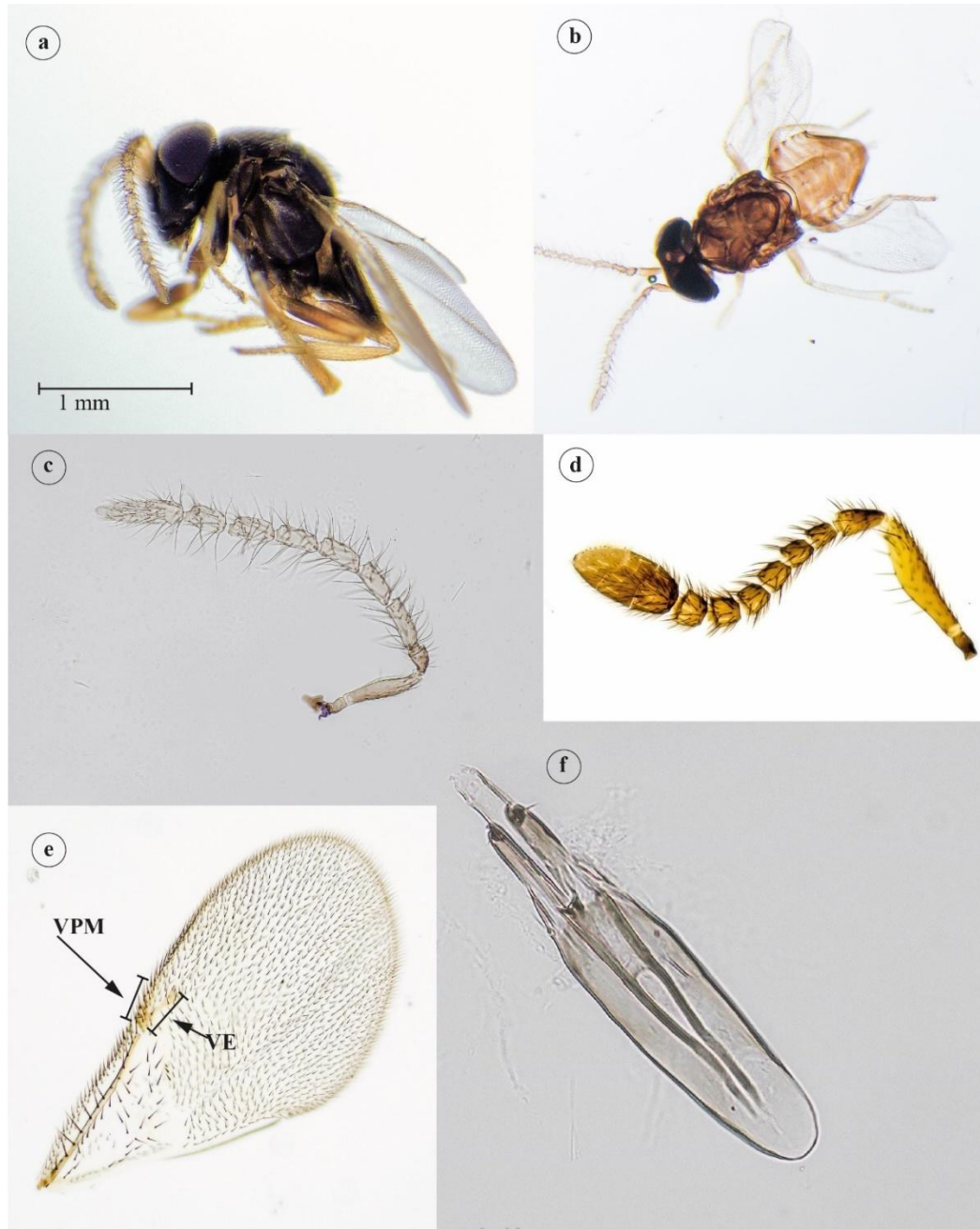


Figura 10. Caracteres diagnósticos de *Ooencyrtus* aff. *pinguis*. Vista lateral del macho (a); Vista dorsal del macho posterior al aclarado (b); Antena del macho (c); Antena de la hembra (d); Ala anterior detallando la vena postmarginal (VPM) y vena estigmal (VE) (e); Genitalia del macho (f).

6.1.4.1.2. Diagnosis molecular.

Las secuencias COI obtenidas a partir de 14 individuos emergidos de *D. iulia* y *H. hecale* midieron 609 pb. El alineamiento de las secuencias con el Barcode of Life Data System utilizando el algoritmo BLASTn, indicó una similitud de 98.01% con una especie del género *Ooencyrtus*, recolectada en el área de conservación La Amistad Caribe, Limón, Costa Rica (Barcode of Life Database BOLD: AEU1621).

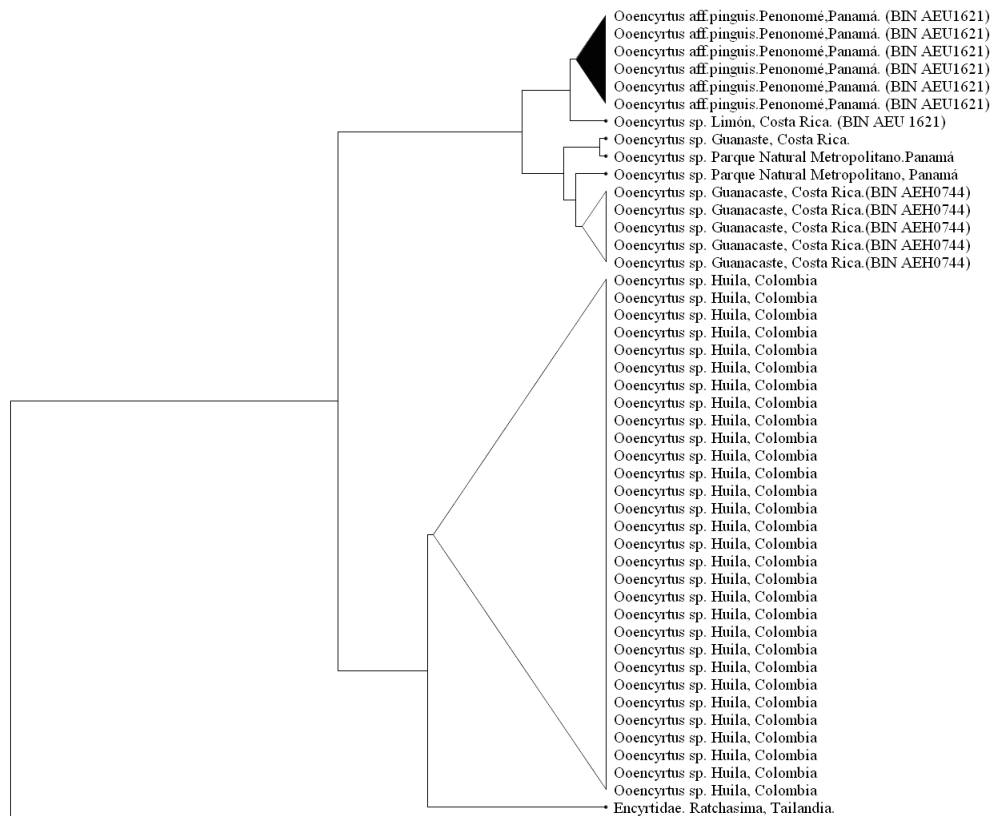


Figura 11. Gráfica de distancias del marcador COI-5P utilizando el modelo de distancias Kimura 2, con secuencias de *Ooencyrtus aff. pinguis*. (El recuadro sombreado contiene las secuencias de esta investigación).

6.1.5. Características de la familia Figitidae

La familia Figitidae es cosmopolita y está compuesta por 130 géneros y 1,400 especies descritas (Hanson y Gauld, 2006). Las principales características que permiten identificar la familia son el mesoescudo, que usualmente es brillante, la celda marginal cerrada, la carena pronotal prominente o la placa pronotal bien definida y elevada; además el tercer tergo del metasoma mayor grande que el resto de la estructura.

A la fecha, se ha realizado un número limitado de estudios taxonómicos centrados en la fauna afrotropical, lo que sugiere que solo se ha documentado una fracción del conjunto total de especies a nivel mundial. La falta de descripción en la mayoría de las regiones y las especies sin describir, aunado a la identificación errónea, indica la ausencia de caracteres que confirmen la identificación correcta de las especies de esta familia, destacando la ausencia de información filogenética (Buffington et al., 2020).

6.1.5.1. Eucoilinae.

Se examinó y colectó, un solo espécimen con características morfológicas de una especie no determinada perteneciente a la subfamilia Eucoilinae, emergido de *Heliconius melpomene*.

6.1.5.1.1. Diagnósis morfológica.

Las características del espécimen examinado son, antena de 11 flagelómeros, cutícula principalmente lisa, pubescencia dispersa en la base del metasoma, placa pronotal angosta, celda marginal no esclerotizada, placa escutelar elevada con esculturaciones.



Figura 12. Vista lateral de adulto de Eucoilinae, recolectado en huevos de *Heliconius melpomene*.

6.1.6 Características de la familia Mymaromatidae.

La familia Mymaromatidae se caracteriza por su tamaño diminuto, inferior a 1 mm, color amarillo pardo, fosas antenales próximas entre sí, las antenas de las hembras entre 9 y 11 flagelomeros y la clava entre uno y dos segmentos, la ala anterior es reticular con setas largas marginales, que se originan en la membrana y las alas posteriores reducidas o ausentes. El espolón apical de la tibia puede ser recto y simple o curvo y bifurcado. El metasoma peciolado con los dos primeros segmentos tubulares (Hanson y Gauld, 2006).

6.1.6.1. *Mymaromma* sp.

Se examinaron y recolectaron tres hembras de Mymaromatidae emergidos de huevos de *Dryas iulia* cuyas características morfológicas se asemeja a la descripción del género *Mymaromma* (Giraut 1920).

6.1.6.1.1. Diagnósis morfológica.

Avispa diminuta de 0.6 mm, flagelo con seis segmentos funiculares y clava (CL) de un segmento (Figura 10 a). El ala anterior con línea de setas cortas (SC), que separan las setas largas (SL) basales de las setas largas apicales (Figura 10 b). El mesopleura y metapleura parcialmente fusionados, con presencia de una sutura (S) oblicua (Figura 10 c), espolón apical (SAP) de la protibia simple y recto (Figura 10 d). El mesonoto y metanoto con esculturas reticulares irregulares.

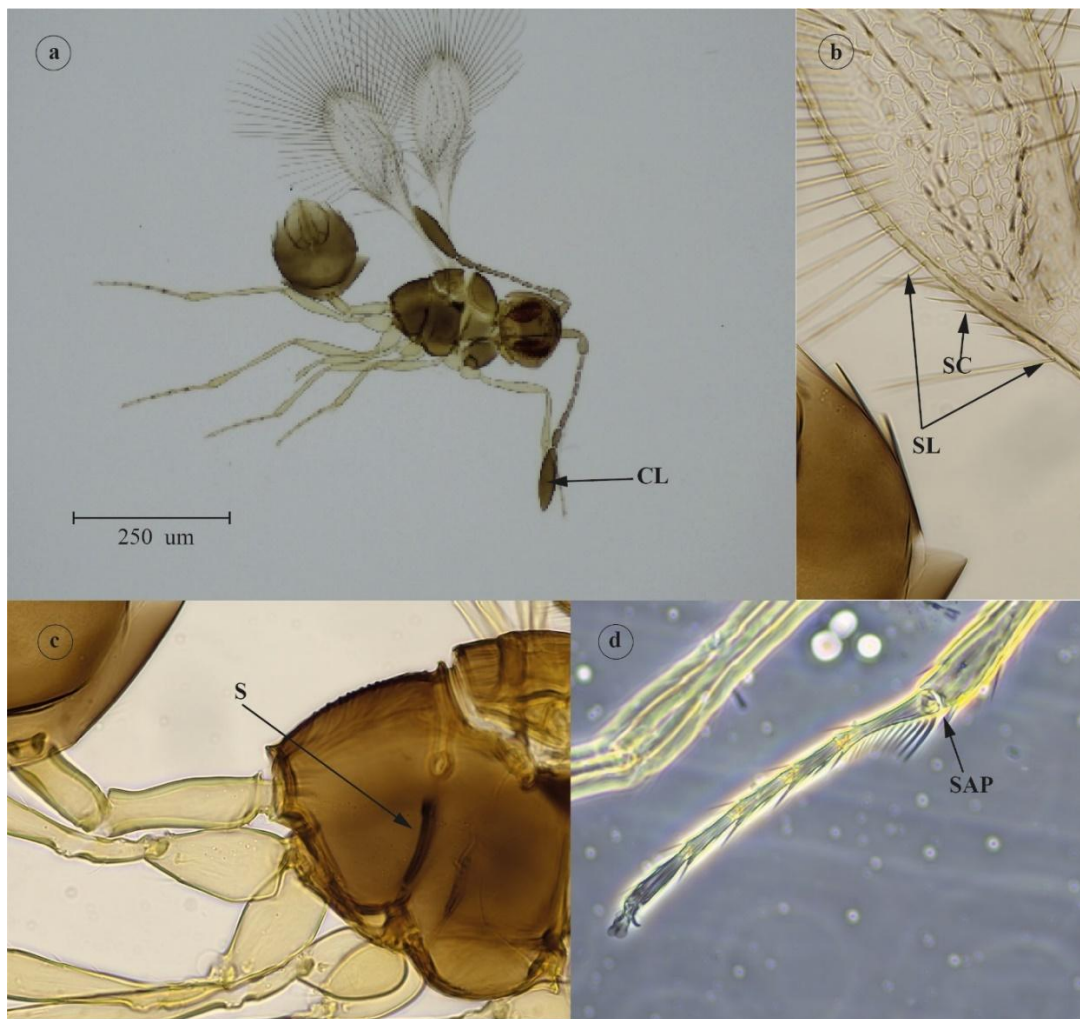


Figura 13. Caracteres diagnósticos de *Mymaromma* sp., Vista lateral del adulto (a); Detalle de la base del ala anterior destacando la posición y tipo de setas (b); Detalle del mesopleura y metapleura fusionados (c); Detalle del espolón apical de la protibia (d).

7. Relación de la tasa de parasitismo asociada a la estrategia de oviposición de las especies de Heliconiinae.

Se recolectaron un total de 67,884 huevos de Heliconiinae pertenecientes a las especies *Dione juno*, *Dryas iulia*, *Eueides isabella*, *Heliconius hecale*, *Heliconius sara* y *Heliconius melpomene*, determinándose el número de huevos total muestreado por especie, la frecuencia relativa y la tasa de parasitismo (Tabla 2).

Tabla 2. Número total de huevos, frecuencia relativa y tasa de parasitismo por especie de Heliconiinae.

Especie	Huevos	Frecuencia relativa	Tasa de parasitismo
<i>Dione juno</i>	10,925	16.0%	1.0%
<i>Dryas iulia</i>	5,073	7.0%	34.0%
<i>Eueides isabella</i>	22,649	33.0%	46.0%
<i>Heliconius hecale</i>	1,327	2.0%	44.0%
<i>Heliconius sara</i>	20,605	30.0%	0.41%
<i>Heliconius melpomene</i>	7,305	11.0%	61.0%
Total	67,884		

Las especies con mayor tasa de parasitismo fueron: *Heliconius melpomene*, *Eueides isabella*, *Heliconius hecale* y *Dryas iulia* (Tabla 2). Sin embargo, las especies con menor tasa de parasitismo fue *Heliconius sara* y *Dione juno*, las cuales ovipositan los huevos agrupados o en masas, en las plantas hospedantes. El análisis de los resultados, confirman que los huevos depositados individualmente presentan una tasa de parasitismo significativamente mayor, mientras que los huevos agrupados exhiben una tasa de parasitismo estadísticamente inferior ($p < 0.125$). El promedio de la tasa de parasitismo en los huevos ovipositados e individualmente, fueron estadísticamente diferentes ($p < 0.001$). El ANDEVA indico que la tasa de parasitismo en los huevos depositados individualmente, difieren estadísticamente de los solitarios por medio de la prueba de "t" ($p < 0.001$) (Figura 14).

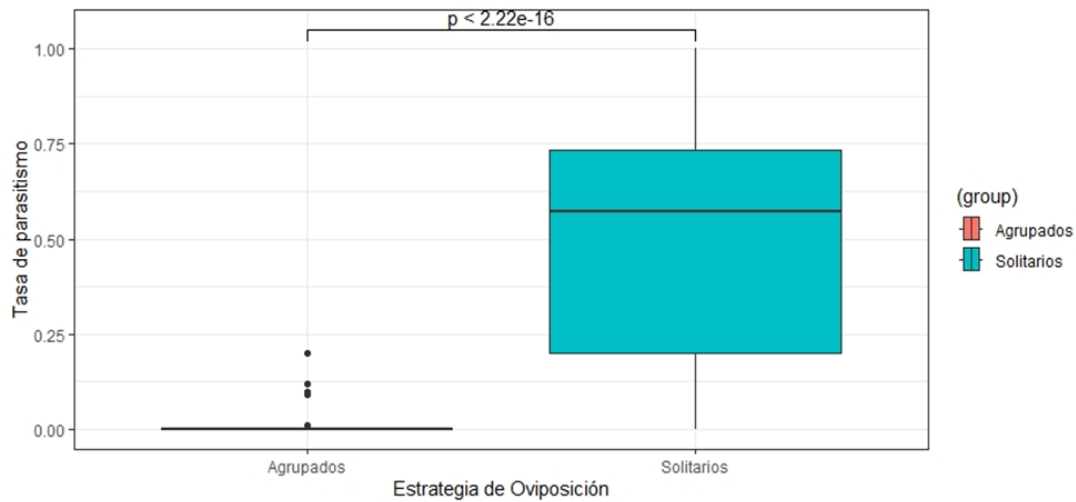


Figura 14. Gráfico de la prueba de ANDEVA para la tasa de parasitismo por estrategia de oviposición.

La confirmación de una asociación estadísticamente significativa entre la tasa de parasitismo fue superior en los lotes de huevos de Heliconiinae colocados de forma aislada, sobre hojas de *Passiflora seemannii* durante el mes de febrero. Por lo que, se generaron siete modelos (GLM) ajustados mediante el criterio de información de Akaike (AIC), utilizando como variables independientes las plantas hospedantes, estrategia de oviposición y mes, como aproximación de las condiciones climáticas. El primer modelo: (Tasa de parasitismo ~ planta hospedante + estrategia de oviposición + mes de colecta), fue seleccionado para su posterior discusión (Tabla 3). El análisis de los modelos analizados (Tabla 3), indica el nivel de significancia de cada variable de la siguiente manera: * $p < 0.01$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$; en donde K, indica la cantidad de variables del modelo y ΔAIC es la diferencia entre los valores AIC entre los modelos y el modelo con el valor mínimo de AIC (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de análisis GLM para las variables mes y planta hospedante.

Modelo	Variable dependiente ~ variables independientes	K	AIC	Δ AIC
1	Tasa de parasitismo ~ planta hospedante*** + estrategia de oviposición*** + mes de colecta**	3	887.07	0
2	Tasa de parasitismo ~ planta hospedante ***+ estrategia de oviposición***	2	893.45	6.38
3	Tasa de parasitismo ~ mes de colecta** + estrategia de oviposición***	2	906.7	19.63
4	Tasa de parasitismo ~ estrategia de oviposición***	1	920.4	33.33
5	Tasa de parasitismo ~ planta hospedante*** + mes de colecta***	2	1015	127.93
6	Tasa de parasitismo ~ planta hospedante***	1	1033	145.93
7	Tasa de parasitismo ~ mes de colecta***	1	1108	220.93

De acuerdo con la información histórica recolectada, la temperatura y precipitación del corregimiento de Chiguirí Arriba, durante el mes de febrero, presenta durante los últimos 15 años la menor precipitación y temperaturas elevadas (Batista et al., 2021). De esta manera, se identificaron los efectos ambientales y relaciones tróficas con la planta hospedante, que inciden en el parasitismo de las especies de Heliconiinae, constatados en el presente estudio.

7.1. Comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae.

A partir de los huevos parasitados se colectaron 1,235 parasitoides de huevos de Heliconiinae, pertenecientes a siete morfoespecies distribuidos en seis familias del orden Hymenoptera. En general, los índices presentados, indican que la comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae está dominada por unas pocas especies que son extremadamente abundantes en comparación con el resto de la comunidad (Tabla 4). La diversidad se encuentra entre baja y moderada (Shannon = 0.71), con poca equitatividad en la distribución de los individuos entre las especies. Aunque la riqueza de especies es baja, la comunidad está claramente dominada por una o dos especies, como lo confirma la alta dominancia ($D = 0.64$), el índice de Berger-Parker (0.79) y el índice de Simpson ($1-D = 0.36$).

Tabla 4. Principales índices de diversidad alfa de parasitoides de huevos de Heliconiinae en el Mariposario Cerro La Vieja.

Índice	Valor
Riqueza_S	7
Individuos	1,235
Dominancia_D	0.64
Simpson_1-D	0.36
Shannon_H	0.71
Evenness_e^H/S	0.29
Brillouin	0.70
Menhinick	0.29
Margalef	0.84
Equitability_J	0.36
Fisher_alpha	0.98
Berger-Parker	0.79
Chao-1	8

La curva de rarefacción de los parasitoides de Heliconiinae alcanzó la asíntota, con una completitud de muestreo del 99%, lo que sugiere que el muestreo realizado fue representativo de la comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae, observada durante el período de estudio. La cual estimó la riqueza esperada de 8 ± 1 especies (Figura 15).

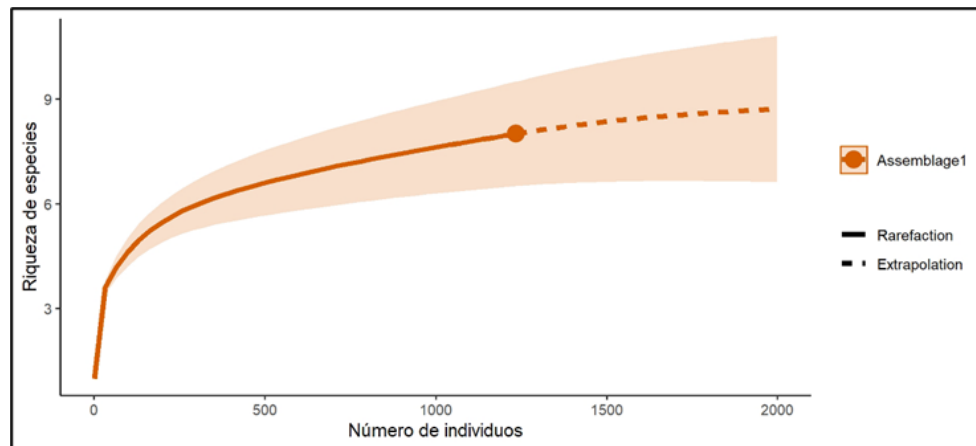


Figura 15. Curva de rarefacción de especies de parasitoides de Heliconiinae.

La comunidad de parasitoides de los huevos de la tribu Heliconiinae estuvo dominada por la familia Trichogrammatidae, representada mayoritariamente por

Trichogramma soberania. La recolección de 973 individuos de esta especie corresponde al 79.0% de la frecuencia relativa de los parasitoides de Heliconiinae (Figura 16). La familia Trichogrammatidae se caracteriza por su comportamiento de parasitismo gregario, lo que explica la mayor frecuencia relativa observada en esta familia y particularmente en *T. soberania*.

Por otro lado, la familia Scelionidae estuvo representada por dos especies, *Telenomus* sp.1 y *Telenomus* sp. 2, las cuales representaron 20 % de la frecuencia relativa del total de parasitoides. Específicamente, *Telenomus* sp. 1 fue más frecuente, cuantificando 157 individuos, mientras que *Telenomus* sp. 2 presentó 89 especímenes. Además, se reportaron especies de Encyrtidae, Figitidae, Aphelinidae y Mymaromatidae, cada una de estas representada por una única especie, las cuales representan 1.3% de la frecuencia relativa de parasitoides de huevos de Heliconiinae. Esto confirma la reducida frecuencia de los parasitoides de las familias anteriormente citadas, en comparación con las familias dominantes, tales como Trichogrammatidae y Scelionidae (Figura 16).

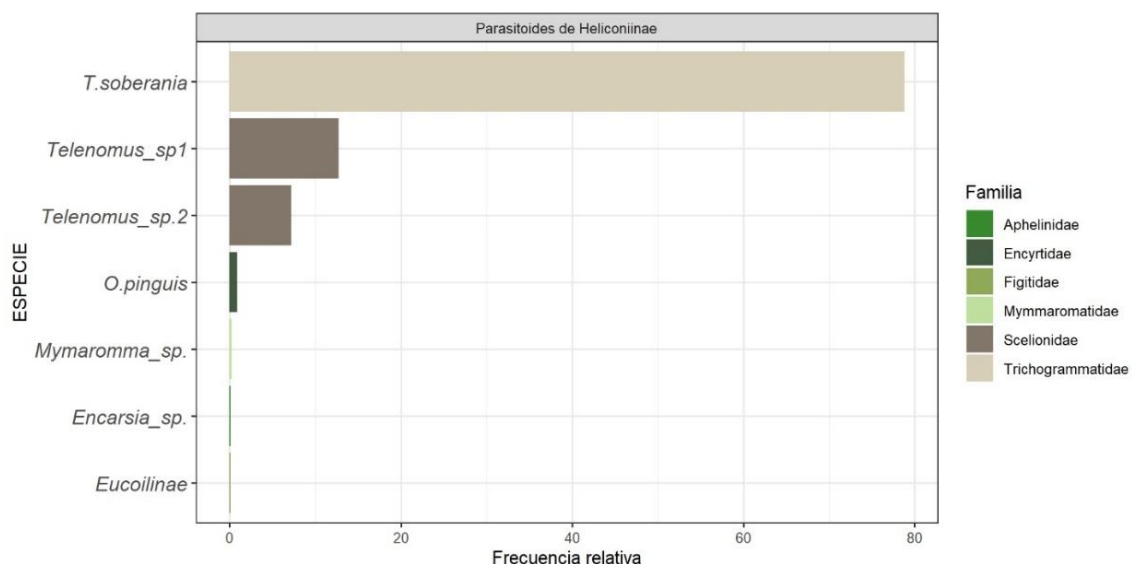


Figura 16. Frecuencia relativa de parasitoides de huevos de Heliconiinae.

7.2. Interacciones biológicas entre parasitoides de huevo y las especies de Heliconiinae.

A partir de los datos recolectados se generó la matriz de interacciones (Tabla 5) que relaciona los parasitoides emergidos para cada especie de Heliconiinae. Los huevos de Heliconiinae fueron parasitados por siete morfoespecies de parasitoides y se confirmó la prevalencia significativa de parasitoides de los géneros *Trichogramma* y *Telenomus*. La asociación de *Trichogramma soberania* fue reportada en los huevos de *Dryas iulia* y *Eueides isabella*, aunque también se reportó con menor frecuencia en huevos de las especies de Heliconiinae recolectadas en los muestreos realizados en este estudio. Por lo que se considera que *T. soberania* es una especie con un amplio rango de parasitismo, en especies de Lepidoptera (Tabla 5).

Telenomus sp.1 mostró una fuerte interacción trófica con *Heliconius melpomene* y en menor grado con *Dryas iulia* y *Eueides isabella*. *Telenomus* sp. 2 parasitó en menor proporción los huevos de *Heliconius sara* y de *Eueides isabella*. Las especies de *Ooencyrtus* aff. *pinguis*, *Mymaromma* sp. y *Encarsia* sp., tuvieron menos interacciones tróficas (Tabla 5).

Tabla 5. Nuevos reportes de interacciones tróficas entre parasitoides y huevos de Heliconiinae.

¹ Parasitoide / Heliconiinae	<i>O. pinguis</i>	Eucoilinae	<i>Encarsia</i> .sp	<i>Mymaromma</i> sp.	<i>Telenomus</i> sp.1	<i>Telenomus</i> sp. 2	<i>T. soberania</i>
<i>Heliconius melpomene</i>	----	1	----	----	114	----	26
<i>Heliconius sara</i>	----	----	----	----	----	78	6
<i>Heliconius hecale</i>	5	----	----	----	10	----	95
<i>Eueides isabella</i>	----	----	1	----	----	11	376
<i>Dryas iulia</i>	6	----	----	3	33	----	424
<i>Dione juno</i>	----	----	----	----	----	----	46

¹Observación: El recuadro gris indican nuevos reportes de interacción parasitoide y especie de Heliconiinae.

Las especies hospedantes *Heliconius melpomene*, *Heliconius hecale* y *Dryas iulia* interactuaron con tres parasitoides cada una, la especie con menor cantidad de interacciones de parasitoides fue *Dione juno*, siendo parasitada exclusivamente por *Trichogramma soberania*. Los huevos de *Heliconius sara*, fueron parasitados principalmente por *Telenomus* sp. 2 y la menor tasa de parasitismo fue registrada por *Trichogramma soberania*. (Figura 17). La red bipartita de relaciones tróficas entre los parasitoides de huevos y las especies de Heliconiinae, se explica a través del ancho de las bandas, indicando la mayor interacción trófica entre ambos organismos (Figura 17).

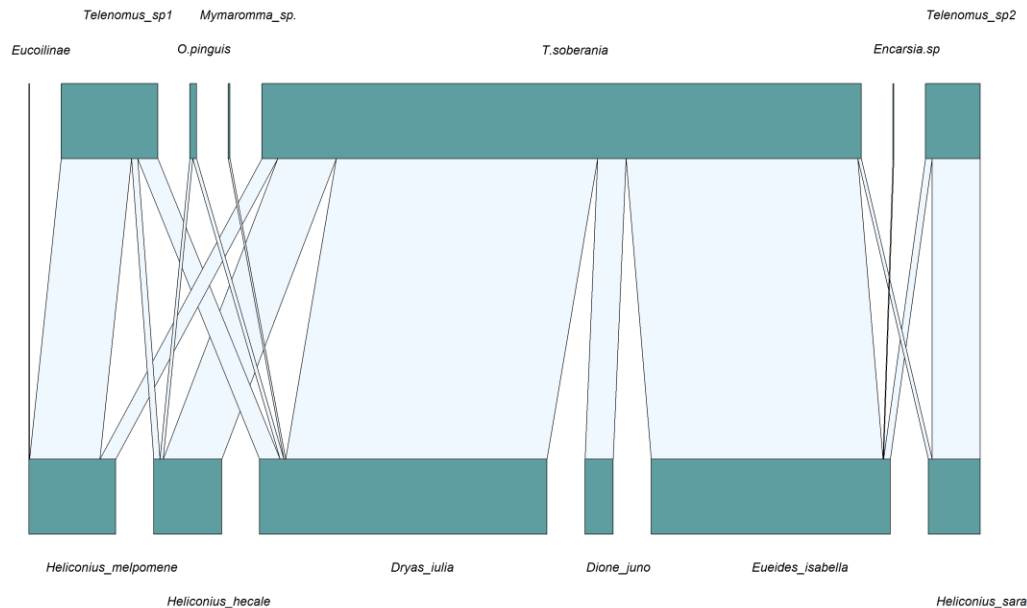


Figura 17. Red bipartita de relaciones tróficas entre parasitoides de huevos y mariposas de la subfamilia Heliconiinae, en el Mariposario Cerro La Vieja.

7.2.1. Topología de la red de relaciones tróficas.

La conectividad entre las especies de parasitoides y de Heliconiinae, que interactúan en una comunidad, delimitada en este caso por el área correspondiente al mariposario, se da directa o indirecta. Por lo que, la topología o estructura de la red trófica, se da en función de la identificación de las especies con el mayor número de interacciones

y por el grado de especialización de cada especie de parasitoide, lo cual permite su configuración (Tabla 6).

Tabla 6. Análisis topológico mediante un modelo nulo para la red de relaciones tróficas de parasitoides de Heliconiinae.

Descriptor	Observado	Null	Límite inferior	Límite superior	Test*
Conectancia	0.38	0.64	0.58	0.69	inferior
Densidad de Enlaces	2.34	3.35	3.27	3.43	inferior
Conectancia Ponderada	0.17	0.24	0.24	0.25	inferior
H2'	0.54	0.01	0.01	0.02	superior

* Indica si la interacción observada es significativamente superior o inferior a lo esperado, de acuerdo con el modelo nulo [es decir, si el valor observado es superior o menor al límite de confianza]. O sí es consistente con el modelo nulo [ns: con el valor observado dentro del intervalo de confianza].

El análisis del modelo nulo revela que los descriptores de conectancia, densidad de enlaces y conectancia ponderada, fueron significativamente inferiores a lo esperado en consideración a un modelo aleatorio. De acuerdo con los resultados presentados (Tabla 6), el coeficiente de especialización de la red (H2') es superior al nivel explicado por la condición aleatoria del modelo, lo que sugiere que la estructura de la red trófica es más especializada de lo esperado (Tabla 6).

7.2.2. Conectancia.

El índice de conectancia (C), indica la proporción entre las interacciones observadas y el total posible dentro de la red trófica. El número de especies del nivel trófico superior fue de siete y el inferior, de las cuales 42 interacciones potenciales, se registraron solamente 16 (Figura 17). El índice de conectancia (Cobs) fue 0.38, valor significativamente inferior al obtenido por el modelo nulo (Cnull=0.64) (Tabla 6).

7.2.3. Conectancia ponderada

El índice de conectancia ponderando los enlaces (Cpobs.) fue de 0.17, significativamente inferior al valor obtenido del modelo nulo (Cp null=0.24), el cual corresponde con el índice de conectancia (C) observado (Tabla 6).

7.2.4. Densidad de enlaces

La densidad de enlaces (Deobs.) fue de 2.34 y se define como la diversidad interacciones ponderadas por los totales marginales por especie, el valor observado es significativamente inferior al obtenido por el modelo nulo (Dnull =3.35), lo que significa que hay menos enlaces o nodos entre especies de parasitoides y de Heliconiinae de los esperados aleatoriamente, sugiriendo que existen especies especialistas.

7.2.5. Coeficiente de especialización H2'

El índice de especialización de la red (H2'obs) observó un valor de 0.54, significativamente superior al del modelo nulo (H2'null = 0.01), lo que sugiere la presencia de una red especializada, aunque presenta una complejidad restringida, de acuerdo con lo observado en la red bipartita (Figura 17). La relevancia de reportar *Trichogramma soberania* en huevos de todas las especies de Heliconiinae estudiadas, confirma la adaptación biológica y nutricional de este Trichogrammatidae a los diversos hospedantes. Sin embargo, los parasitoides *Telenomus* sp. 1 y *Telenomus* sp. 2, evidenciaron una adaptación nutricional limitada a las especies de *Heliconius melpomene* y *Heliconius sara* respectivamente. Modularidad de la red de parasitoides de Heliconiinae.

A partir de los datos obtenidos, se lograron identificar tres módulos o subgrupos (índice de modularidad Q = 0.26) que describen patrones de asociación entre los parasitoides de huevos de Heliconiinae (Figura 18). El primer módulo está conformado por la interacción trófica del parasitoide *Telenomus* sp.1 con de *Heliconius melpomene*; el segundo módulo lo conforman *Telenomus* sp. 2 y *Heliconius sara*; y el tercer módulo

incluyen a los parasitoides *Ooencyrtus* aff. *pinguis* y *Trichogramma soberania* en interacción con *H. hecale*, *E. isabella*, *D. iulia* y *D. junio*. La reducida frecuencia de registros de *Mymaromma* sp., *Encarsia* sp., y *Ooencyrtus* aff. *pinguis*, impidió que se representaran en el tercer módulo (Figura 18).

La aplicación del análisis de modularidad, indicó que no fue posible discriminar las interacciones diferenciadas entre los parasitoides y las especies de Heliconiinae, en relación con la oviposición agrupada o individual, lo que se puede atribuir a la competencia aparente o traslape de nicho ecológico (Figura 18).

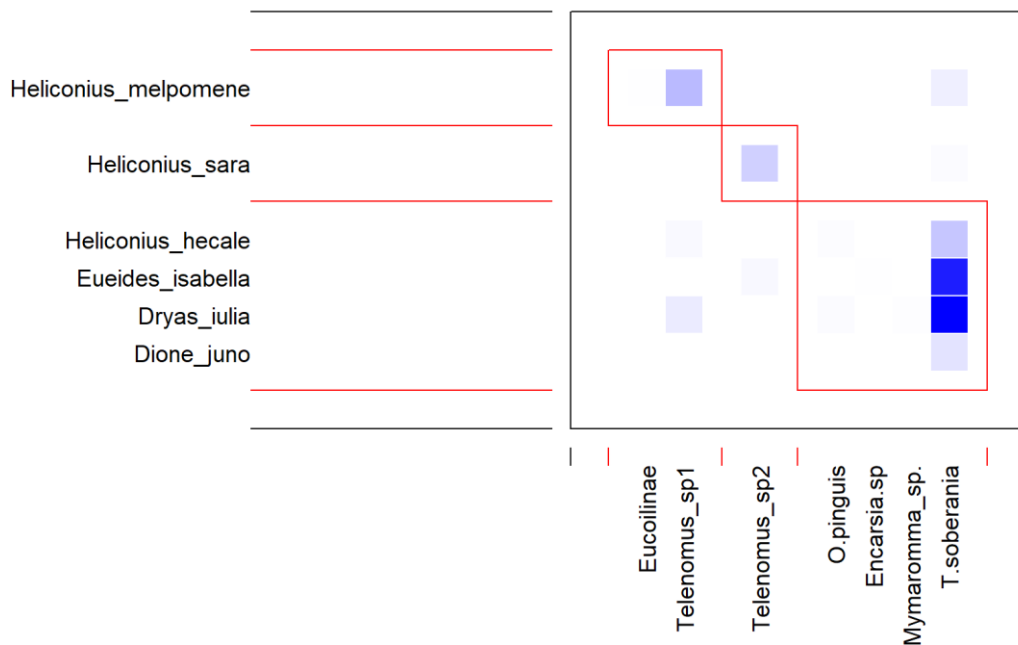


Figura 18. Gráfico de modularidad de la red.

El concepto de competencia aparente se basa en la premisa de que cada parasitoide que emerge de un hospedante tiene la capacidad de atacar a otras especies hospedadoras, lo que implica un traslape de nicho entre las especies involucradas. De acuerdo con esta idea, a medida que más parasitoides emergen de un determinado hospedante, mayor es el potencial de estos para influir en la reducción de la competencia entre las especies hospedantes. En donde la selección de los hospedantes presenta igual probabilidad de

parasitismo y no confirman preferencias marcadas para una especie de Heliconiinae en particular.

A partir del gráfico se puede interpretar que la mayoría de las especies de Heliconiinae en el estudio comparten parasitoides entre sí, lo que sugiere una red de interacciones compleja. Sin embargo, esta relación de compartición no es simétrica. Específicamente, *Dryas iulia* y *Eueides isabella* podrían estar contribuyendo, a través de interacciones indirectas, a una mayor tasa de parasitismo en otras especies como *Dione juno*, *Heliconius hecale* y *Heliconius melpomene*. Esto sugiere que algunas especies actúan como nodos clave en la red, facilitando la transferencia de parasitoides hacia otras, incrementando así el impacto del parasitismo en determinadas especies de la comunidad (Figura 19).

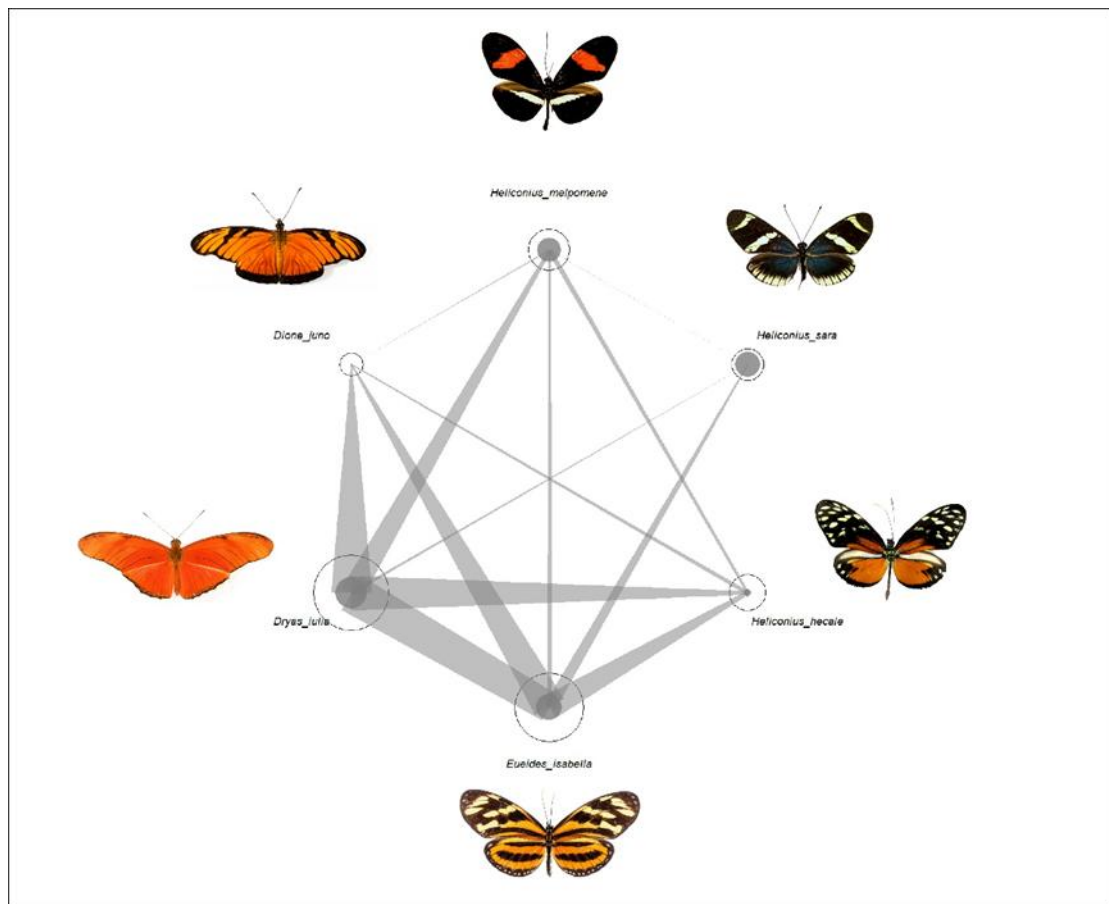


Figura 19. Traslape de nicho de la comunidad de parasitoides de Heliconiinae. (Círculos representan las mariposas de la familia Heliconiinae, y las líneas entre ellas indica los parasitoides compartidos).

8. DISCUSIÓN

8.1. Nuevos registros de interacción la "parasitoide-huésped" en especies de Heliconiinae.

La especie *Trichogramma soberania*, fue descrita por Woelke et al., (2019) a partir de ejemplares emergidos de *Agraulis vanillae vanillae* colectados en *Passiflora foetida* var. *isthmia* en el camino del oleoducto, Parque Nacional Soberanía. Posteriormente se reporta *T. soberania* como parasitoide de *Dryas iulia*, recolectada sobre *Passiflora biflora* en los laboratorios del Smithsonian Tropical Research Institute (STRI) en Gamboa, Panamá (de Jong, 2024). El presente estudio constituye el primer reporte de *T. soberania* como parasitoide de huevos de *Dione juno*, *Heliconius hecale*, *Heliconius melpomene*, *Eueides isabella* y *Heliconius sara*, en la localidad de Cerro La Vieja ubicado a 75 km al oeste del sitio de colecta del espécimen tipo.

Las especies del género *Telenomus* han sido reportadas como parasitoides de las siguientes familias de Lepidoptera: Geometridae, Noctuidae, Lymantriidae, Arctiidae, Lasiocampidae, Sesiidae, Saturniidae, Nymphalidae (Johnson, 1984). Montero (2007), registra el parasitismo de *Telenomus* sp. en huevos de *Dione juno*, *Heliconius cydno* y *Heliconius hecale*. Sin embargo, los resultados presentados en este estudio indica el primer reporte del parasitismo del *Telenomus* sp. en *Heliconius melpomene*, *Heliconius sara* y *Dryas iulia*. No obstante, el análisis molecular realizado para el complejo de especies de *Telenomus* sp. recolectados en huevos de Heliconiinae, no discrimina las especies de este parasitoide, en función del análisis molecular, siguiendo el rigor de la taxonomía integrativa, que involucra tanto los caracteres morfológicos, como la caracterización molecular. Por lo que, se sugiere realizar estudios que permitan discriminar los nuevos registros entre *Telenomus* sp. y las especies de Heliconiinae consideradas en el presente estudio.

Los parasitoides del género *Encarsia* se reportan principalmente como parasitoides de Sternorrhyncha (Polaszek A., 1991). Sin embargo, existen registros de *Encarsia* sp. emergiendo de huevos de 17 especies de Lepidoptera, entre estas *Rachiplusia*

nu, *Colias vauthieri*, *Eucosma aporema*, *Anagasta kuehniella*, *Agrotis subterranea* , *Plutella xylostela*, *Helicoverpa zea* y *Cydia pomonella*.

Los hospedantes conocidos de *Encarsia meritoria* son: *Aleuroglandulus malangae*, *Aleurothrixus porteri*, *Aleyrodes spiraeoides*, *Bemisia tabaci*, *Dialeurodes* sp., *Siphoninus phillyreae*, *Tetraleurodes acaciae*, *Trialeurodes abutiloneus* Haldeman, *T. floridensis*, *T. vaporariorum* y *T. variabilis* (Schauff y Evans, 1996). De acuerdo con lo enunciado anteriormente, este registro representa la primera evidencia de parasitismo de *Encarsia* en *Eueides isabella* (Nymphalidae) y nuevo reporte del género para Panamá.

Recientemente fue confirmado que *Mymaromma menehune*, que se describió en 2022 en el archipiélago de Hawai y se considera un parasitoide solitario de huevos de Psocoptera, el cual es el primer registro en este hospedero (Honsberger et al., 2022). No existen conocimientos sobre la historia natural y la biología de la mayoría de los miembros de la familia Mymarommatidae, en donde la mayor parte de los registros provienen de trampas, uso de redes y registro fósil en ámbar (Gibson et al., 2007). Por su pequeño tamaño se presume que son parasitoides de huevos (Hanson y Gauld, 1995). De acuerdo a las evidencias observadas en el presente estudio, se considera el primer reporte de *Mymaromma* para Panamá y primer registro de la especie como parasitoide de especies de Lepidoptera.

8.2. Tasa de parasitismo asociada a las diferentes estrategias de oviposición de las especies de Heliconiinae.

La mayor tasa de parasitismo se encontró sobre especies que ovipositan individualmente en *Passiflora seemannii*, durante el mes de febrero, mes que presentó una reducida precipitación pluviométrica y temperaturas promedio elevadas, en el área de estudio. No obstante, no se encontraron correlaciones que expliquen la menor tasa de parasitismo en huevos de especies de Heliconiinae que ovipositan en masas o agrupadas. El comportamiento observado, puede atribuirse a la interacción entre los compuestos volátiles liberados por las plantas evaluadas y su interacción con las especies de Heliconiinae reportadas en el presente estudio. Las interacciones tróficas observadas entre las especies de Heliconiinae y las plantas hospedantes, sugieren la influencia de la

liberación de feromonas, encontradas sobre los huevos del complejo de especies de Lepidopteros estudiados, interfieran en el comportamiento de oviposición de los parasitoides. Se destaca que la oviposición de huevos agrupados o en masas, es una adaptación fisiológica que depende de la alimentación de las larvas o de la tasa reproductiva de las hembras de los parasitoides (Young, 1983). No se descarta que la distribución del alimento en parches aislados y la mayor eficiencia en el consumo del follaje, influya en la oviposición individual de las posturas. Otros autores proponen que la oviposición de huevos en masas o agrupados, se da específicamente cuando estos presentan coloración aposemática, lo que podría explicarse en función de la emisión de las señales de advertencia para los enemigos naturales.

Los huevos de insectos y específicamente de las posturas de los parasitoides oófagos o de huevos, se encuentran sobre la planta hospedante y dependen de defensas morfológicas como escamas, setas, espinas y coloración (Hui, y otros, 2021). Además, se ha reportado la presencia de defensas químicas en huevos de los lepidópteros, específicamente en *Utetheisa ornatrix* (Eisner y otros, 2000) y *Eumaeus minyas* (Castillo-Guevara y Rico-Gray, 2002).

La presente investigación, confirmó, la reducción de la tasa de parasitismo en huevos de *D. juno* y *H. sara*, condición que no se puede explicar por la relación trófica con las plantas hospedadoras *P. vitifolia* y *P. auriculata*, respectivamente. Contrario a lo observado en los huevos *D. iulia* y *H. hecale*, recolectados en las mismas plantas hospedantes. La interpretación ecológica, de la reducida tasa de parasitismo en huevos colocados en grupos, cuando comparados con los ovipositados individualmente, no es precisa. Por lo que, la interpretación a los resultados presentados sugiere que los huevos agrupados envían señales de advertencia relacionados con el contenido tóxico de los huevos de *H. sara* y *D. juno*. No obstante, esta hipótesis tendrá que ser considerada en investigaciones futuras.

8.3. Interacciones biológicas entre las especies de parasitoides de huevo y las especies de Heliconiinae.

Los resultados obtenidos proporcionan una visión detallada de la diversidad y especificidad en las interacciones entre Heliconiinae y los parasitoides de huevos, destacando la complejidad de estas relaciones ecológicas.

La recolección de Heliconiinae en condiciones semicontroladas permitió identificar una muestra representativa de parasitoides de huevos u oófagos de las especies, *Heliconius melpomene*, *H. hecale*, *H. sara*, *Dryas iulia*, *Dione juno* y *Eueides isabella*. El comportamiento y estrategias de oviposición discutido anteriormente, destaca que *D. juno* y *H. sara*, se caracteriza por ovipositar sus posturas en masas o agrupados en plantas de *Passiflora seemannii*, *P. edulis* y *P. auriculata*. Sin embargo, *H. melpomene*, *H. hecale*, *D. iulia*, y *E. isabella*, realizaron sus posturas individualmente en *P. menispermifolia*, *P. seemannii*, *P. biflora*, *P. auriculata*, *P.* y *P. edulis*.

El registro de menor cantidad de interacciones que las esperadas por el modelo nulo, sugiere la existencia de barreras o del posible desplazamiento por competidores. (Bluthgen et al., 2008). La interacción trófica observada se explica en función de los valores reducidos de conectancia determinados en este estudio. Los valores reducidos de conectancia, se presentan redes tróficas antagonistas y podría ser consecuencia de la competencia por los recursos, principalmente alimenticios (Villa-Galaviz et al., 2012). Algunos autores sugieren que la reducida conectancia ofrece a la red una elevada estabilidad, la cual disminuye los efectos negativos, en presencia de posibles extinciones puntuales (Martínez-Falcón et al., 2019).

La dominancia de *T. soberania* en la comunidad de parasitoides de Heliconiinae y el traslape de nicho explicarían la competencia, la menor cantidad de interacciones tróficas y reducida conectancia de la red. Sin embargo, es posible identificar algún grado de especialización, significativamente superior al grado de especialización explicado por la aleatoriedad de la red trófica. La especialización evaluada en función de la modularidad de la red trófica, confirmó que *T. soberania* es el principal parasitoide de *E. isabella*, *D. juno* y *D. iulia* y *Telenomus* sp.2., como principal parasitoide de *H. sara*. Sin embargo, la

interacción entre *Telenomus* sp.2. y *H. sara*, debe confirmarse debido a que la caracterización entre las especies *Telenomus* sp.1. y *Telenomus* sp.2., no fueron separadas por medio de la caracterización molecular.

9. CONCLUSIONES

1. La comunidad de parasitoides de huevos de Heliconiinae en condiciones semicontroladas en el Mariposario Cerro La Vieja, fue parasitada por *Trichogramma soberania*, confirmando la dominancia de esta especie en la red trófica estudiada.
2. Las especies de Heliconiinae que ovipositan individualmente, presentan una tasa de parasitismo superior, en comparación de la oviposición agrupada o en masas de huevos.
3. La reducida tasa de parasitismo en huevos agrupados de *Dione juno* y *Heliconius sara*, debe estudiarse a profundidad, debido a la estrategia de defensa pasiva observada, la cual reduce la tasa de parasitismo.
4. La estacionalidad, representada por el mes de recolección, influyó significativamente en la diversidad de parasitoides. Especialmente, durante los meses con precipitaciones pluviométrica reducidas y temperaturas elevadas. La evidencia presentada, confirma una relación directa entre las condiciones climáticas (factores abióticos) y la tasa de parasitismo.
5. La selección de la planta hospedante tuvo un efecto notable sobre la tasa de parasitismo, con *Passiflora seemannii* relacionada con las elevadas tasas de parasitismo, cuando presentan posturas de huevos individuales.
6. El índice de especialización de la red trófica fue elevada, lo que indica que las interacciones entre Heliconiinae y los parasitoides oófagos, están condicionadas por procesos ecológicos específicos.
7. Se realizó el primer reporte de *Trichogramma soberania* parasitando huevos de diversas especies de Heliconiinae, en la localidad de Cerro La Vieja, Panamá.

10. RECOMENDACIONES

1. Se sugiere realizar estudios adicionales sobre los posibles mecanismos de defensa pasiva, como la coloración aposemática, que pueden influir en la reducción de la tasa de parasitismo, sobre la oviposición de los huevos agrupados o en masas, en lagunas de las especies de Heliconiinae. La comprensión de estos mecanismos puede proporcionar nuevas perspectivas estudio, para la biología evolutiva relacionada con la relación trófica entre parasitoides de huevos y sus huéspedes.
2. Se recomienda ampliar el monitoreo de parasitoides de Heliconiinae en otros ecosistemas de Panamá. Por lo que, permitiría identificar nuevas especies de parasitoides de huevos y evaluar la consistencia de los patrones de comportamiento observados en este estudio, contribuyendo al conocimiento de las interacciones tróficas en los diferentes ecosistemas.

11. BIBLIOGRAFÍA CITADA

Aguilar, M., y Quirós, Á. (2022). *Propuesta de un plan de marketing para la comercialización de pupas de mariposas por parte del Mariposario de la Universidad de Costa Rica en el territorio costarricense* (Tesis de licenciatura). Universidad de Costa Rica.

Aiello, A., Rodriguez, V., Becker, V., y Greece, O. (2005). Moths and butterflies (Lepidoptera) from Bahía Honda and Canales de Tierra island (Veraguas, Panama). En *Estudios sobre la biodiversidad de la región de Bahía Honda (Veraguas, Panamá). Studies on the biodiversity of the Bahia Honda region (Veraguas, Panama)* (pp. 494-570). Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Amadou, L., Baoua, I., Malick, N. B., Karimoune, L., y Muniappan, R. (2018). Native parasitoids recruited by the invaded fall army worm in Niger. *Indian Journal of Entomology*, 80(4), 1253. <https://doi.org/10.5958/0974-8172.2018.00338.3>

Apple, J., y Feener Jr., D. (2001). Ant visitation of extrafloral nectaries of Passiflora: The effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia*, 127, 409-416.

Arauz, G., Iglesias, C., Santos, A., y Aniño, Y. (2021). Diversidad de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) en la meseta de Chorchá, provincia de Chiriquí, Panamá. *Tecnociencia*, 23, 385-403.

Askew, R. R., y Shaw, M. R. (1986). Parasitoid communities: Their size, structure and development. *Insects Parasitoids*. London.

Basset, Y., Barrios, H., Segar, S., Srygley, R. B., Aiello, A., Warren, A. D., Delgado, F., Coronado, J., Lezcano, J., Arizala, S., Rivera, M., Perez, F., Bobadilla, R., Lopez, Y., y Ramirez, J. A. (2015). The butterflies of Barro Colorado Island, Panama: Local extinction since the 1930s. *PLoS ONE*, 10(8), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136623>

Bates, H. W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23(3), 495–566. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1860.tb00146.x>

Batista, A., Miranda, M., y Valdes, S. (2021). *Anfibios y reptiles de la Reserva Natural Privada Las Oropendolas: Chiguirí Arriba, Penonomé*.

Beccaloni, G. W., Vilorio, A. L., Hall, S. K., y Robinson, G. S. (2008). *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies*. Monografías Tercer Milenio.

- Beltrán, M., Jiggins, C. D., Brower, A. V. Z., Bermingham, E. P., y Mallet, J. L. B. (2007). Do pollen feeding, pupal-mating and larval gregariousness have a single origin in *Heliconius* butterflies? Inferences from multilocus DNA sequence data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(2), 221–239. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00830.x>
- Benson, W. W., Brown, K. S., y Gilbert, L. E. (1975). Coevolution of plants and herbivores: Passion flower butterflies. *Evolution*, 29(4), 659–680. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00861.x>
- Benson, W. W. (1978). Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution*, 32(3), 493–518. <https://doi.org/10.2307/2407717>
- Benson, D. A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J., y Sayers, E. W. (2012). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 41(D1), D36–D42.
- Bersier, L. F., Banasek-Richter, C., y Cattin, M. F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83(9), 2394–2407. <https://doi.org/10.2307/3071801>
- Bertea, C. M., Casacci, L. P., Bonelli, S., Zampollo, A., y Barbero, F. (2020). Chemical, physiological and molecular responses of host plants to lepidopteran egg-laying. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1768. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01768>
- Biondi, A., Chailleux, A., Lambion, J., Han, P., Zappalà, L., y Desneux, N. (2013). Indigenous natural enemies attacking *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in southern France. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 23(1), 117–121.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11, 185–195.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D., y Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89(12), 3387–3399.
- Boivin, G., y Brodeur, J. (2007). Intra and interspecific interactions among parasitoids: Mechanisms, outcomes and biological control. En G. Boivin y J. Brodeur (Eds.), *Trophic and guild in biological interactions control* (pp. 123–144). Springer.
- Brower, A. V. Z., y Egan, M. G. (1997). Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiinae): A revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and a molecular gene. *Proceedings Biological Sciences*, 264(1384), 969–977. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0134>

Buffington, M., Forshage, M., Liljeblad, J., Tang, C. T., y van Noort, S. (2020). World Cynipoidea (Hymenoptera): A key to higher level groups. *Insect Systematics and Diversity*, 4(4), 1–69.

Bullor, L., Braude, H., Monzón, J., Cotes Prado, A. M., Casavola, V., Carbajal Morón, N., y Risopoulous, J. (2023). Bioinsumos: Oportunidades de inversión en América Latina. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc9060es>

Camacho, C., Coulouris, G., Avagyan, V., Ma, N., Papadopoulos, J., Bealer, K., y Madden, T. L. (2009). BLAST+: Architecture and applications. *BMC Bioinformatics*, 10, 421.

Castillo-Guevara, C., y Rico-Gray, V. (2002). Is cycasin in *Eumaeus minyas* (Lepidoptera: Lycaenidae) a predator deterrent? *Interciencia*, 27(9), 465–470.

Chew, F. S., y Robbins, R. K. (1984). Egg-laying in butterflies. En R. I. Vane-Wright y P. R. Ackery (Eds.), *The biology of butterflies* (Symposium of the Royal Entomological Society of London, No. 11, pp. 65–79). Academic Press.

Clarke, C., Calatayud, P. A., Sforza, R. F., Ndemah, R. N., y Nyamukondiwa, C. (2019). Parasitoids' ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 485. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00485>

Colazza, S., Cusumano, A., Lo Giudice, D., y Peri, E. (2014). Chemo-orientation responses in hymenopteran parasitoids induced by substrate-borne semiochemicals. *BioControl*, 59, 1–17.

De Castro, E. C. P., Zagrobelny, M., Cardoso, M. Z., y Bak, S. (2018). The arms race between heliconiine butterflies and *Passiflora* plants—new insights on an ancient subject. *Biological Reviews*, 93(1), 555–573. <https://doi.org/10.1111/brv.12357>

Deinert, E. I., Longino, J. T., y Gilbert, L. E. (1994). Mate competition in butterflies. *Nature*, 370(6484), 23–24. <https://doi.org/10.1038/370023a0>

De Jong, J. (2024). *Egg-citing parasitoids: Host specificity of egg parasitoid wasps on Heliconiini butterflies*. [Master's thesis, Biosystematics (BIS)]

DeVries, P. J. (1987). *The butterflies of Costa Rica and their natural history, volume I: Papilionidae, Pieridae*. Princeton University Press.

Dethier, V. G. (1959). Food-plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. *The Canadian Entomologist*, 91(9), 581–596. <https://doi.org/10.4039/Ent91581-9>

Dobson, A. P. (1988). The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *Quarterly Review of Biology*, 63, 139–165.

Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., y Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24.

Dormann, C. F., y Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 90–98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>

Duan, J. J., Taylor, P. B., Fuester, R. W., Kula, R. R., y Marsh, P. M. (2013). Hymenopteran parasitoids attacking the invasive emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae) in western and central Pennsylvania. *Florida Entomologist*, 96(1), 166–172. <https://doi.org/10.1653/024.096.0122>

Dyar, H. G. (1914). Report on the Lepidoptera of the Smithsonian biological survey of the Panama Canal Zone. *Proceedings of the United States National Museum*, 47(2050), 139–350. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.47-2050.139>

Eisner, T., Eisner, M., Rossini, C., y Meinwald, J. (2000). Chemical defense against predation in an insect egg. *PNAS*, 97(4), 1634–1639.

Elizalde, L., y Folgarait, P. J. (2010). Host diversity and environmental variables as determinants of the species richness of the parasitoids of leaf-cutting ants. *Journal of Biogeography*, 37(12), 2306–2316.

Elizalde, L., Arbetman, M., Arnan, X., Eggleton, P., Leal, I., Lescano, M. N., y Pirk, G. (2020). The ecosystem services provided by social insects: Traits, management tools and knowledge gaps. *Biological Reviews*, 95(5), 1418–1441.

Ehrlich, P. R., y Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18(4), 586–608. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1964.tb01674.x>

Emlen, J.M. (1973). *Ecology: An evolutionary approach [by] J. Merrit Emlen*. Addison-Wesley Pub. Co.

Garwood, K., y Lehman, R. (2011). *Butterflies of Central America. A photographic checklist of common species. Volume 1: Papilionidae, Pieridae, y Nymphalidae*.

Gauld, I., y Bolton, B. (1988). *The Hymenoptera*. Oxford University Press.

Gibson, G., Read, J., y Huber, J. (2007). Diversity, classification and higher relationships of Mymarommatoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 16(1), 51–146.

Gilbert, L. E. (1972). Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69(6), 1403–1407. <https://doi.org/10.1073/pnas.69.6.1403>

Gilbert, L. E. (1975). Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. *Coevolution of Animals and Plants*.

Gilbert, L. E. (1991). Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: Pattern, process, and problems. En P. Price, T. Lewinsohn, T. Fernandes, y W. Benson (Eds.), *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (pp. 403–427). John Wiley y Sons.

Giunti, G., Canale, A., Messing, R. H., Donati, E., Stefanini, C., Michaud, J. P., y Benelli, G. (2015). Parasitoid learning: Current knowledge and implications for biological control. *Biological Control*, 90, 208–219.

Godfray, H. C. (1994). *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Monographs in behavior and ecology.

Godfray, H. C. J., Agassiz, D. J. L., Nash, D. R., y Lawton, J. H. (1995). The recruitment of parasitoid species to two invading herbivores. *The Journal of Animal Ecology*, 64(3), 393. <https://doi.org/10.2307/5899>

Gokhman, V. E. (2018). Dimensions and borderlines of parasitoids Hymenoptera species: A paradigm shift? *Biology Bulletin Reviews*, 78(5), 37–45.

González-Valdivia, N. A., Pozo, C., Ochoa-Gaona, S., Ferguson, B. G., Cambranis, E., Lara, O., Pérez-Hernández, I., Ponce-Mendoza, A., y Kampichler, C. (2016). Nymphalidae frugívoras (Lepidoptera: Papilionoidea) asociadas a un ecomosaico agropecuario y de bosque tropical lluvioso en un paisaje del sureste de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(2), 451–464. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.04.003>

Goulet, H., y Huber, J. T. (1993). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*.

Guerrieri, E., Huigens, M., Estrada, C., Woelke, J., de Rijk, M., Fatouros, N. E., y Noyes, J. (2009). *Ooencyrtus marcelloi* sp. nov. (Hymenoptera: Encyrtidae), an egg parasitoid of Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae) on passion vines (Malpighiales: Passifloraceae) in Central America. *Journal of Natural History*, 44(1–2), 81–87. <https://doi.org/10.1080/00222930903362051>

Hanson, P. E., y Gauld, I. D. (1995). *The Hymenoptera of Costa Rica* (Vol. 1). Oxford University Press.

Hanson, P., y Gauld, I. (2006). *Hymenoptera de la Región Neotropical*. The American Entomological Institute.

Hayat, M. (1983). The genera of Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the world. *Systematic Entomology*, 8, 63–102.

Hawkins, B. A., y Porter, E. E. (2003). Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *American Naturalist*, 161(1), 40–49. <https://doi.org/10.1086/345479>

Haye, T., Fischer, S., Zhang, J., y Garipey, T. (2015). Can native egg parasitoids adopt the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae), in Europe? *Journal of Pest Science*, 88(4), 693–705. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0671-1>

Honsberger, D., Tuber, J., y Wright, M. (2022). A new *Mymaromma* sp. (Mymarommatoidea, Mymaromatidae) in Hawai'i and first host record for the superfamily. *Journal of Hymenoptera Research*, 89, 73–87. <https://doi.org/10.3897/jhr.89.77931>

Hui, D., Kai-hui, Z., Qian, Z., Xue-ping, B., Jin-cheng, Z., y Li-cheng, Z. (2021). Morphological defense of the egg mass of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) affects parasitic capacity and alters behaviors of egg parasitoid wasps. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(3), 671–678.

Hunter, M. D., y Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73(3), 724–732. <https://doi.org/10.2307/1940152>

Idriss, G. E. A., Mohamed, S. A., Khamis, F., Du Plessis, H., y Ekesi, S. (2018). Biology and performance of two indigenous larval parasitoids on *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Sudan. *Biocontrol Science and Technology*, 28(6), 614–628. <https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1477117>

Janzen, D. H. (1981). The peak in North America Ichneumonid species richness lies 38 degrees and 42 degrees. *Ecology*, 62(3), 532–537.

Jiggins, C. D. (2017). *The ecology and evolution of Heliconius butterflies*. Oxford University Press.

Johnson, N. (1984). Systematics of Nearctic Telenomus. *Bulletin of the Ohio Biological Survey*, 6(3).

Katoh, K., Rozewicki, J., y Yamada, K. D. (2019). MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 20(4), 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>

Kozak, K. M., Wahlberg, N., Neild, A. F. E., Dasmahapatra, K. K., Mallet, J., y Jiggins, C. D. (2015). Multilocus species trees show the recent adaptive radiation of the Mimetic *Heliconius* butterflies. *Systematic Biology*, 64(3), 505–524.

Lamas, G. (2004). *Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea. Atlas of Neotropical Lepidoptera* (Vol. 5A). Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera; Scientific Publishers.

Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., y Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21), 2947–2948.

Larsson, A. (2014). AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large datasets. *Bioinformatics*, 30(22), 3276–3278.

Lemelin, R. H. (2012). *The management of insects in recreation and tourism*. Cambridge University Press.

Lill, J. T., Marquis, R. J., y Ricklefs, R. E. (2002). Host plants influence parasitism of forest caterpillar. *Nature*, 417(6885), 170–173. <https://doi.org/10.1038/417170a>

Longino, J. T. (1984). Shoots, parasitoids, and ants as forces in the population dynamics of *Heliconius hewitsoni* in Costa Rica (extrafloral nectaries) (Tesis doctoral).

MacArthur, R. H., y Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373. <https://doi.org/10.2307/2407089>

Maddison, W. P., y Maddison, D. R. (2023). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis (Version 3.81). <http://www.mesquiteproject.org>

Mallet, J., y Joron, M. (1999). Evolution of diversity in warning color and mimicry: Polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30(1), 201–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.201>

Malo, F. (1961). Phoresy in *Xenofens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), a parasite of *Caligo eurilochus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Economic Entomology*, 3(1), 465–466.

Marín, L., León-Cortés, J. L., y Stefanescu, C. (2009). The effect of an agro-pasture landscape on diversity and migration patterns of frugivorous butterflies in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 18(4), 919–934. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9540-z>

Martínez-Falcón, A. P., Martínez-Adriano, C., y Dáttilo, W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En C. E. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 265–283). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex.

Masner, L. (1980). Key to genera of Scelionidae of the Holarctic Region, with descriptions of new genera and species (Hymenoptera: Prototrupoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 113, 1–54.

Matošević, D., y Melika, G. (2013). Recruitment of native parasitoids to a new invasive host: First results of *Dryocosmus kuriphilus* parasitoid assemblage in Croatia. *Bulletin of Insectology*, 66(2), 231–238.

McGrady-Steed, J., Harris, P. M., y Morin, P. J. (1997). Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390(6656), 162–165. <https://doi.org/10.1038/36561>

Ministerio de Ambiente. (2019). Decreto Ejecutivo N°19 del 26 de marzo de 2019 por el cual se reglamenta el acceso y control del uso de los recursos biológicos y genéticos en la República de Panamá y se dictan otras medidas. *Gaceta Oficial* N°28741-A.

Montero, J. J. M. R. (2007). *Manual para el manejo de mariposarios*. Editorial INBio.

Motten, A. F. (1982). Pollination ecology of the spring wildflower community in the deciduous forests of Piedmont North Carolina (Tesis doctoral, Duke University, Durham, North Carolina, USA).

Morris, R., Lewis, O., y Godfray, C. (2005). Apparent competition and insect community structure: Towards a spatial perspective. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 449–462.

Murawski, D. A., y Gilbert, L. E. (1986). Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: A comparison of *Heliconius* butterflies and hummingbirds. *Oecologia*, 68, 161–167. <https://doi.org/10.1007/BF00384782>

Myartseva, S., Ruiz-Cancino, E., y Coronado, J. M. (2013). Aphelinidae (Hymenoptera). En J. Llorente, J. Morrone, O. Yáñez, y I. Vargas (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento* (pp. 753–757). Facultad de Ciencias UNAM.

Naime, J., Mora, F., Sánchez-Martínez, M., Arreola, F., y Balvanera, P. (2020). Economic valuation of ecosystem services from secondary tropical forest: Trade-offs and implications for policy making. *Forest Ecology and Management*, 473, 118294.

Noyes, J. (1980). A review of the genera of Neotropical Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology Series)*, 41(3), 107–253.

Noyes, J. S. (1982). Collecting and preserving chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Journal of Natural History*, 16(3), 315–334. <https://doi.org/10.1080/00222938200770261>

Noyes, J. (1985). A review of the neotropical species of *Ooencyrtus* Ashmead, 1900 (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of Natural History*, 19, 533–554.

Noyes, J. (2007). Universal Chalcidoidea Database. En O. Bánki, Y. Roskov, M. Doring, G. Ower, D. R. Hernandez-Robles, C. C. Plata, y A. S. Jeppesen (Eds.), *Catalogue of Life Checklist*. <https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/>

Padilla-Zamora, A., Thurman, A., MacDonald, J., y Aníño, Y. (2020). Lista sinóptica y frecuencia de recolecta de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) en Playa Corona, San Carlos, Panamá. *Poeyana*, 510, 89-92.

Pennachio, F., y Strand, M. R. (2006). Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 51, 233-258.

Penz, C. M. (1999). Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127(3), 277-344. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb00680.x>

Penz, C. M., y Peggie, D. (2003). Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology*, 28(4), 451-479. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2003.00221.x>

Pinto, J. (2006). A review of the New World genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 15(1), 38-163.

Polaszek, A. (1991). Egg parasitism in Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) with special reference to *Centrodora* and *Encarsia* species. *Bulletin of Entomological Research*, 81, 97-106.

Polaszek, A., y Vilhemsen, L. (2023). Biodiversity of hymenopteran parasitoids. *Current Opinion in Insect Science*, 56, 101026. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2023.101026>

Posada, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7), 1253-1256.

Quicke, D. L. J. (1997). *Parasitic wasps*. Chapman y Hall Ltd.

Quicke, D. L. J. (2012). We know too little about parasitoid wasp distributions to draw any conclusions about latitudinal trends in species richness, body size and biology. *PLoS ONE*, 7(2), e32101. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032101>

Rambaut, A., y Drummond, A. (2010). FigTree v1. 3.1 Institute of Evolutionary Biology. University of Edinburgh.

Ramírez, M. (2021). Identificación taxonómica de las especies de Telenominae (Platygastridae: Scelionidae) en México (Tesis doctoral). Universidad Autónoma de Nuevo León.

Ramos, D. L., Cunha, W. L., Evangelista, J., Lira, L. A., Rocha, M. V., Gomes, P. A., y Togni, P. H. (2020). Ecosystem services provided by insects in Brazil: What do we really know? *Neotropical Entomology*, 49, 783-794. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00781-y>

R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.

Reed, R. (2006). Gregarious oviposition and clutch size adjustment by a *Heliconius* butterfly. *Biotropica*, 35(4), 555-559.

Richner, H., y Heeb, P. (1995). Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos*, 73(3), 435-441. <https://doi.org/10.2307/3545973>

Ríos, A. (2002). Flying North: Potential roles of North American butterfly houses in promoting sustainable economic activities and conservation (Tesis de Maestría). USA, Florida.

Santos, A., y Cambra, R. (2003). Mariposas del Parque Nacional Darién: Nymphalidae, Papilionidae y Pieridae (Lepidoptera) depositadas en el Museo de Invertebrados G.B. Fairchild, Universidad de Panamá. *Tecnociencia*, 5(2), 23-33.

Santos, A., Muñoz, R., Osorios, M., y Carranza, R. (2019). Mariposas Papilionoidea y Hesperioidea (Insecta: Lepidoptera) de la isla Majé, comarca Guna de Madugandí, Panamá. *Tecnociencia*, 14(2), 39-54.

Santos, A. M. C., y Quicke, D. L. J. (2011). Large-scale diversity patterns of parasitoid insects. *Entomological Science*, 14(4), 371-382. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2011.00481.x>

Sato, H., Okabayashi, Y., y Kamijo, K. (2002). Structure and function of parasitoid assemblages associated with *Phyllonorycter* leafminers (Lepidoptera: Gracillariidae) on deciduous oaks in Japan. *Environmental Entomology*, 31(6), 1052-1061.

Saul-Gershenz, L. (2022). Insect zoo and butterfly houses for public education: Importation, shipping, safety, regulatory, and environmental issues related to breeding and international trade of non-native insects. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties*, 41(1), 1-38.

Schauff, M., y Evans, G. (1996). A pictorial guide to the species of *Encarsia* (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitic on whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 98, 1-22.

Schluter, D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press.

Schowalter, T. D., Noriega, J. A., y Tscharnkte, T. (2018). Insect effects on ecosystem services—Introduction. *Basic and Applied Ecology*, 26, 1-7.

Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., y Ritchie, M. (1998). Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist*, 152(5), 738–750. <https://doi.org/10.1086/286204>

Smiley, J. (1986). Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: Effects on caterpillar survival. *Ecology*, 67, 516-521. <https://doi.org/10.2307/1938594>

Staab, M., Bruelheide, H., Durka, W., Michalski, S., Purschke, O., Zhu, C. D., y Klein, A. M. (2016). Tree phylogenetic diversity promotes host-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences*, 283(1834), 20160275.

Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312-1313.

Stamp, N. (1980). Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *The American Naturalist*, 115(3), 367-380.

Tobar, D., Ibrahim, M., y Casasola, F. (2006). Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario del Pacífico Central de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*, 45, 58-65.

Trjapitzin, V., Myartseva, S., Ruiz-Cancino, E., y Coronado-Blanco, J. M. (2008). Clave de géneros de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) de México y un catálogo de las especies. Editorial Planea.

Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., y Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445, 202-205.

Valdés Rodríguez, L. A. (2018). Estructura de las comunidades de mariposas diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) en fragmentos de vegetación en la ciudad de Panamá (Tesis de maestría). Universidad de Panamá.

Vanbergen, A. J., Jones, T. H., Hails, R. S., Watt, A. D., y Elston, D. A. (2007). Consequences for a host–parasitoid interaction of host-plant aggregation, isolation, and phenology. *Ecological Entomology*, 32, 419-427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00885.x>

Vaughan, I., Gotelli, N., y Memmott, J. (2017). econullnetr: An R package using null models to analyze the structure of ecological networks and identify resource selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 728-733.

Vega, G. (2010). *Guía de plantas hospederas para mariposarios*. Editorial INBIO.

Villa-Galaviz, E., Boege, K., y del Val, E. (2012). Resilience in plant-herbivore networks during secondary succession. *PLOS ONE*, 7(12), e53009.

Volterra, V. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *ICES Journal of Marine Science*, 3(1), 3-51. <https://doi.org/10.1093/icesjms/3.1.3>

Waage, J. K., y Hassel, M. P. (1982). Parasitoids as biological control agents—A fundamental approach. *Parasitology*, 84(4), 241-268.

Woelke, J., Furzov, V. N., Gumovsky, A. V., de Rijk, M., Estrada, C., Verbaarschot, P., y Fatouros, N. E. (2019). Description and biology of two new egg parasitoid species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared from eggs of Heliconiinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae) in Panama. *Journal of Natural History*, 53(11-12), 639-657. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1606360>

Xia, X. (2018). DAMBE7: New and improved tools for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1550-1552.

Yachi, S., y Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4), 1463-1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>

Yoshimoto, C. (1976). *Pseudoxenufens forsythi*: A new genus and species of Trichogrammatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) from western Ecuador. *The Canadian Entomologist*, 108(4), 419-422.

Young, A. M. (1980). Over-exploitation of larval host plants by the butterflies *Heliconius cydno* and *Heliconius sapho* (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae) in Costa Rica? *Journal of the New York Entomological Society*, 88(3), 217-227. <https://doi.org/10.2307/25009217>

Young, A. (1983). On the evolution of egg placement and gregariousness of caterpillars in the Lepidoptera. *Acta Biotheorica*, 32, 43-60.

Young, F. J., y Montgomery, S. H. (2020). Pollen feeding in *Heliconius* butterflies: The singular evolution of an adaptive suite. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1925), 20201388. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1388>

Zachrisson, J. (2009). Avances en el control biológico de plagas de arroz (*Oryza sativa*), por medio de parasitoides oófagos, en Panamá. *IDIAP*, 20 p.

Zappalà, L., Bernardo, U., Biondi, A., Cocco, A., Deliperi, S., Delrio, G., Giorgini, M., Pedata, P., Rapisarda, C., Tropea Garzia, G., y Siscaro, G. (2012a). Recruitment of native parasitoids by the exotic pest *Tuta absoluta* in southern Italy. *Bulletin of Insectology*, 65(1), 51-61. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20123199052>

Zappalà, L., Bernardo, U., Biondi, A., Cocco, A., Deliperi, S., Delrio, G., Giorgini, M., Pedata, P., Rapisarda, C., Tropea Garzia, G., y Siscaro, G. (2012b). Recruitment of native parasitoids by the exotic pest *Tuta absoluta* in southern Italy. *Bulletin of Insectology*, 65(1), 51-61.

Zhang, J., Cong, Q., Shen, J., Opler, P. A., y Grishin, N. V. (2019). Changes to North American butterfly names. *The Taxonomic Report of the International Lepidoptera Survey*, 8(2), 1-11.

Zucchi, R., Querino, R., y Monteiro, R. (2010). Diversity and hosts of *Trichogramma* in the New World, with emphasis in South America. En F. Consoli, J. Parra, y R. Zucchi (Eds.), *Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma*. Progress in Biological Control, vol 9. Springer.