



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Respuesta Funcional y Numérica  
del Depredador *Geocoris punctipes*  
en Presencia de una Presa  
Adicional en un Contexto de  
Depredación Intragremial**

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática  
y Manejo de Recursos Naturales y  
Agrícolas**

Presenta

**Pérez Ascencio Daniela Teresa**

Zapopan, Jalisco

Julio de 2014



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

## Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Respuesta funcional y numérica del depredador *Geocoris punctipes* en presencia de una presa adicional en un contexto de depredación intragremial**

Por

**Ing. Daniela Teresa Pérez Ascencio**

**Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Aprobado por:

\_\_\_\_\_  
**Dr. Ricardo Ramírez Romero**  
Director de Tesis e integrante del jurado

\_\_\_\_\_  
Fecha

\_\_\_\_\_  
**Dr. Víctor Manuel Medina Urrutia**  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

\_\_\_\_\_  
Fecha

\_\_\_\_\_  
**Dr. Roger Enrique Guevara Hernández**  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

\_\_\_\_\_  
Fecha

\_\_\_\_\_  
**Dr. Eduardo Ríos Jara**  
Sinodal del Comité Particular e integrante del jurado

\_\_\_\_\_  
Fecha

\_\_\_\_\_  
**Dr. Carla Vanessa Sánchez Hernández**  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

\_\_\_\_\_  
Fecha

**“Todo llega por añadidura. . .”**  
**Dra. Teresa de Jesús Aceves Esquivias**

## **Dedicatoria**

**A la Dra. Teresa de Jesús Aceves Esquivias por encontrar en ella una amiga, una guía y un apoyo.**

**A mis padres por su amor y fortaleza.**

**A Emma y Amelia, porque muchas veces no pudieron tener una mamá de tiempo completo.**

**A Cesar, Guillermo y Bibiana por compartir esta etapa de mi vida.**

## **Agradecimientos**

**A mi director de tesis Dr. Ricardo Ramírez Romero por la guía y apoyo para concluir este proyecto.**

**A mi asesores Dr. Roger Guevara Hernández y Dr. Víctor Medina Urrutia, por sus valiosas aportaciones en el desarrollo de esta investigación.**

**A mis sinodales Dr. Eduardo Ríos Jara y Dr. Carla Sánchez Hernández por su colaboración en la revisión final de esta tesis.**

**A toda mi familia por el apoyo e interés en el desarrollo de este proyecto.**

**A mis amigos Daniel, Conchita, Lulú, Estefanía, Kike, Adal y Delia por el apoyo, el aprendizaje y por hacer de los días de trabajo momentos de alegre convivencia**

**Se agradece el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del proyecto No. 0157259 del programa de Ciencia Básica otorgado al Dr. Ricardo Ramírez Romero.**

**Se agradece a Organismos Benéficos para la Agricultura S.A. de C.V. y a Koppert México por su apoyo parcial en la adquisición de chinches y avispas, respectivamente.**

**Agradecer a la Licenciada en Biología Mary Carmen Torres Quintero por la donación del pulgón *Myzus persicae***

## Índice

Índice de figuras.....	III
Índice de tablas.....	IV
Índice de apéndices.....	V
Índice de abreviaturas.....	VI
Resumen.....	i
Abstract.....	iii
1. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	2
2.1 Jitomate.....	2
2.2 Mosca blanca.....	4
2.3 Pulgón.....	6
2.4 Enemigos naturales.....	8
2.4.1Parasitoide.....	8
2.4.2Depredador.....	9
2.5 Depredación intragremial.....	9
2.6 Respuesta funcional.....	11
2.7Respuesta numérica.....	12
2.8 Presa adicional.....	13
2.9 Planteamiento general del estudio.....	14
3. Hipótesis.....	15
4. Objetivos.....	15
5. Materiales y métodos.....	16
5.1 Plantas para mantenimiento de colonias y bioensayos.....	16
5.2 Mosca blanca.....	16
5.3 Pulgón.....	17
5.4 Avispa parasitoide.....	17
5.5 Chinche depredadora.....	17
5.6 Respuesta funcional del depredador IG.....	18
5.6.1 Obtención de ninfas de mosca blanca parasitada (NMB-P).....	18
5.6.2 Presa adicional.....	18
5.6.3 Bioensayo.....	18
5.6.4 Análisis de datos.....	19
5.7 Respuesta numérica del depredador IG.....	20
5.7.1 Obtención de ninfas de mosca blanca parasitada (NMB-P).....	20
5.7.2 Bioensayo.....	23
5.7.3 Análisis de datos.....	25
6. Resultados.....	27
6.1 Determinación de respuesta funcional del depredador, frente a una presa IG.....	27

<b>6.2 Determinación de la respuesta funcional del depredador en presencia de una presa adicional.....</b>	<b>31</b>
<b>6.3 Determinación de la respuesta numérica del depredador, frente a una presa IG.....</b>	<b>34</b>
<b>6.4 Determinación de la respuesta numérica del depredador en presencia de una presa adicional.....</b>	<b>35</b>
<b>7. Discusión.....</b>	<b>37</b>
<b>8. Conclusiones.....</b>	<b>51</b>
<b>9. Literatura citada.....</b>	<b>52</b>
<b>10. Apéndices.....</b>	<b>58</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Respuesta funcional. Número de presas consumidas en función del número de presas ofrecidas al depredador.....	<b>11</b>
<b>Figura 2.</b> Planta de jitomate dentro de cilindro de acetato con 150 MB adultas.....	<b>21</b>
<b>Figura 3.</b> Planta de jitomate dentro de caja con las hojas dentro de clip cages.....	<b>22</b>
<b>Figura 4.</b> Arena de observación para el experimento de respuesta numérica.....	<b>24</b>
<b>Figura 5.</b> Respuesta funcional correspondiente a los datos obtenidos en el bioensayo sin presa alternativa (puntos cuadrados) después de 6 horas.....	<b>28</b>
<b>Figura 6.</b> Respuesta funcional correspondiente a los datos obtenidos en el bioensayo sin presa alternativa (puntos cuadrados) después de 24 horas.....	<b>29</b>
<b>Figura 7.</b> Respuesta funcional correspondiente a los datos obtenidos en el bioensayo sin presa alternativa (puntos cuadrados) después de 48 horas.....	<b>30</b>
<b>Figura 8.</b> Curvas que representan la RF presentada por el depredador en los diferentes bioensayos, después de 6 hrs. de exposición, en presencia de presa IG.....	<b>31</b>
<b>Figura 9.</b> Curvas que representan la RF presentada por el depredador en los diferentes bioensayos, después de 24 hrs. de exposición, en presencia de presa IG.....	<b>32</b>
<b>Figura 10.</b> Curvas que representan la RF presentada por el depredador en los diferentes bioensayos, después de 48 hrs. de exposición, en presencia de presa IG.....	<b>33</b>
<b>Figura 11.</b> Tipo de respuesta numérica presentada por el depredador en presencia de presa IG.....	<b>34</b>
<b>Figura 12.</b> Respuesta numérica que el depredador presentó en cuatro diferentes bioensayos.....	<b>36</b>



## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta funcional en presencia de una presa IG.....	<b>43</b>
<b>Tabla 2.</b> Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta funcional en presencia de una presa adicional.....	<b>45</b>
<b>Tabla 3.</b> Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta numérica en presencia de una presa IG.....	<b>48</b>
<b>Tabla 4.</b> Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta numérica en presencia de una presa adicional.....	<b>49</b>

## ÍNDICE DE APÉNDICES

**Apéndice A.** Resultados estadísticos correspondientes (modelos logísticos no lineales) a las comparaciones múltiples de las RFs obtenidas en los diferentes bioensayos (P0=Bioensayo sin PA; P5=Bioensayo con 5 PA; P25=Bioensayo con 25 PA y P80=Bioensayo con 80 PA).....**58**

**Apéndice B.** Resultados estadísticos correspondientes (Pruebas) a las comparaciones múltiples de las RFs obtenidas en los diferentes bioensayos (P0=Bioensayo sin PA; P5=Bioensayo con 5 PA; P25=Bioensayo con 25 PA y P80=Bioensayo con 80 PA)....**59**

**Apéndice C.** Resultados estadísticos correspondientes (Pruebas) a las comparaciones múltiples de las RFs obtenidas en los diferentes bioensayos (P0=Bioensayo sin PA; P5=Bioensayo con 5 PA; P25=Bioensayo con 25 PA y P80=Bioensayo con 80 PA)....**60**

**Apéndice D.** Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo I (i.e. PA ausente).....**61**

**Apéndice E.** Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo II (i.e. PA a baja densidad).....**62**

**Apéndice F.** Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo III (i.e. PA a mediana densidad).....**63**

**Apéndice G.** Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo III (i.e. PA a mediana densidad).....**64**

## ÍNDICE DE ABREVIATURAS

<b>IG</b>	<b>Intragremial</b>
<b>Presa IG</b>	<b>Presa Intragremial</b>
<b>Depredador IG</b>	<b>Depredador Intragremial</b>
<b>DIG</b>	<b>Depredación Intragremial</b>
<b>NMB-P</b>	<b>Ninfas de Mosca Blanca Parasitada</b>
<b>PA</b>	<b>Presa Adicional</b>
<b>AIC</b>	<b>Akaike information criterion</b>

## Resumen

La depredación intragremial (DIG) se produce cuando las especies que compiten por un recurso en común también se atacan o parasitan entre ellos. En el contexto de la DIG pocos estudios han analizado aspectos ecológicos como la respuesta funcional y/o la respuesta numérica de los depredadores y la influencia de una presa alternativa (PA) en dichas respuestas. El objetivo del presente estudio fue determinar la respuesta funcional y numérica de un depredador en un contexto de DIG y determinar si la presencia de una PA modifica dichas respuestas. Para estudiar la respuesta funcional del depredador se realizaron cuatro bioensayos con los siguientes tratamientos: i) 5, 10, 25, 50 y 80 ninfas de Mosca Blanca (MB)-parasitada sin PA, ii) 5, 10, 25, 50 y 80 ninfas de MB-parasitada más PA a baja densidad [i.e. 5 PA], iii) 5, 10, 25, 50 y 80 ninfas de MB-parasitada más PA a mediana densidad [i.e. 25 PA] y, iv) 5, 10, 25, 50 y 80 ninfas de MB-parasitada más PA a alta densidad [i.e. 80 PA]. Se contabilizaron las presas (i.e. ninfas de MB-parasitadas) depredadas a las 6, 24 y 48 horas. Cada bioensayo se replicó 6 veces y se utilizó un diseño completamente aleatorio en bloques con el tiempo (día) como factor de bloque. Primero, se determinó el tipo de respuesta funcional del depredador en ausencia de PA. Para ello, la curva del bioensayo con ausencia de PA se comparó a curvas (modelos) teóricos que simulaban diferentes tipos de respuesta funcional. En una segunda etapa, se procedió a comparar las curvas de respuesta funcional de los cuatro bioensayos entre sí para determinar si la respuesta funcional se modifica con la presencia de presas alternativas. Los resultados muestran que la respuesta funcional del depredador en ausencia de PA en un contexto de DIG después de 6 y 24 horas es de tipo III (el número de presas consumidas por unidad de tiempo se acelera con el aumento de la densidad de presas, hasta que el tiempo de manipulación comienza a limitar su consumo), pero a las 48 horas cambia a tipo I (existe un aumento lineal de la tasa de ataque del depredador respecto a la densidad de la presa), es decir existe un aumento lineal en la tasa de ataque del depredador respecto a la densidad de presa. También se encontró que la presencia de una PA modifica significativamente la respuesta funcional del depredador, particularmente cuando existen densidades medias o altas de PA. Para estudiar la respuesta numérica del depredador también se realizaron los cuatro bioensayos llevados a cabo durante el experimento de respuesta funcional aunque esta vez se contabilizó y registró el número de huevecillos puestos por las hembras depredadoras. El conteo para cada tratamiento se realizó cada 24-h durante 7 días. Cada tratamiento se replicó 6 veces y se utilizó un diseño completamente aleatorio en bloques con el tiempo (día) como factor de bloque. Primero, para determinar si el número de huevecillos puesto por el depredador cambió o no en función del número de presas disponibles, el número promedio de huevecillos puestos en el bioensayo 1 (i.e. sin PA) se comparó entre sus tratamientos. Como resultado, se encontró que la respuesta numérica del depredador en el contexto de DIG cambia en función del número de presas disponibles. Como segundo análisis, para determinar si la presencia de la PA modifica la respuesta numérica, para cada uno de los otros tres bioensayos (i.e. con baja, media y alta

densidad de PA) se comparó, al seno de cada bioensayo y entre sus tratamientos el número promedio de huevecillos puestos. A diferencia del bioensayo sin PA, se encontró que la respuesta numérica del depredador no cambia en presencia de PA.

## Abstract

Intraguild predation (IGP) has place when species competing for a common resource attack each other. Under an IGP context, few studies have analyzed the functional and numerical response of predators and the influence of an alternative prey (AP) in these responses. The aim of this study was to determine the functional and numerical response of a predator under an IGP context and determine whether the presence of an AP modifies these responses. To assess the functional response of the predator, four bioassays were conducted with the following treatments: i) 5, 10, 25, 50 and 80 parasitized whitefly nymphs (PWN) without AP, ii) 5, 10, 25, 50 and 80 PWN, each treatment added with AP at low densities [i.e. 5 AP], iii) 5, 10, 25, 50 and 80 PWN, each treatment added with AP at medium densities [i.e. 25 AP] and, iv) 5, 10, 25, 50 and 80 PWN, each treatment added with AP at high densities [i.e. 80 AP]. Six, 24 and 48 hours after the introduction of predators, the number of PWN preyed upon was counted. Each bioassay was replicated 6 times and a completely randomized block design (with day as a blocking factor) was followed. First, the functional response of the predator in the absence of AP was determined. For this, the functional response obtained with the bioassay without AP was compared to theoretical curves (models) simulating different functional response types. In a second step, the functional response obtained with the four bioassays were compared among them to determine whether the functional response is modified by the presence of alternative prey. The results show that the functional response in the absence of AP after 6 and 24 hours is shaped type III, but after 48 hours it is shaped type I. The presence of AP significantly modifies the functional response of the predator, particularly when there were high or medium densities of AP. To assess the numerical response of the predator the same four bioassays conducted during the functional response experiment were performed but the response variable was the number of eggs laid by the predator. The count for each treatment was performed every 24 h for 7 days. Each treatment was replicated 6 times and a randomized block design (with day as a blocking factor) was followed. First, to determine whether the number of predator's laid eggs changed according with the number of available PWN preys, within the bioassay 1 (i.e. without AP) the mean number of laid eggs was compared among treatments of bioassay 1. As a result, it was found that the numerical response of the predator changed according with the number of available PWN preys. Second, to determine whether the presence of AP change the numerical response of the predator, for each one of the other 3 bioassays the mean number of laid eggs was compared within each bioassay among its treatments. As a result, it was found that the predator numerical response does not change when AP are available.

## 1. Introducción

La mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae) es una plaga importante del jitomate *Solanum lycopersicum* (Solanales: Solanaceae) (Posos, 2006). Estos insectos dañan cultivos por la extracción de grandes cantidades de savia, la cual puede reducir la producción del cultivo en más del 50% (Byrne y Bellows, 1991). En el control de mosca blanca se ha implementado el uso de enemigos naturales como la chinche ojona *Geocoris punctipes* Say (Hemiptera: Lygaeidae) que es un depredador y también la avispa parasitoide *Eretmocerus eremicus* Rose y Zolnerowich (Hymenoptera: Aphelinidae) (Gould, et al., 2008).

Cuando se llevan a cabo liberaciones de enemigos naturales, en la mayoría de los casos se carece de información antes de su uso. Es aquí donde depredadores generalistas pueden diezmar o suprimir poblaciones de artrópodos liberados para el control de plagas. Este tipo de interacción se le llama depredación intragremial (DIG) (Van Driesche, et al., 2007). En la DIG dos o más depredadores coexisten explotando una o varias especies presa en común y al menos uno de los dos depredadores es también presa (presa IG) de uno o más de los otros depredadores. La depredación IG cobra relevancia cuando hay limitación de presa. En la depredación IG se combina competencia y depredación o parasitismo dependiendo de las especies involucradas (Polis, et al., 1989).

Desde el punto de vista del control biológico de plagas; la investigación sobre DIG busca entender si la interferencia entre enemigos naturales reduce el impacto en las poblaciones de plagas agrícolas (Van Driesche et al., 2007). En ambientes naturales las interacciones tróficas ocurren en redes complejas entre tres o más especies incluyendo presas no consideradas plaga que puede tener un efecto significativo en la dinámica de las poblaciones de la especie plaga que se intenta controlar (Holt y Polis, 1997). Una especie adicional puede representar un recurso exclusivo para el depredador IG y en tal caso, la presa IG puede ser menos propensa a la exclusión del sistema biológico (Holt y Polis, 1997).

Entre los estudios de DIG hay pocos que se hayan enfocado en analizar la respuesta funcional y la respuesta numérica de los depredadores cuando se encuentran en presencia de una presa adicional (Norrdahl y Korpimäki, 2000, Parajulee, et al., 2006, Salem, 2006). La respuesta funcional se refiere al cambio en el comportamiento de los individuos (parasitoide o depredador) en función de la densidad del huésped o presa (Rodríguez y Arredondo, 2007). En tanto que la respuesta numérica se define como el cambio en la tasa de crecimiento demográfica de los consumidores con respecto a la disponibilidad de alimentos (Bayliss y Choquenot, 2002). Ambas respuestas son factores importantes en la comprensión de las interacciones que se desarrollan en las poblaciones de las especies participantes.

En este estudio se describe la respuesta funcional y numérica del depredador *Geocoris punctipes* en presencia de una presa IG (el parasitoide *Eretmocerus eremicus*) y la influencia que puede tener la presencia de una presa adicional (el pulgón *Myzus persicae*) en la depredación IG sobre plantas de jitomate.

## **2. Antecedentes**

### **2. 1.Jitomate**

La distribución natural del genero *Solanum* se extiende del norte de Chile al sur de Colombia y de la costa del Pacífico (incluidas las islas Galápagos) a las orillas orientales de los Andes (Nuez, 2001). Pero se reconoce que fue domesticado en México (Blancard et al., 2009)

El jitomate *Solanum lycopersicum* (Solanales: Solanaceae) es una planta dicotiledónea (Nuez, 2001). Es una planta arbustiva con un ciclo de vida de más de un año, aunque se cultiva como anual (Castellanos, 2009).

La semilla es de forma lenticular y está constituida por el embrión, endospermo y la testa o cubierta seminal. Su sistema radicular consta de una raíz principal y gran cantidad de ramificaciones secundarias. El diámetro del tallo puede ser de 2 a 4 cm y está cubierto por tricomas que salen de la epidermis (Castellanos, 2009). Las hojas son imparipinadas con foliolos dentados. Las flores se agrupan en inflorescencias simples o ramificadas. Los frutos de jitomate son bayas. El ciclo del tomate varía en tiempo de tres a cuatro meses dependiendo de la variedad y las condiciones del medio (Blancard et al., 2009).

Considerando la superficie dedicada a su cultivo (alrededor de 3.6 millones de hectáreas) y el valor de su producción, el jitomate es la hortaliza número uno en el mundo (Velasco, 2006, Castellano, 2009). En México en el año de 2012, la superficie sembrada de jitomate fue de 4 150 hectáreas y su producción de 652 416 toneladas (SIAP, 2012) y SAGARPA (2011) estima que México ocupa el primer lugar a nivel mundial en exportación de este producto. En México el jitomate variedad saladet tiene mayor demanda en el mercado nacional y por consecuencia mayor garantía de venta (Castellanos, 2009).

El cultivo del jitomate presenta una amplia gama de modalidades culturales, en concordancia con las características regionales de clima y orografía, de costumbres y tradiciones agrícolas, de vocación hortelana de los cultivadores, del destino de la cosecha, costos, entre otras. Estas distintas orientaciones suponen diferencias en las variedades y en las prácticas culturales, incluidas las fitosanitarias por lo que es indudable que también el gremio de plagas y enfermedades cambien en este abanico de modalidades de cultivo y manejo (Nuez, 2001).



Este cultivo presenta diferentes problemas desde su siembra o trasplante hasta la cosecha. El diagnóstico adecuado de las mismas es el aspecto de mayor interés para los técnicos y productores, en la elaboración de una estrategia y en la selección de las mejores alternativas para contrarrestar las plagas (Saunders, 1990). Las principales plagas que se presentan en el cultivo de jitomate en invernadero son: arañas rojas, pulgones, trips, minadores, larvas de lepidópteros y moscas blancas (Posos, 2006).

Debido a que en los cultivos coexisten numerosas plagas, muchas de ellas polífagas, para su control frecuentemente se han utilizado enemigos naturales, (parasitoides, depredadores) que pueden ser específicos o polífagos (Nicholls, 2008). Por lo cual dentro del cultivo coexistirán e interaccionarán y de la misma manera estos enemigos naturales incidirán en una o en varias plagas presentes. En el cultivo de tomate se han dado casos del uso de depredadores como *Macrolophus caliginosus*, los cuales se alimentaron la mayoría de las plagas existentes en el cultivo y además de ninfas de mosca blanca y pulgones parasitados e incluso de otros depredadores como de *Aphidoletes aphidimyza*. Esta interacción puede ser negativa o positiva para el control de la plaga. Un ejemplo de interacción positiva o complementaria es la que se producía en jitomate de invernadero en donde se utilizaba *M. caliginosus* y *Encarsia Formosa*, el depredador tenía preferencia por las ninfas de mosca blanca no parasitadas y solo cuando había muy poca mosca blanca consumía al parasitoide, pero con la utilización conjunta se conseguía un buen control de la mosca blanca (Jacas et al., 2005)

Los métodos para el control de estas plagas ha sido por programas de introducción de enemigos naturales y otros se han hecho por conservación o aumento de las poblaciones ya existentes de estos controladores biológicos (Nicholls, 2008)

Los gastos en el combate de las plagas, así como las pérdidas que estas ocasionan, representan una proporción importante de los costos de producción en cualquier cultivo (Hilje, 1996). Sin embargo los beneficios económicos (ahorro de costos en pesticidas) de los programas de control biológico siempre resultan difíciles de establecer porque el control biológico es esencialmente práctico y en ocasiones no existen controles con cuales compararlos (Nicholls, 2008).

## 2.2. Mosca Blanca

Se le conoce con el nombre común de mosca o mosca blanca a diversas especies de la familia Aleyrodidae (Homoptera) cuyos adultos tienen el cuerpo recubierto de una fina capa de polvillo blanco de aspecto harinoso. Una de estas especies es la llamada mosca del invernadero *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Castellanos, 2009). Esta mosca blanca se presenta únicamente en bajo invernadero y causa daños en estado de ninfa y adulto; es una plaga cosmopolita en su distribución y polífaga en sus hábitos alimenticios (Angulo, 2006). Su centro de origen son las áreas tropicales de Centroamérica y como hospedero tiene gran preferencia por plantas de la familia cucurbitácea (Castellanos, 2009).

La mosca blanca presenta ciclo biológico completo: huevecillo, ninfa, pupa y adulto (Castellanos, 2009). La mosca se posa en el envés de las hojas, poniendo sus huevos para dar origen a las ninfas que succionaran la savia de las plantas (Carmona, 2006). La duración del ciclo biológico depende de la temperatura y del hospedero en el que se desarrollan. En plantas de jitomate (a 25 °C) la mosca blanca tiene un ciclo de vida en 28 días (Nuez, 2001; Castellanos, 2009). Una hembra adulta fértil que tiene un periodo de vida de 5 a 28 días puede poner más de 250 huevecillos. Estos son ovalados y la hembra los coloca verticalmente, adheridos a la planta mediante un fino pedúnculo. Las características de un ciclo biológico corto y la elevada fecundidad hacen que el control de este insecto sea complicado por lo que sigue ocasionando daños considerables a los cultivos (Castellanos, 2009, Stansly y Naranjo, 2010).

Después del huevecillo, la mosca blanca pasa por cuatro estadios ninfales, de los cuales, el último se le llama comúnmente pupa. El primer estadio es la única etapa en la que las ninfas se pueden mover ligeramente y generalmente se les puede encontrar en el envés de las hojas. Las ninfas son ovaladas y de color verde muy claro; no se observan patas, alas ni antenas. Las pupas presentan ojos rojos y desarrollan setas (cerdas filamentosas) (Castellanos, 2009). El adulto emerge rompiendo el pupario por la parte dorsal dejando una apertura en forma de T. Al emerger, los adultos miden entre 1.2 – 1.6 mm de largo tienen el cuerpo amarillo y presenta cuatro alas transparentes bien desarrolladas cubiertas de cera. Poco tiempo después de emerger los adultos se cubren de un polvo ceroso blanco característico, los ojos son rojizos y están divididos transversalmente por una zona membranosa de pilosidad muy delicada que separa dos grupos de omatidias (Nuez, 2001). Los adultos son poco móviles por la mañana y más activos en las horas de calor (Castellanos, 2009). Se aparean tan pronto se han recubierto del polvillo blanco. La reproducción es, generalmente, bisexuada, aunque pueden multiplicarse por partenogénesis facultativa, arrenotóquica (huevos no fertilizados son machos) debido a la falta de machos o telitóquica (huevo no fertilizado produce hembras) que ocurre cuando la especie necesita aumentar rápidamente el número de individuos dando lugar a hembras (Nuez, 2001).

Afecta muchos cultivos y malezas entre las cuales se encuentra el jitomate (Carmona, 2006). Los adultos y las larvas al alimentarse succionan la savia elaborada. Los tejidos y órganos afectados en las plantas presentan clorosis, es decir una disminución en la cantidad de clorofila que se manifiesta como el amarillamiento de la planta. Cuando la densidad de mosca blanca es elevada se llega a producir el desecamiento de las hojas o la marchitez de la planta entera (Nuez, 2001). Además de los daños directos producidos por la absorción de savia y el consiguiente debilitamiento de la planta, la mosca blanca produce daños indirectos, con mayores repercusiones negativas, como son la transmisión de virus (Wintermantel, 2004). La mosca blanca es capaz de transmitir más de 40 virus que se caracterizan por el amarillamiento, moteados y mosaicos cloróticos, achaparramiento, rizado y deformación de las hojas, además de el aborto de flores y deformaciones en frutos (Brown y Bird, 1992). Aquellos que son transmitidos al jitomate son ToCv (virus de la clorosis del tomate), TICV (virus de la clorosis infecciosa del tomate) y TYLCV (virus del rizado amarillo del tomate) (Blancard et al., 2009).

Desde que las larvas comienzan a alimentarse, excretan sustancias de desecho azucaradas (melaza), por un orificio vasiforme situado en el dorso. Esta melaza se acumula en el haz de las hojas inferiores, sirviendo de medio de desarrollo de un hongo conocido como “fumagina” (*Cladosporium sphaerosporum*) o “negrilla” por su aspecto oscuro (Wintermantel, 2004). Este hongo afecta el crecimiento de la planta, la fotosíntesis, por lo que las hojas se vuelven amarillas y se secan, y el crecimiento de frutos, así como manchas en el, lo que lo hace no comercializable (Blancard et al., 2009)

Algunos de los factores que dan lugar a la expansión y causa de daños de la mosca blanca son: un amplio rango de hospederos, resistencia a insecticidas, alta capacidad reproductiva y la capacidad de transmitir virus (Ardeh, 2004).

En sistemas de producción de tomate en invernadero y debido a la sobrepoblación de *T. vaporariorum* así como a los daños producidos por esta plaga, se hace necesaria la búsqueda de alternativas de control adecuadas que puedan incluir el uso de enemigos naturales (Landa et al., 1994, Angulo, 2006). La mosca blanca, como todos los insectos herbívoros, tiene una gran cantidad de depredadores, de los cuales solo algunos han sido estudiados y aplicados, los más utilizados son las chinches y los parasitoides. Liberaciones iniciales de parasitoides son suficientes para frenar el desarrollo de esta plaga proporcionando tiempo al establecimiento de otros depredadores como las chinches y debido a que estas son generalistas tienen un gran papel contra otro tipo de plagas, de manera que este tipo de control se puede llevar a cabo con inversiones muy bajas (Van Der Blom, 2002).

### 2.3. Pulgón

Los pulgones son insectos pequeños en forma de pera que pertenecen al orden Hemiptera y a la familia Aphididae; de ahí que también sean llamados comúnmente áfidos. Aphididae es la familia de insectos con mayor diversidad de especies para la transmisión de virus a cultivos agrícolas, tanto por el número de especies vectores como por la cantidad de virus transmitidos, muy por encima de la mosca blanca y chicharritas (Castellanos, 2009).

Los pulgones son particularmente peligrosos debido a que se reproducen muy rápidamente a temperaturas templadas (21-25° C). A estas temperaturas, la mayoría de la población está compuesta de hembras vivíparas capaces de alimentarse y reproducirse incluso en tan solo horas después de haber nacido (Castellanos, 2009).

Los pulgones adultos de *Myzus persicae* miden entre 1.6 y 2.4 mm de largo, su color va de verde amarillo pálido hasta negro verdoso. Los adultos ápteros son verde claro, con antenas tan largas como el cuerpo, su cauda y la base de los corniculos son verdes y oscuras en el extremo. Los adultos alados tienen cabeza y el tórax negro y el abdomen verde con un diseño oscuro típico. El tamaño tanto de las formas ápteras como de las aladas es de 1.2 a 2.3 mm de longitud (Nuez, 2001; Castellanos, 2009).

De acuerdo a las condiciones, los pulgones pueden recorrer dos ciclos de vida distintos; uno completo y otro incompleto. El ciclo completo necesita de dos plantas de distintas especies para que se pueda llevar a cabo. En la planta hospedera primaria (que generalmente es un árbol) se reproducen sexualmente y depositan los huevecillos, de ellos eclosionan las ninfas que se convertirán en adultos mayormente alados, mismos que se desplazan al cultivo que sirve de hospedero secundario. El ciclo que se presenta más comúnmente en todo el mundo, es el incompleto, y es el único que se presenta en los invernaderos de México. En los invernaderos es difícil alternar entre plantas huéspedes para completar su ciclo, por lo que se reproducen por partenogénesis con hembras vivíparas no fertilizadas que dan descendencia a más hembras con las mismas características. Cada adulto en estado reproductivo produce 56 ninfas en promedio. En cuanto nacen los áfidos, en forma de ninfa comienzan a alimentarse, crecen rápidamente y mudan cuatro veces antes de convertirse en adultos (Nuez, 2001). Las ninfas y adultos se alimentan en grandes colonias que incluyen todos los grupos de edad sobre el envés de las hojas, brotes y a veces hojas senescentes (Saunders et al., 1998). Cuando la densidad de pulgones en los órganos colonizados es elevada, se generan individuos alados debido al hacinamiento o a la falta de alimentos, estos pulgones alados se dispersan para colonizar nuevas plantas (Saunders et al., 1998, Castellanos, 2009).

Las ninfas son más pequeñas que los adultos, pero muy similares a la forma áptera, a la cual llegan en 7 o 10 días. Al principio son amarillentas, adquiriendo tonalidades verdes según se desarrollan. En el último estadio ninfal, en los individuos que serán alados, son visibles los muñones o esbozos alares (Castellanos, 2009).

Los adultos y ninfas toman la savia de la planta lo que ocasiona deformación de las hojas, arrugamiento y debilitamiento en general. Adicionalmente segregan sustancias azucaradas por los sifones en forma de gotas lo que al depositarse en las hojas favorece el desarrollo de “fumagina” o “negrilla” (*Cladosporium* sp., *Fumago* sp., *Capnodium* sp.) que además de interferir con la función fotosintética afecta la calidad del producto (Sanders, 1990, Angulo, 2006).

Además, los pulgones son el vector de más de 120 virosis que afectan a cultivos arbóreos o herbáceos. En el caso del jitomate, los virus transmitidos por los pulgones están VYP (virus Y de la papa), VSP (Virus S de la papa), VMP (Virus del mosaico del pepino) y VGT (virus del grabado del tabaco) (Sanders, 1990).

En el combate de los pulgones se han empleado diversas tácticas, entre ellas el control biológico (Sanders, 1990).

De manera natural existen una amplia gama de organismos que nos ayudan a regular las poblaciones e incidencias de plagas en los sistemas naturales y en los cultivos. Entre los agentes de control se encuentran los depredadores como la chinche ojona *Geocoris punctipes* (Naranjo, 1987) y el parasitoide *Eretmocerus eremicus* (Gould et al. 2008).

El papel que juegan los parasitoides y depredadores en la dinámica de poblaciones naturales ha sido una de los aspectos menos entendidos en el estudio de la ecología de poblaciones. Aunque existen muchos casos exitosos de control biológico, en la mayoría de ellos se carecía de información sobre las propiedades biológicas y ecológicas de los enemigos naturales antes de su liberación para predecir el grado de éxito o no se desarrollaron estudios después para explicar los mecanismos involucrados. Las bases teóricas en las que se desarrollan las interacciones entre parasitoides (depredadores) y huéspedes (presas) han sido ignoradas en la mayoría de los programas de control biológico, lo que reduce las posibilidades de obtener un panorama más claro acerca de los posibles resultados de dichos programas (Rodríguez y Arredondo, 2007).

## 2.4. Enemigos naturales

Desde la década de 1940, el control químico ha sido el método más importante para controlar las plagas en muchos cultivos. Sin embargo, ante la aparición de variedades de plagas resistentes a los agentes químicos de control en las últimas décadas se han estudiado y desarrollado técnicas alternativas de control (Soler y Van Lenteren, 2004). Desde el punto de vista económico, un enemigo natural efectivo es aquel capaz de regular la densidad de la población de una plaga y mantenerla en niveles por debajo del umbral en el que genere pérdidas económicas (Rodríguez y Arredondo, 2007). Para el control de plagas se han llegado a utilizar insectos depredadores con un amplio rango de presas a las cuales buscan de manera activa, pero los más utilizados son los parasitoides quienes tienen un mayor grado de especialización ya que buscan de manera activa a su presa la cual pertenece a un tipo específico (Begon et al., 1999, Rodríguez y Arredondo, 2007)

### 2.4.1. Parasitoide

*Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich (Hymenoptera: Aphelinidae) es una avispa parasitoide de mosca blanca de un tamaño aproximado a 1 mm, que busca activamente las ninfas de la mosca blanca entre el follaje de las plantas (Ramírez, 1996). Originaria de las áreas desérticas del sureste de California y Arizona, así como el norte de México (Rose y Zolnerowich, 1997)

Las hembras ponen sus huevecillos por debajo de las ninfas y las larvas jóvenes barrenan dentro del hospedero; atacan preferentemente el segundo y el principio del tercer estadio ninfal (Van Driesche, 2007, Castellanos, 2009). Completan su desarrollo dentro del huésped (mosca blanca) en 16 a 25 días, dependiendo de la temperatura ambiental (Castellanos, 2009). Dos semanas después del parasitismo, la ninfa de mosca blanca se torna amarillenta. En el momento de la eclosión, para salir de la pupa, la avispa hace un agujero redondo en su huésped. Al emerger, tanto hembras como machos son de color amarillo limón (Castellanos, 2009) e inicia la búsqueda de más hospederos inmediatamente (Ramírez, 1996).

Este género vive pocos días bajo condiciones de campo y cada hembra parasita, probablemente, entre 40 y 50 ninfas de moscas blancas durante toda su vida, aunque tiene el potencial de poder parasitar más bajo condiciones ideales (Ramírez, 1996). Una gran ventaja de esta avispa es que en condiciones de grandes poblaciones de mosca blanca, parasita una mayor cantidad de ninfas (Castellanos, 2009). Hay estudios realizados en laboratorio donde se demuestra que esta avispa parasita tanto a *Bemisia argentifolii* Bellows y Perring (Homoptera: Aleyrodidae), como a *T. vaporariorum* y se emplea frecuentemente en su control (Greenberg, et al. 2002).

### **2.4.2. Depredador**

*Geocoris punctipes* Say (Hemiptera: Lygaeidae), comúnmente conocida como chinche ojona debido a su característica más sobresaliente, prominentes ojos largos y separados a lo largo de la cabeza (Nicholls, 2008), es un insecto que presenta tres estados huevo, ninfa y adulto (Rodríguez y Arredondo, 2007). La longevidad de los adultos va de unos días hasta 112 días (Champlain y Lance, 1967). La chinche se puede encontrar en los cultivos como la alfalfa, algodón, lechuga, cacahuate, soya, betabel, algodón y tabaco (Florida Department of Agriculture and Consumer Services División of Plant Industry, 1972, Schaefer y Panizzi, 2000).

Son depredadores que consumen varios organismos durante toda su vida, y buscan activamente su alimento. Entre los depredadores, algunos consumen un amplio rango de especies presa (polífagos), otros un rango más estrecho (oligófagos) y otros más son altamente específicos (monófagos). Desde el punto de vista del control biológico, los depredadores oligófagos y monófagos son mejores como agentes de control. La mayoría de los depredadores consumen el mismo tipo de presa como inmaduros o como adultos (Rodríguez y Arredondo, 2007).

Varios aspectos de la biología de *G. punctipes* sugieren que son candidatos para su uso como control biológico. Estos incluyen: i) Son depredadores generalistas, ii) Omnívoros facultativos, y iii) En todos sus estadios son depredadores. Debido a que la chinche se alimenta de una amplia gama de insectos, pueden ser eficaces no solo contra una sola plaga, sino varias de ellas a la vez (Pendleton, 2002).

### **2.5. Depredación Intragremial**

La depredación IG, es una interacción entre dos especies que puede combinar competencia con depredación o parasitismo. La depredación IG se produce cuando las especies que compiten por un recurso en común, también se atacan o parasitan entre ellos (Polis et al., 1989). Se ha postulado la depredación IG en una comunidad tiene importantes implicaciones ecológicas ya que interviene en las relaciones en la red alimenticia, en la estabilidad y diversidad de los niveles tróficos, la coexistencia de competidores, la supresión del recurso compartido y tiene efectos de la productividad primaria (Borer et al., 2007). Por lo tanto, la depredación IG es relevante para entender la ecología, demografía y comportamiento de muchas especies, y tiene gran relevancia para importantes cuestiones aplicadas tales como el control biológico de plagas y la conservación de especies amenazadas (Borer et al., 2007).

La depredación IG se distingue de los conceptos tradicionales de la competencia por las ganancias inmediatas de energía para uno de los participantes (Polis et al., 1989). En el caso

más simple de la depredación IG hay dos depredadores que explotan y compiten un recurso básico (presa). Sin embargo, uno de los depredadores, llamado depredador superior o depredador IG tiene una ventaja sobre el otro, además de una mayor ganancia de energía, ya que también ataca y consume al depredador menor (en este estudio un parasitoide) al que se le conoce como presa IG (Holt y Polis 1997). Se diferencia de la depredación clásica, porque este tipo particular de interacción reduce la competencia potencial de explotación (antagonismo entre las especies consumidoras de un recurso en común). En situaciones más complejas la depredación IG es bidireccional, es decir ambos depredadores son igualmente capaces de volver presa del otro depredador complicando aun mas las dinámicas poblacionales de depredadores y presa (Van Driesche et al., 2007). El impacto de la depredación IG en la dinámica población de presas y depredadores tiene efectos emergentes que no se pueden entender de la suma de los efectos de la competencia y la depredación por separado (Polis et al., 1989), es por eso que son necesarios estudios integrales que consideren todo el sistema.

En sistemas donde predomina la depredación IG la capacidad dispersión del depredador superior, su estrategia y comportamiento de búsqueda por presas, su aptitud de detección (la capacidad localizar a las presas exitosamente), así como la respuesta funcional (tasa de consumo) y numérica (crecimiento poblacional) en respuesta a cambios en el hábitat (disponibilidad de presas) son los principales factores que determinan la distribución espacial y temporal de la presa IG ya que esta última debe ajustar su estrategia o conducta de dispersión y ataque de presas de forma tal que se minimice la tasa de mortalidad debida depredación IG (Amarasekare, 2007).

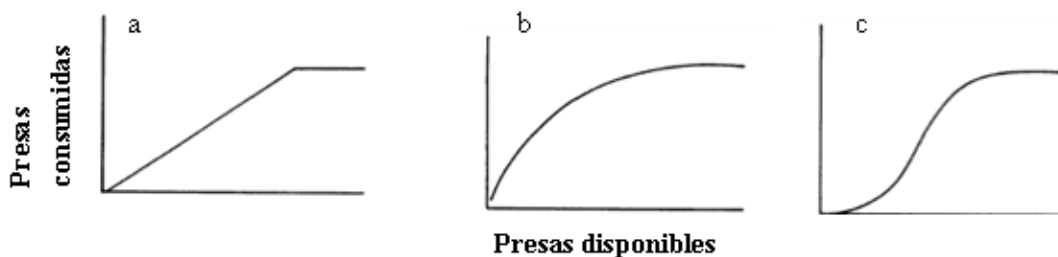
Desde el punto de vista del control biológico, el interés en la investigación sobre la depredación IG radica en determinar si la interferencia entre enemigos naturales reduce su impacto en las poblaciones de especies plaga.



## 2.6. Respuesta funcional

Una de las cosas más importantes para un consumidor es la densidad de su alimento y en consecuencia su disponibilidad inmediata, ya que por regla general cuanto mayor es la densidad del alimento disponible, el consumo es mayor (Begon et al., 1999). La relación entre la tasa de consumo de un individuo y la densidad del alimento recibe el nombre de respuesta funcional (Solomon, 1949). Esto se refiere a las diferencias en los comportamientos de los individuos (parasitoides o depredador) en función de los cambios de densidad del huésped o presa (Rodríguez y Arredondo, 2007).

Holling (1959) describió tres tipos de respuesta funcional: en la respuesta de tipo I (con una pendiente igual a la eficiencia de búsqueda), hasta llegar a un punto a partir del cual la máxima tasa de ataque permanece constante representada por la asíntota en la curva (Figura 1a).



**Figura 1. Respuesta funcional. Número de presas consumidas en función del número de presas ofrecidas al depredador. a) Tipo I, b) Tipo II y c) Tipo III (modificada de Rodríguez y Arredondo, 2007).**

En la respuesta funcional de tipo II aparece otro parámetro, denominado tiempo de manipulación ( $T_m$ ). Éste se define como el tiempo dedicado a perseguir, dominar y consumir a la presas mas el tiempo de preparación para la siguiente búsqueda. Dado que el tiempo dedicado a la búsqueda se reduce (debido al tiempo de manipulación), este tipo de respuesta resulta en un aumento desacelerado a medida que aumentan las presas consumidas, hasta llegar a una asíntota en la cual se expresa la máxima tasa de ataque ( $[Tiempo]T/T_m$ ). A esta densidad, el tiempo disponible por el depredador es usado para manipular la presa y el tiempo de búsqueda resulta entonces despreciable. Para el caso de parasitoides, este tipo de relación resulta en un parasitismo denso-dependiente inverso, lo que implica que las presas, a altas densidades poblacionales, tendrán una menor probabilidad de ser atacadas que cuando están a densidades bajas (Figura 1b).

Una curva sigmoide es la que resulta en una respuesta de tipo III. En este caso, el número de presas consumidas por unidad de tiempo se acelera con el aumento de la densidad de

presas, hasta que el tiempo de manipulación comienza a limitar su consumo hasta llegar a un punto en el cual la tasa de ataque permanece constante (Figura 1c).

El consumo de presas se ve afectado por tres procesos: el apetito de cada individuo, el éxito en la búsqueda de alimento y la intensidad de competencia entre los depredadores (Crawley, 1975). El apetito de un depredador es determinado en gran medida por su tamaño corporal, su condición fisiológica, su estado físico y las condiciones climáticas (Crawley, 1975).

## **2.7. Respuesta numérica**

La respuesta numérica es un cambio en la densidad poblacional del depredador provocado por un cambio en la presa (Crawley, 1975). Holling (1959a) ha utilizado el concepto cuando estadísticamente se habla de cambio entre el número de depredadores y presas. Esta depende en gran medida de tres componentes: la tasa de desarrollo del depredador, supervivencia de estadios inmaduros y fecundidad de las hembras (Jervis, 2007).

Existen tres tipos de respuesta numérica: el primero es en el que la densidad de los depredadores aumenta, en el segundo la densidad de los depredadores no se ve afectada y el tercero la densidad del depredador disminuye, estos tres casos se ven afectados por los cambios en el número de presas disponibles (Crawley, 1975).

La respuesta numérica correspondiente a un incremento en la abundancia de presas sigue esencialmente dos vías: inmigración y/o reproducción *in situ*, ambas resultando en un incremento neto en la abundancia del depredador en un área dada (Martínez et al., 1993). La respuesta numérica correspondiente a un decremento en la abundancia de las presas es a la inversa: emigración, menor reproducción y/o mayor mortalidad (Martínez et al., 1993).

Todos los animales requieren una cierta cantidad de alimento simplemente para su mantenimiento y, a menos que se supere este umbral, el animal no conseguirá crecer ni reproducirse y, por consiguiente, no contribuirá a generaciones futuras (Begon et al., 1999). No cabe esperar que la tasa de natalidad, crecimiento y supervivencia de los consumidores aumente indefinidamente a medida que aumenta el alimento disponible. Los consumidores quedan saciados. La tasa de consumo alcanza un máximo que ya no cambia con el aumento subsecuente en la cantidad de alimento disponible y, por lo tanto, el beneficio para el consumidor alcanza también un límite (Begon et al., 1999). Dado que en sistemas naturales los depredadores hacen uso de distintas presas en términos del control biológico de plagas es relevante no solo documentar la respuesta numérica del depredador ante el aumento en la densidad poblacional de la presa blanco (plaga) sino también documentar que efecto tiene la aparición de presas alternativas en los sistemas que suelen atraer la atención del depredador (Cheke, 1974).

## **2.8. Presa alternativa o adicional**

La hipótesis de la presa alternativa establece que un depredador que prefiere a un tipo de presa que fluctúa su densidad poblacional con los años, va a cambiar a una presa alternativa cuando la presa principal sea escasa (Kjellander y Nordstrom, 2003).

Existen dos conjeturas con relación a esto, la primera dice que los depredadores consumen o matan a todas sus presas viéndose así afectada la densidad de la presa principal y la presa alternativa cuando el número de depredadores va en aumento. La segunda nos habla de que los depredadores atacan a la presa principal, hasta que disminuye significativamente la población de esta y es en este punto que ataca a la presa alternativa, disminuyendo también la población de ella, pero sin llegar a desaparecer ninguna de las dos (Norrdahl y Korpimaki, 2000).

Las preferencias de muchos consumidores son fijas, es decir, se mantienen independientemente de la disponibilidad relativa de los tipos alternativos de los alimentos, pero otros cambian sus preferencias de modo que los alimentos son ingeridos con una frecuencia desproporcionada cuando son abundantes y son ignorados con una frecuencia desproporcionada cuando son raros (Begon et. al., 1999). Naturalmente los cambios asociados al cambio de las presas significan típicamente que el tipo de presa más abundante es el más provechoso.

En el control biológico, una disminución en el consumo de la presa objetivo, como resultado de la presencia de la presa alternativa, se puede considerar, a corto plazo, como de un impacto negativo. Sin embargo la presa alternativa puede contribuir positivamente a la respuesta numérica del depredador, ya que al existir mayor disponibilidad de presas, los depredadores pueden aumentar su tasa poblacional (Lester y Harmsen, 2002) antes de que lleguen su presa primaria y consumirla cuando esta aparezca (Koss et al., 2004).

Los estudios demuestran que los depredadores que pueden consumir varios tipos de presas, suelen presentar una respuesta funcional sigmoidea (tipo III) y poseen una mayor capacidad de estabilizar las poblaciones de las presas (Norrdahl y Korpimaki, 2000).

## 2.9. Planteamiento general del estudio

La relevancia del estudio de la depredación IG es conocer si las interacciones entre dos competidores afectara positiva o negativamente al control que se ejerce sobre una plaga (Moreno, 2011). En el caso de la depredación IG entre depredadores, la elevada mortalidad de uno de ellos puede significar en un aumento de las poblaciones de plagas, al verse liberadas de la presión que estos ejercían sobre ellos (Polis et al., 2000). Estudios realizados sobre la depredación IG como el de Snyder e Ives (2001) donde estudiaron como un depredador generalista *Pterostichus melanarius* Illiger (Coleoptera: Carabidae) puede interferir en el control biológico que un parasitoide *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) especialista ejerce sobre áfidos *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera: Aphididae). Estos autores encontraron que efectivamente el depredador controlaba a la plaga pero solo durante un espacio corto de tiempo, sin embargo este carábido actuó principalmente como un depredador IG consumiendo principalmente a los áfidos parasitados interrumpiendo de esta manera la siguiente generación de avispa. Para el caso de *G. punctipes*, existe un estudio realizado por Velasco-Hernández y colaboradores (2013), en donde se observo que este depredador efectivamente ejerce depredación intragremial, es decir consume ninfas de la mosca blanca *T. vaporariorum* parasitadas por *E. eremicus*; además sus resultados mostraron que cuando puede elegir entre ninfas parasitadas y no parasitadas, prefiere estas últimas, pero cuando se le ofrecían solo ninfas parasitadas también las consumía.

Los estudios realizados sobre depredación IG, no incluyen aspectos como son la respuesta funcional y numérica de los depredadores, pero si hay investigaciones realizadas para cada uno de estos temas. En el caso de *G. punctipes* se han realizado dos estudios, el primero de ellos por Cohen y Byrne (1992), donde se evaluó el potencial que presentaba este depredador sobre adultos de la mosca blanca *B. tabaci* Gennadius, en condiciones de laboratorio, encontrando que después de 24 horas de consumo presentaba una respuesta funcional tipo II. En el segundo estudio, Parajulee y colaboradores (2006), evaluaron la respuesta funcional de ocho depredadores entre ellos *G. punctipes* sobre diferentes densidades de huevos del gusano elotero *Helicoverpa zea* Boddie (Lepidoptera: Noctuidae) y después de 24 horas de consumo observaron una curva de tipo II. Estos estudios sugieren que *G. punctipes* presenta en general una respuesta funcional tipo II por lo que en el presente estudio se propone que existe el mismo tipo de respuesta funcional. En cuanto a respuesta numérica, no se han realizado ensayos que involucren a *G. punctipes*. En estudios con otros depredadores como *M. caliginosus* Wagner (Heteroptera: Miridae), que fue alimentado con huevos de *T. vaporariorum* a diferentes densidades, Salem (2006) encontró que la respuesta numérica está positivamente relacionada con la densidad de presas, es decir, a mayor densidad de presas las hembras maduraron mas ovocitos. En este contexto, es posible elucidar la importancia que tiene el estudio de la respuesta funcional y

numérica de un depredador, pues permiten entender las formas en que el depredador responderá (en términos de consumo y reproducción) en función de la disponibilidad de alimento (i.e. presas). Ahora bien, de acuerdo con nuestro conocimiento, pocos son los estudios que han explorado estas respuestas cuando el depredador se encuentra frente a una presa IG y menos aún, estudios que hayan explorado lo que ocurre con dichas respuestas si existe una presa alternativa. Por todo lo anterior el presente proyecto se circunscribe bajo esta perspectiva.

### **3. Hipótesis**

- El depredador IG (*G. punctipes*) presentará una respuesta funcional del tipo II frente a una presa previamente parasitada (presa IG) (NMB-P).
- La respuesta funcional de este depredador IG frente a la misma presa IG no se modificará en presencia de una presa adicional (*M. persicae*).
- La respuesta numérica del depredador IG frente a una presa previamente parasitada (presa IG) corresponderá a aquella donde la densidad de los depredadores no se ve afectada.
- La respuesta numérica del depredador IG frente a una presa IG no se modificará en presencia de una presa adicional.

### **4. Objetivos**

- Determinar el tipo de respuesta funcional del depredador IG (*G. punctipes*) frente a una presa IG (NMB-P) en plantas de jitomate *Solanum lycopersicum* esculentum variedad saladet y chile serrano (*Capsicum annum* L.) variedad tampiqueño.
- Determinar si la respuesta funcional del depredador IG frente a una presa IG se modifica en presencia de una presa adicional.
- Determinar el tipo de respuesta numérica del depredador IG frente a una presa IG.
- Determinar si la respuesta numérica del depredador IG frente a una presa IG se modifica en presencia de una presa adicional.

## **5. Materiales y métodos**

### **5.1. Plantas para mantenimiento de colonias y utilización en bioensayo**

Se utilizaron plantas de jitomate variedad saladet (*Solanum lycopersicum*) y de chile serrano variedad tampiqueño (*Capsicum annum* L.) para mantener y alimentar las colonias y realizar los bioensayos. Las semillas de ambas especies se adquirieron en La Casa del Hortelano de Guadalajara S. A. de C. V., en Guadalajara Jalisco. Para la siembra se utilizaron charolas de plástico de 200 cavidades y 7 cm de profundidad. Las charolas o contenedores se llenaron con sustrato a base de polvillo de coco, el cual fue previamente remojado en agua con el fin desbaratar los trozos apretados y suavizar la textura y reducir la conductividad eléctrica del material. Posteriormente se llenaron las cavidades y se apretaron ligeramente. Enseguida sobre el sustrato húmedo, se sembraron las semillas colocando una por cavidad. Después de una semana las plantas emergieron y se mantuvieron en los contenedores hasta que las plantulas adquirieron un tamaño de 8-10 cm lo cual ocurrió en unos 20 días. Posteriormente, las plantas se trasplantaron a macetas (1.2 litros, llenas al 70 %) que contenían una mezcla de tierra Nutrigarden, 50 % tierra y 50 % tierra de hoja (Sulfatos derivados S. A. de C. V., México) y perlita (Agrolita de México S. A. de C. V.) en una proporción 50:50 (La mezcla se realizó en laboratorio). Las plantas fueron regadas cada tercer día aplicando (100 ml) de una solución conteniendo 20 litros de agua en mezcla con 8 g de fertilizante triple 18 (que contiene 18 % de nitrógeno, 18 % de fósforo, 18 % de potasio y un 1 % de magnesio); el porcentaje restante **cuál?** contiene otros elementos como hierro, cobre, zinc, manganeso, molibdeno y boro (SQM Comercial de México S. A. de C. V.). Las plantas se desarrollaron en condiciones de temperatura  $24\pm 3$ , HR  $50\pm 10\%$  y fotoperiodo de 14:10 (Luz: oscuridad) y se utilizaron cuando alcanzaron entre 4 y 5 hojas de desarrollo. Las plantas fueron mantenidas en un ambiente libre de herbívoros antes de su utilización (dentro de estantes cubiertos con material de tela comúnmente conocido como organdí).

### **5.2. Mosca blanca**

Se utilizaron individuos de *T. vaporariorum* los cuales se obtuvieron de colonias cultivadas y conservadas en el Laboratorio de Control Biológico, en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara. Estas colonias fueron iniciadas con individuos donados por la Dra. Carla V. Sánchez-Hernández (Departamento de Producción Agrícola, CUCBA, U de G) en junio de 2010 y verificados taxonómicamente por el especialista en Aleyrodidae, Dr. Vicente Carapia (Universidad Autónoma del Estado de Morelos). Son moscas blancas libres de virus y mantenidas en condiciones de  $24\pm 3^{\circ}\text{C}$ ,  $50\pm 10\%$  HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: oscuridad). Las colonias se desarrollaron en plantas de jitomate que se encontraban dentro de jaulas de acrílico (45 cm de alto  $\times$  38 cm de largo  $\times$  30 cm de ancho).

### 5.3. Pulgones

Como presa alternativa o adicional (en adelante PA) se utilizó el pulgón *M. persicae*, donado por la Licenciada en Biología Mary Carmen Torres Quintero del Laboratorio de Control Biológico, Centro de Investigación en Biotecnología, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, en febrero de 2012. Las colonias de pulgón se criaron en plantas de chile serrano dentro de jaulas de madera (44 cm de alto × 44 de largo × 34 cm de ancho) cubiertas con organdí, mantenidas bajo condiciones de temperatura  $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$ , H.R.  $50 \pm 10\%$  y fotoperiodo de 14:10 (L: O). Los pulgones donados fueron desde el primer estadio, hasta adultos y alados.

### 5.4. Avispa parasitoide

Las avispas parasitoides *E. eremicus* fueron adquiridas a la empresa Koppert México S.A. de C.V. Las avispas eran enviadas en paquetes con 10 tarjetas que contenían 3 000 ninfas de mosca blanca parasitadas, que se mantuvieron dentro de jaulas de acrílico (45 cm de alto × 38 cm de largo × 30 cm de ancho), las cuales emergían en un periodo de 7 días. Después de emerger fueron alimentadas *ad libitum* con una solución de miel (2 ml. miel: 1 ml. agua) provista en una toalla de papel doblada (7 cm × 7 cm) (Greenberg, et. al. 2002). También se les proveía de 10 ml de agua, humedeciendo también una toalla de papel de las mismas medidas, que se colocaban en una caja petri (9 cm de diámetro). El agua y la miel se cambiaban cada dos días. Se mantuvieron en condiciones de  $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$ ,  $50 \pm 10\%$  HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: oscuridad). Se utilizaron hembras parasitoides de *E. eremicus* de 2-6 días de edad debido a que en estudios previos se observó que la hembra viene con una carga única de huevos y que son más viables durante este periodo de tiempo (Asplen et al., 2001). La diferenciación de los sexos se realizó en base a observaciones previas y con referencia de caracteres representativos como las antenas (basado en la descripción hecha por Gould et al., 2008).

### 5.5. Chinche depredadora

Los individuos de *G. punctipes* utilizados fueron provistos por la empresa Organismos Benéficos para la Agricultura (Autlán, Jalisco) estos fueron enviados en contenedores con 150 ninfas, estas eran mantenidas dentro de jaulas de poliestireno (40 cm de largo × 30 cm de ancho × 31 cm de ancho) y alimentadas con dieta artificial (Cohen 1985), agua (10 ml en una toalla de papel doblada 7×7 cm, dentro de una caja petri) y suplementos alimenticios como polen (5 gramos) y semilla de sorgo (10 gramos), ambos en cajas petri (Tillman y Mullinix, 2003; Dunbar y Bacon, 1972). La dieta artificial y el agua fue cambiada diariamente y los suplementos se cambiaban una vez por semana. Se utilizaron hembras adultas de 5-21 días de edad, debido a que a los 5 días las hembras pueden producir huevos fértiles y los individuos pueden llegar a vivir hasta 10 semanas (Champlain y Lance, 1967).

Dichas hembras, presuntamente apareadas, fueron mantenidas en ayuno durante 24 horas justo antes de su uso en las observaciones (Cohen y Byrne, 1992), esto para homogeneizar el apetito e inducir la búsqueda del alimento (Meisner, et al., 2010).

## **5.6. Respuesta funcional del depredador- IG**

### **5.6.1. Obtención de Ninfas de Mosca Blanca Parasitada (NMB-P)**

Para obtener ninfas de mosca blanca parasitadas (en adelante NMB-P) se utilizaron plantas de jitomate para las cuales, cada una de sus hojas fue encerrada en una “clip cage” (termino tomado de Velasco-Hernández et al., 2013) (6.4 cm de diámetro × 3 cm de alto). En estas clip-cages se introdujeron de 60 a 70 moscas blancas adultas, las cuales se dejaron ovipositar durante 48 hrs. Pasado ese tiempo, las moscas blancas adultas se retiraron del clip cage. Las plantas se mantuvieron dentro de la sala de cría, después de 15 días de la oviposición se obtuvieron ninfas de mosca blanca, en segundo estadio (Greenberg et al. 2002). Pasado este tiempo las hojas donde estaban las ninfas se encerraron en clip cage y en cada una de ellas se introdujeron 7 parejas de *E. eremicus* que se dejaron ovipositar durante 48 hrs. Pasadas las 48 hrs. se sacaron las parejas de parasitoides. Después de 15-22 días de que se sacaron las avispa se obtuvieron NMB-P. Dos semanas después del parasitismo, la pupa toma usualmente un color amarillo dorado.

### **5.6.2. Presa adicional**

La presa adicional (PA) se obtuvo de las colonias de pulgón con plantas de chile en el momento de correr los bioensayos. Con ayuda de un pincel se sacaron de manera cuidadosa pulgones de 3 o 4 estadio ninfal, o adultos; estos se colocaron dentro de las arenas de observación.

### **5.6.3. Bioensayo**

En cajas petri (9 cm diámetro × 1 cm de alto) que tenían dos perforaciones circulares (1 cm de diámetro) en la tapadera (una perforación con organdí y la otra se tapaba con algodón), en la base una capa de 5 mm de agar y una hoja limpia de chile constituía una arena de observación. Una vez dispuesto su correspondiente tratamiento (ver detalles abajo), estas arenas se cerraban con parafilm y eran colocadas dentro de la sala de cría.

Para exponer al depredador un número preciso de NMB-P, se utilizó un procedimiento similar al descrito por Velasco-Hernández et al. (2013). De manera general, en este procedimiento, se cortaban discos foliares que contenían una sola NMB-P. Después del corte, los discos foliares se utilizaban en los bioensayos.



Las hembras de chinches se mantuvieron en ayuno 24 horas previas al inicio del experimento.

En este experimento se corrieron cuatro bioensayos.

- I) Ausencia de presa alternativa. Cada hembra depredadora era emplazada individualmente en una arena de observación que contenía uno de los siguientes tratamientos: i) 5 NMB-P, ii) 10 NMB-P, iii) 25 NMB-P, iv) 50 NMB-P y v) 80 NMB-P.
- II) Baja densidad de presas alternativas (PA). Los tratamientos serán similares a los del punto 1 adicionando 5 PA en cada uno de ellos.
- III) Mediana densidad de PA. Los tratamientos serán similares a los del punto 1 adicionando 25 PA en cada uno de ellos.
- IV) Alta densidad de PA. Los tratamientos serán similares a los del punto 1 adicionando 80 PA en cada uno de ellos.

Cada hembra depredadora se dejaba un periodo de 6 hrs, al terminar dicho periodo se abría la arena, la chinche se sacaba con ayuda del un aspirador y se colocaba provisional e individualmente en una clip cage (6.5 cm de diametro×3 cm de alto) que tenía ventilación. Para cada tratamiento, se contabilizó y se registró el número de presas (NMB-P) depredadas. Al terminar el conteo, se regresaba el depredador y se sellaba de nuevo la caja con parafilm. A las 24 y 48 hrs se repetía el mismo procedimiento de conteo.

Cada bioensayo se replicó seis veces y se utilizó un diseño completamente aleatorio.

#### **5.6.4. Análisis de datos**

Para cada bioensayo se construyó una curva. Dicha curva se formaba con el número promedio de NMB-P consumidas en cada tratamiento.

En un primer tiempo se determinó el tipo de respuesta funcional del depredador en presencia de una presa IG. Para ello, la curva del bioensayo con ausencia de PA se comparó a curvas (modelos) teóricos que simulaban diferentes tipos de respuesta funcional. La comparación se llevó a cabo mediante modelos logísticos no lineales y se utilizó el criterio AIC para determinar qué modelo se ajustaba mejor a los datos obtenidos, siendo el modelo que mejor se ajusta a los datos, aquél que presenta un valor de AIC menor.

En una segunda etapa, se procedió a comparar las curvas de respuesta funcional de los cuatro bioensayos entre sí para determinar si la respuesta funcional se modifica con la presencia de presas alternativas. Para la comparación entre curvas se utilizaron modelos logísticos no lineales (Crawley, 1975).

## **5.7. Respuesta numérica del depredador- IG**

### **5.7.1. Obtención de Ninfas de Mosca Blanca Parasitada (NMB-P)**

Para este experimento, la obtención de ninfas de mosca blanca parasitadas (NMB-P), se realizó siguiendo una metodología similar a la descrita en detalle por Velasco-Hernández et al. (2013), la cual consiste en términos generales en colocar plantas de jitomate (características descritas con anterioridad) en cilindros de acetato (35 cm altura x 17 cm diámetro), que en los extremos tuvieron una cubierta de organdí (Figura 2). Además contaron con una manga de organdí en unos de los lados por donde se colocaron 150 moscas blancas; estas se dejaron ovipositar un periodo de 48 horas.



**Figura. 2. Planta de jitomate dentro de cilindro de acetato con 150 MB adultas**

Una vez obtenidas ninfas de mosca blanca en segundo instar, las hojas de las plantas se encerraron en clip cages (6.5 cm de diámetro  $\times$  3 cm de alto) y en cada clip-cage se colocaron 7 parejas de parasitoides que se dejaron parasitar durante 48 hrs (Figura 3).



**Figura. 3. Planta de jitomate dentro de caja con las hojas dentro de clip cages**

Terminado este periodo se retiraron las parejas de parasitoides. Las plantas se almacenaron en el cuarto de cría en compartimentos cubiertos con organdí. Después de 15-22 días de que se retiraron las avispas se obtuvieron NMB-P, que se lograban identificar porque dos semanas después del parasitismo, la pupa toma usualmente un color amarillo dorado y en la parte inferior se nota unos puntos de color rojo que son los ojos del parasitoide. Las observaciones se hicieron en un estereomicroscopio Stemi DV4 (Carl Zeiss).

### 5.7.2. Bioensayos

Previo a su uso en los experimentos, cada hembra de *G. punctipes* se mantuvo con un macho en una clip cage (6.5 cm de diámetro × 3 cm de alto), ambos especímenes seleccionados a partir de los 5 días de edad de adulto, que es cuando las hembras comienzan a producir huevos fértiles (Champlain y Lance, 1967), para que presuntamente estuviesen apareadas al momento de su uso en los experimentos.

Cada pareja se alimentó con dieta artificial (Cohen 1985) (0.5 g), polen de flores silvestres (1 g), sorgo (3 g) y un algodón humedecido (un cm<sup>3</sup>). La dieta artificial, así como el algodón húmedo se cambiaban diariamente, el polen y el sorgo cada dos días. Se mantuvieron así desde que cumplían 5 días de edad adulta, hasta los 21 días, fecha límite de su uso en las observaciones.

La arena de observación para el estudio de la respuesta numérica (Figura 5) se determinó después de otros intentos y consistía en una caja rectangular de plástico (18 cm de largo x 12 cm de ancho x 10 cm de alto) a cuya tapa se le removía el centro y se le colocaba organdí para permitir la aireación. Dentro de cada arena de observación se colocaban:

- 1) el número de presas correspondiente (NMB-P), colocadas en una caja petri que tenía una base de agar y sobre la capa de agar un papel filtro (8.5 cm de diámetro); cada NMB-P era colocada individualmente sobre el papel filtro (Figura 4)



**Figura. 4. Arena de observación para el experimento de respuesta numérica que contenía: 1) Un número determinado de NMB-P según el tratamiento, 2) Una planta de chile que servía como sustrato para la PA y para la oviposición de huevos del depredador y en caso de que así lo requiriera el tratamiento, 3) un número determinado de *Myzus persicae* (PA).**

2) Una planta de chile (4-5 hojas de desarrollo) que servía como sustrato de oviposición pues en experimentos preliminares observamos que las chinches sólo ovipositaban cuando existía la presencia de plantas. Cada planta de chile estaba contenida en un recipiente de plástico transparente (6.5 cm de diámetro × 4.5 cm alto) con una mezcla de tierra y perlita (en una proporción 50:50), en la base del tallo de las plantas, el recipiente se cubría con parafilm, para evitar que las chinches tuviesen acceso a la tierra.

3) En caso de que el tratamiento incluyera la presa alternativa, a la arena de observación se incluía el número correspondiente de presas alternativas (*Myzus persicae*). Los pulgones eran capturados de la colonia general y para ello se tomaban cuidadosamente de las plantas. Se utilizaron pulgones de 3-4 estadio ninfal o adultos. En la arena de observación se colocaban sobre las hojas de la planta de chile que estaba dentro de la arena.

Las parejas de chinches se mantuvieron en ayuno 24 horas previas al inicio del experimento, en el momento de iniciar la observación solo se colocaron las hembras, los machos no se utilizaban en las observaciones.

En este experimento se corrieron cuatro bioensayos:

- I) Ausencia de presa alternativa. Cada hembra depredadora era emplazada individualmente en una arena de observación que contenía uno de los siguientes tratamientos: i) 5 NMB-P, ii) 10 NMB-P, iii) 25 NMB-P, iv) 50 NMB-P y v) 80 NMB-P.
- II) Baja densidad de presas alternativas (PA). Los tratamientos serán similares a los del punto 1 adicionando 5 PA en cada uno de ellos.
- III) Mediana densidad de PA. Los tratamientos serán similares a los del punto 1 adicionando 25 PA en cada uno de ellos.
- IV) Alta densidad de PA. Los tratamientos serán similares a los del punto 1 adicionando 80 PA en cada uno de ellos.

En cada tratamiento, diariamente se contabilizó y se registró el número de huevecillos puestos por las hembras depredadoras, el conteo para cada tratamiento se realizó cada 24-h durante 7 días.

Todos los días al terminar el conteo de huevecillos, cada arena de observación se lavaba con agua y jabón y se limpiaba con alcohol al 70 %. Las plantas de chile se limpiaban cuidadosamente con agua y jabón usando un cotonete; las cajas petri se limpiaban por la parte exterior con alcohol y éstas se sustituyeron en caso de ser necesario (i. e. cuando el agar se secaba). La limpieza diaria de las arenas de observación se realizaba ya que de esta manera se reducía la posibilidad de que el depredador encontrara rastros de su presencia o de los huevos que puso con anterioridad y dejara de ovipositar. Los individuos consumidos, tanto de NMB-P como de PA, fueron reemplazados todos los días.

Cada tratamiento se replicó 6 veces y se utilizó un diseño completamente aleatorio en bloques con el tiempo (día) como factor de bloque.

### **5.7.3. Análisis de datos**

La variable de respuesta en el experimento de respuesta numérica fue el número de huevecillos puestos por las hembras depredadoras en cada tratamiento.

La parte fija del modelo se definió como el número de huevecillos en función de la densidad de presas (cinco niveles), y en la parte aleatoria se consideró la réplica como un evento aleatorio y se modeló la varianza con un método que combina una función constante de la varianza de la parte aleatoria del modelo con una función exponencial de la varianza en la parte fija del modelo para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad de los residuales (Pinheiro y Bates, 2000). Las comparaciones entre los niveles del número de presas se hicieron mediante contrastes (pruebas de t) para los cuales los errores estándares se estimaron a partir del predictor lineal del modelo (Warnes, 2013).

En el segundo modelo donde se analizó el cambio en función de la densidad presas IG y PA.

La parte fija del modelo se definió como el número de huevecillos en función de la densidad de presas (cinco niveles), el número de pulgones (cuatro niveles) y su interacción, y en la parte aleatoria se consideró la réplica como un evento aleatorio. Además se modeló la varianza con un método que combina una función constante de la varianza de la parte aleatoria del modelo con una función exponencial de la varianza en la parte fija del modelo para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad de los residuales (Pinheiro y Bates, 2000). Las comparaciones entre los niveles del número de presas se hicieron mediante contrastes (pruebas de t) para los cuales los errores estándares se estimaron a partir del predictor lineal del modelo (Warnes, 2013).

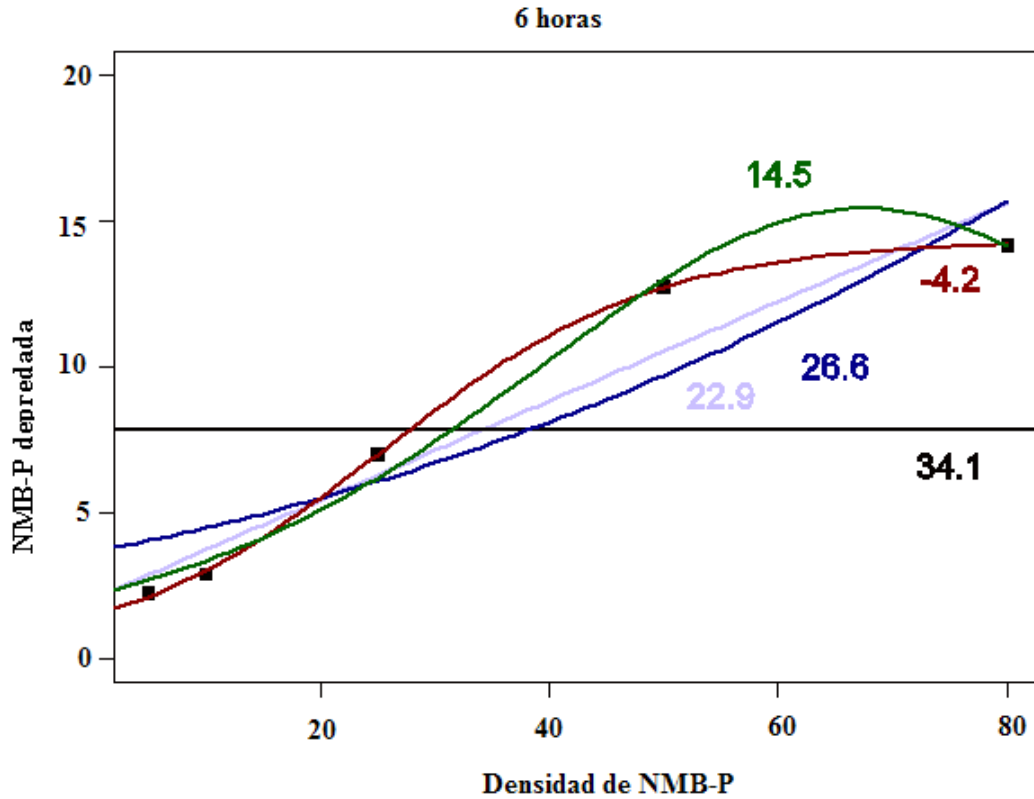


## **6. Resultados**

### **6.1. Determinación de Respuesta Funcional del depredador, frente a una presa IG**

La curva de respuesta funcional que se obtuvo cuando no había PA se muestra en la figura 8 así como los modelos simulados de respuesta funcional contra los cuales se comparó. En dicha figura también se muestran los valores AIC que se obtuvieron para cada modelo. Esto se repitió para cada periodo de conteo (i.e. 6, 24 y 48h) (Figura 5, 6 y 7).

De acuerdo con el modelo obtenido después de 6 horas el depredador presenta una curva de respuesta funcional Tipo III (Curva color rojo) ya que esta es la que se asocia al menor valor de AIC (Figura 5)

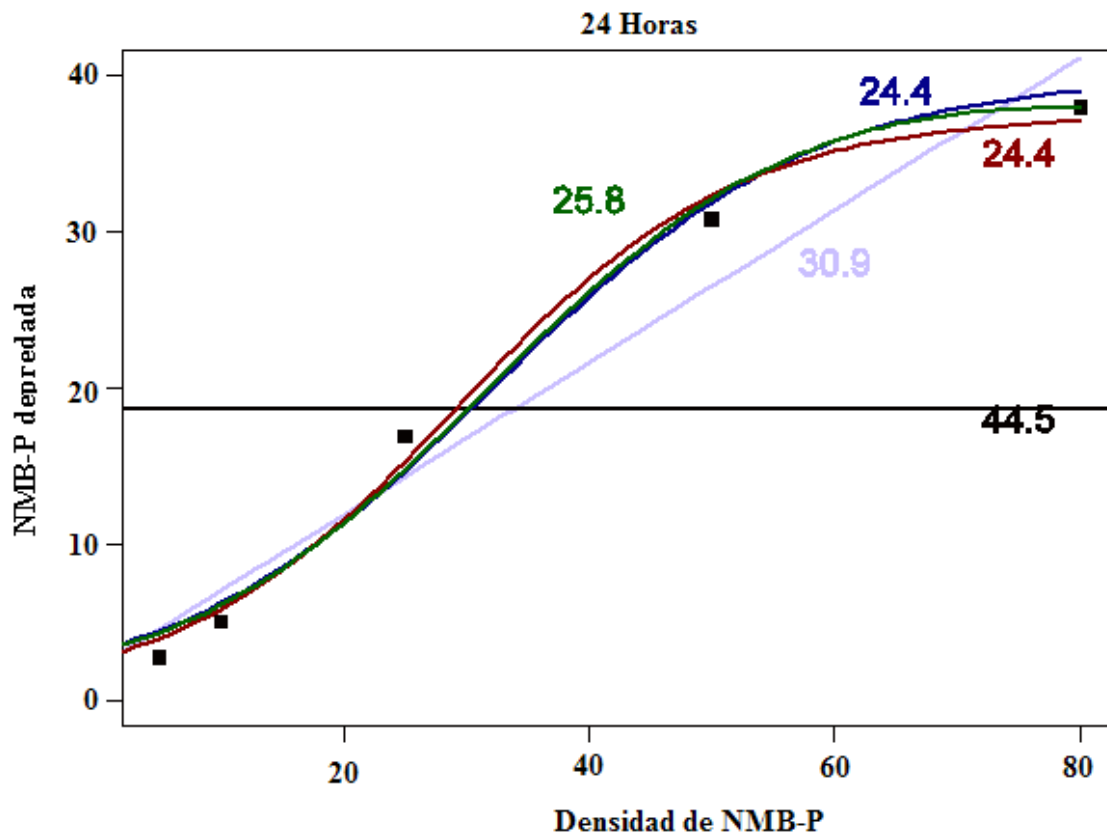


Simbología

Curva	Tipo de respuesta
Morado	Tipo I
Negro	Tipo Nulo
Rojo	Tipo II o III
Azul	Tipo II
Verde	Tipo II o III

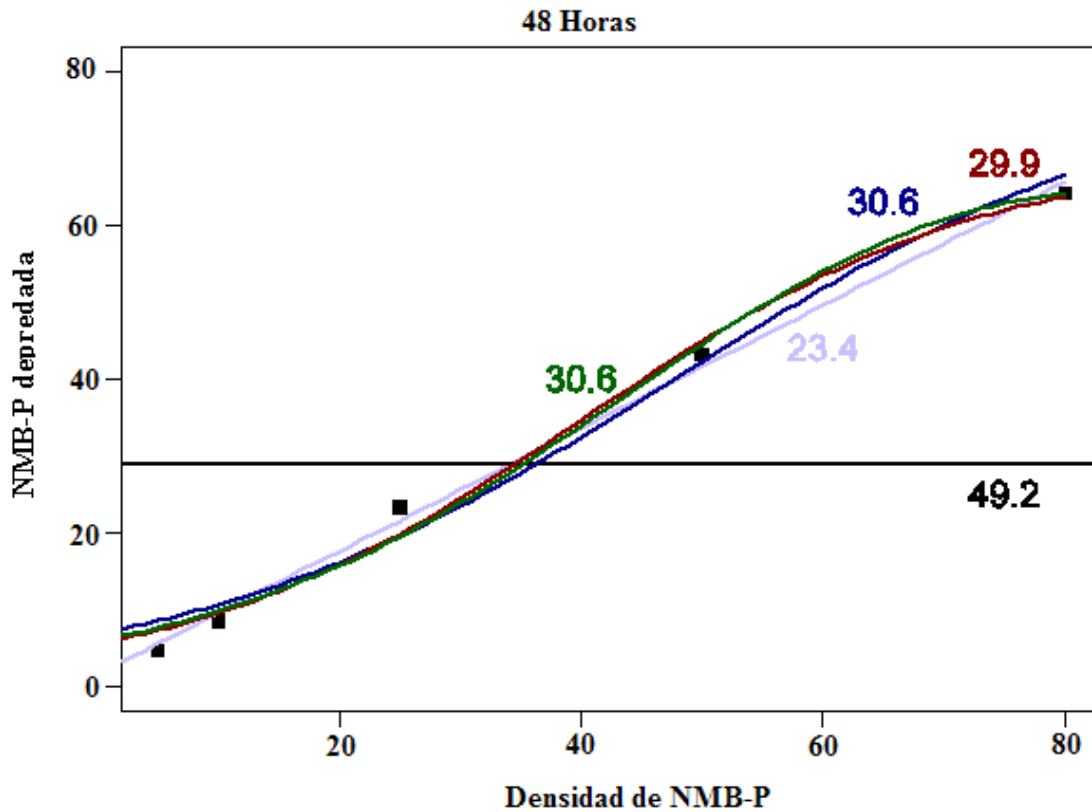
**Figura. 5.** Respuesta funcional correspondiente a los datos obtenidos en el bioensayo sin presa alternativa (cuadrados) después de 6 horas. También se muestran los diferentes modelos (simulados por diferentes curvas) y a su lado el valor AIC correspondiente. El tipo de respuesta funcional que simula cada curva se indica en el cuadro bajo la figura (Simbología de líneas: morado curva tipo I, negro curva tipo nulo, rojo curva tipo II o III, azul curva tipo II, verde curva tipo II o III).

De acuerdo a la modelización realizada y los correspondientes valores de AIC, se observa que después de 24 horas, el depredador presenta una curva de respuesta funcional Tipo III (Curva color rojo o azul) (Figura 6)



**Figura. 6.** Respuesta funcional correspondiente a los datos obtenidos en el bioensayo sin presa alternativa (puntos cuadrados) después de 24 horas. También se muestran los diferentes modelos (simulados por diferentes curvas) y a su lado el valor AIC correspondiente. El tipo de respuesta funcional que simula cada curva se indica en el cuadro bajo la figura 5.

De acuerdo a la modelización realizada y los correspondientes valores de AIC, se observa que después de 48 horas el depredador presenta una curva de respuesta funcional de Tipo I (Curva color morado) (Figura 7)



**Figura. 7.** Respuesta funcional correspondiente a los datos obtenidos en el bioensayo sin presa alternativa (puntos cuadrados) después de 48 horas. También se muestran los diferentes modelos (simulados por diferentes curvas) y a su lado el valor AIC correspondiente. El tipo de respuesta funcional que simula cada curva se indica en el cuadro bajo la figura 5.

## 6.2. Determinación de la Respuesta Funcional del depredador en presencia de una presa adicional

Al comparar las curvas de respuesta funcional del bioensayo sin PA contra las que se obtuvieron con diferentes densidades de PA a las 6 horas, se encontraron diferencias significativas (Apéndice A). La RF sin PA fue significativamente diferente de la RF cuando había 25 PA y cuando había 80 PA (Apéndice A y Figura 8). Sin embargo, la RF sin PA no fue significativamente diferente a la RF cuando había 5 PA.

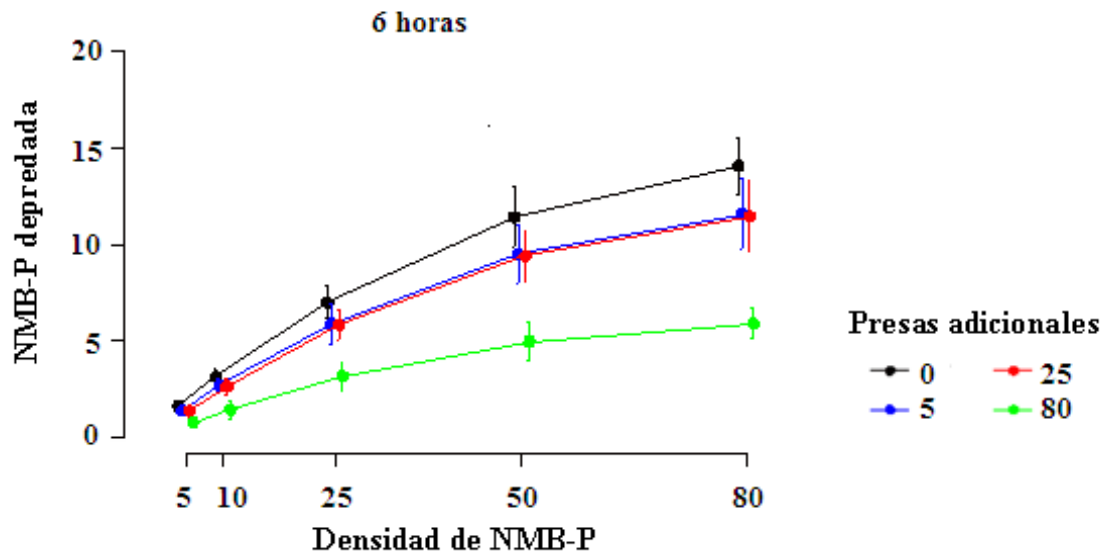
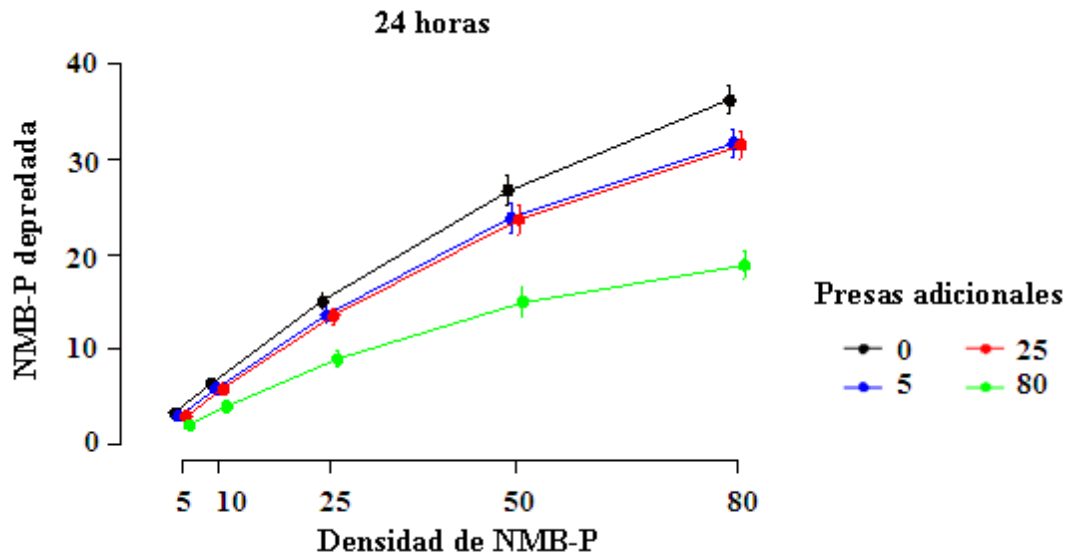


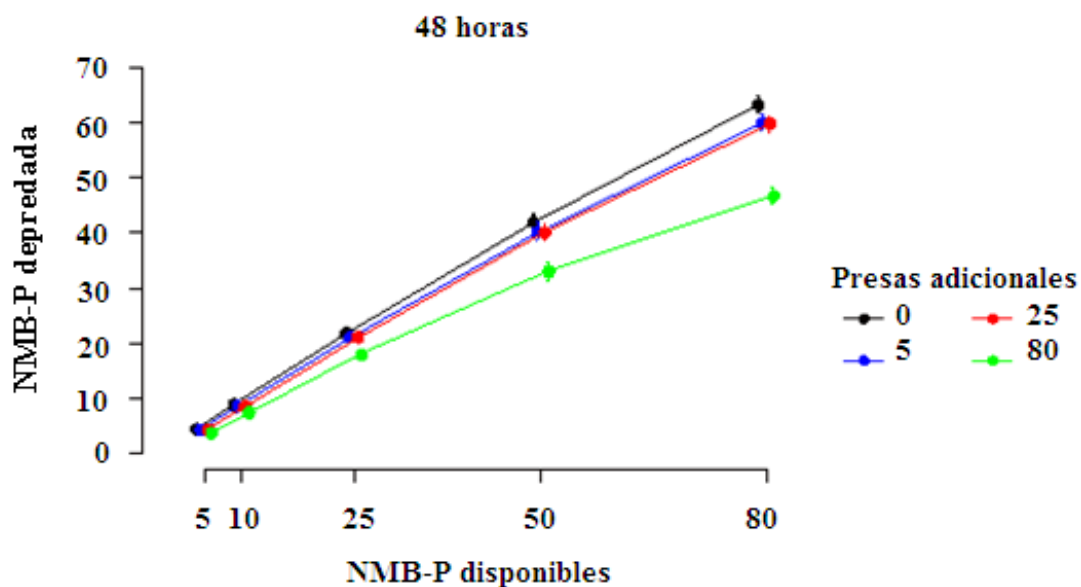
Figura. 8. Curvas que representan la RF presentada por el depredador en los diferentes bioensayos, después de 6 hrs. de exposición, en presencia de presa IG.

Al comparar las curvas de respuesta funcional del bioensayo sin PA contra las que se obtuvieron con diferentes densidades de PA a las 24 horas, se encontraron diferencias significativas (Apéndice B). La RF sin PA fue significativamente diferente de la RF cuando había 5 PA, 25 PA y 80 PA (Apéndice B y Figura 8).



**Figura. 9.** Curvas que representan la RF presentada por el depredador en los diferentes bioensayos, después de 24 hrs. de exposición, en presencia de presa IG.

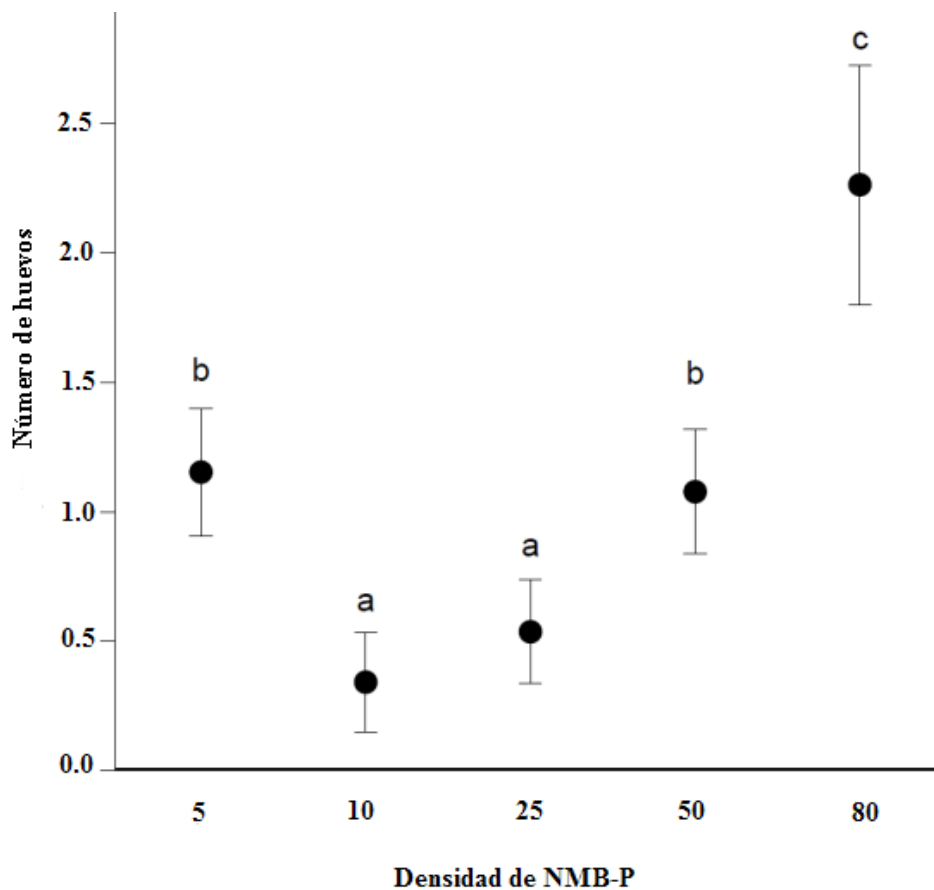
Al comparar las curvas de respuesta funcional del bioensayo sin PA contra las que se obtuvieron con diferentes densidades de PA a las 48 horas, se encontraron diferencias significativas (Apéndice C). La RF sin PA fue significativamente diferente de la RF cuando había 5 PA, 25 PA y 80 PA (Apéndice C y Figura 10).



**Figura. 10.** Curvas que representan la RF presentada por el depredador en los diferentes bioensayos, después de 48 hrs. de exposición, en presencia de presa IG.

### 6.3. Determinación de la Respuesta Numérica del depredador, frente a una presa IG

El primer análisis consistió en comparar al seno del bioensayo 1 (sin PA) sus cinco tratamientos (i.e. i] 5 NMB-P, ii] 10 NMB-P, iii] 25 NMB-P, iv] 50 NMB-P y v] 80 NMB-P) entre sí para determinar si la respuesta numérica (i.e densidad de huevecillos) cambiaba (o no) en función de la disponibilidad de presas (NMB-P). Los resultados muestran que la respuesta numérica si varía en función de la disponibilidad de presas (NMB-P) (Apéndice D, Figura 11). Se observa que el número promedio de huevecillos fue significativamente mayor cuando la densidad de NMB-P fue de 5, pero después baja significativamente cuando la densidad de NMB-P es de 10 y 25 (Figura 14). Después, cuando la densidad de NMB-P incrementó a 50 y a 80, el número promedio de huevecillos también aumentó significativamente (Figura 11).



**Figura. 11. Tipo de respuesta numérica presentada por el depredador en presencia de presa IG**

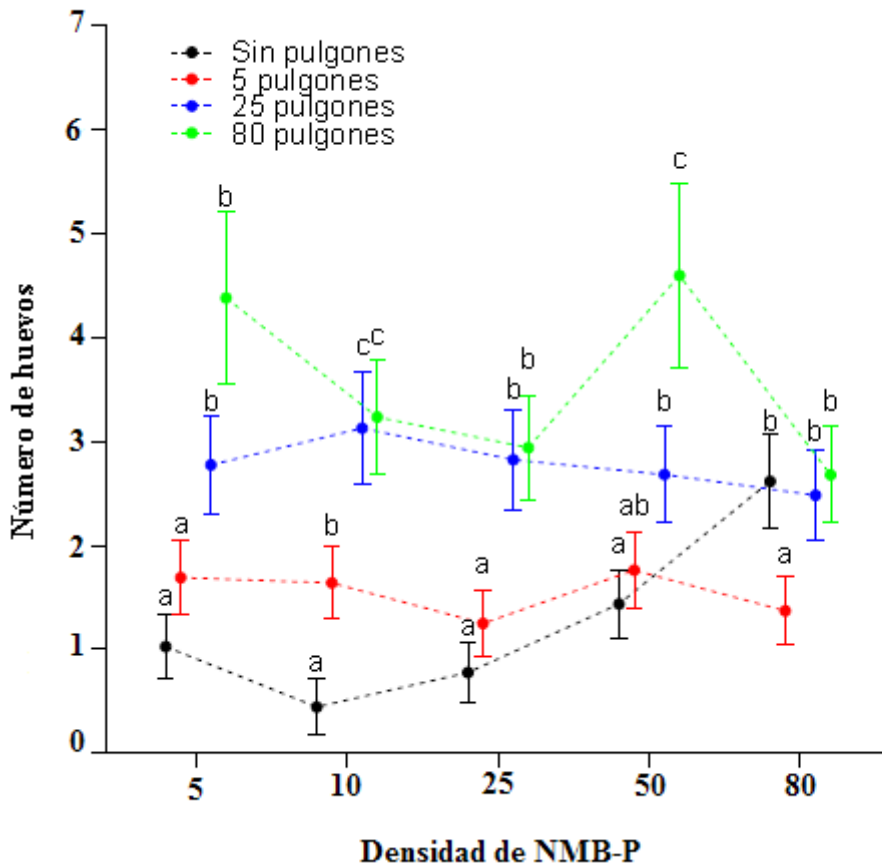


#### **6.4. Determinación de la Respuesta Numérica del depredador en presencia de una presa adicional**

El segundo análisis tenía como objetivo determinar si en presencia de una PA, la respuesta numérica (densidad de huevos) del depredador se modificaba respecto a lo determinado cuando no había PA (Figura 12). En primer término se compararon entre sí los cinco tratamientos del bioensayo II (i.e. baja densidad de PA [5 PA]), y se encontró que no hubo diferencias significativas en el número promedio de huevecillos que el depredador puso en las diferentes densidades de presa (NMB-P) disponible (Apéndice E, Figura 12).

En segundo término se compararon entre sí los cinco tratamientos del bioensayo III (i.e. mediana densidad de PA [25 PA]), y se encontró que no hubo diferencias significativas en el número promedio de huevecillos que el depredador puso en las diferentes densidades de presa (NMB-P) disponible (Apéndice F; Figura 12).

Por último se compararon entre sí los cinco tratamientos del bioensayo IV (i.e. alta densidad de PA [80 PA]), y se encontró que no hubo diferencias significativas en el número promedio de huevecillos que el depredador puso en las diferentes densidades de presa (NMB-P) disponible (Apéndice G, Figura 12).



**Figura. 12.** Respuesta numérica que el depredador presentó en cuatro diferentes bioensayos (cada uno indicado por un color diferente). Cada bioensayo estuvo conformado por cinco tratamientos indicados en el eje X (i] 5 NMB-P, ii] 10 NMB-P, iii] 25 NMB-P, iv] 50 NMB-P y v] 80 NMB-P). Los tratamientos al seno de cada bioensayo fueron comparados entre sí, resultando que sólo en el tratamiento sin PA (puntos en negro) hubo diferencias significativas (comparación horizontal). En los otros bioensayos (con 5 PA; con 25 PA y con 80 PA] los tratamientos no fueron significativamente diferentes entre sí. Adicionalmente, en la figura se indica si hubo diferencia significativa entre los bioensayos al seno de cada tratamiento (comparación vertical); resultando que aquellos que comparten letras no son significativamente diferentes.

## 7. Discusión

Los resultados obtenidos sobre la respuesta funcional del depredador *G. punctipes* nos muestran que frente a una presa IG presentan una curva sigmoideal Tipo III, después de 6 y 24 horas de consumo. Sin embargo después de 48 horas la curva es Tipo I, lo que sugiere que el consumo aumentaba conforme aumentaba la disponibilidad del alimento. De acuerdo con esto el tiempo es un factor que influye en el tipo de respuesta de este depredador. La presa IG, al pasar un periodo largo de tiempo se puede ver eliminada.

Cuando se analizan los tratamientos en presencia de PA, encontramos que a las 6 horas no existe diferencia ya que cuando la densidad de la PA era baja el consumo se mantiene igual que cuando no estaba presente, pero en el caso de las densidades medias y altas, el consumo de la presa IG disminuía.

Después de 24 y 48 horas en presencia de la PA, si existían diferencias en las tres densidades de PA.

Por lo que encontramos que las presas IG, en presencia de las diferentes densidades de PA, son menos consumidas por el depredador *G. punctipes*.

Para la respuesta numérica frente a una presa IG, encontramos que la producción de huevecillos variaba en función de la disponibilidad de la presa mientras que cuando estaban disponibles las densidades de 5, 50 y 80 aumentaba la producción, en presencia de las densidades de 10 y 25 disminuía significativamente.

En cuanto a los tratamientos con PA encontramos que tampoco existían diferencias, es decir la producción de huevecillos es la misma con solo presas IG, que cuando se encuentra la PA presente.

De acuerdo con los tipos de respuesta funcional propuestos por Rodríguez y Arredondo (2007), los resultados que se obtuvieron en el presente estudio muestran que *Geocoris punctipes* presenta una respuesta funcional del tipo III en presencia de una presa IG. Es decir que debido al incremento de la densidad del alimento el depredador es más eficiente en su búsqueda o disminuye el tiempo de manipulación (Begon, 1999)

En el estudio realizado por Velasco-Hernández y colaboradores en 2013, se encontró que efectivamente la chinche *Geocoris punctipes* consume ninfas parasitadas con el parasitoide *Eretmocerus eremicus*, esto cuando no existía otro tipo de presa ya que al estar presentes las ninfas no parasitadas de la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum*, prefería estas últimas. Esto se apega a lo observado en nuestros experimentos, donde efectivamente se observa que si existe DIG.

Información previa en la que se llevaron a cabo bioensayos similares (Cohen y Byrne, 1992) evaluaron el potencial que presentaba el depredador *G. punctipes* sobre adultos de la mosca blanca *B. tabaci*, en condiciones de laboratorio. Se utilizaron hembras adultas del depredador, al cual colocaron en cajas petri con cilindros, con diferentes densidades de la presa; 5, 10, 25 y 50 adultos de mosca blanca y se dejó un periodo de 24 hrs. En estas observaciones se encontró que el tiempo de manejo que utiliza el depredador para manipular a su presa, va de 180 a 240 segundos y la respuesta funcional fue del tipo II, concluyendo que es un potencial depredador de esta plaga. El presente estudio no coincide en cuanto al tipo de respuesta funcional presentada por el depredador ya que en nuestras observaciones presenta una respuesta tipo III en el consumo de presa IG; pero se puede entender que esta chinche no solo es un potencial control de la mosca blanca *B. tabaci* sino también de la mosca blanca del invernadero *T. vaporariorum* de la cual se alimenta.

Parajulee y colaboradores en 2006, evaluaron la respuesta funcional y los efectos de la temperatura en el consumo de varios depredadores incluyendo a *G. punctipes*, este se alimentó con diferentes densidades de huevos del gusano *Helicoverpa zea* (5, 10, 25, 50, 75 y 100) las observaciones se hicieron cada 24 horas, encontrando que a mayor disponibilidad de presa y con una temperatura entre los 25 y los 30 ° C, el consumo aumenta, concluyendo que su respuesta funcional es del Tipo II. Los resultados de este estudio muestran que independientemente de los diferentes estadios de la presa, el depredador presenta una respuesta del tipo II; sin embargo esto no coincide con nuestro estudio ya que *G. punctipes* presentó, después de 24 horas de consumo, una respuesta del tipo III, mostrando que su consumo no es acelerado y que no eliminara en su totalidad a las presas.

Begon (1999) menciona que los tipos de respuesta funcional estaban divididos para diferentes tipos de depredadores, la respuesta Tipo I menciona que es común en herbívoros, ante una alta disponibilidad de alimento su consumo aumenta linealmente, las respuestas Tipo II eran nombradas para los invertebrados y las respuestas Tipo III para los vertebrados. El tipo de respuesta que presenta *G. punctipes* no coincide, con la propuesta por Begon, ya que es de Tipo III después de 6 y 24 horas de consumo, sin embargo transcurridas 48 horas la depredación aumenta hasta el punto en que consumen todas las presas disponibles y de esta manera su respuesta funcional cambia a una del Tipo I. Aunque las poblaciones de altas densidades se ven menos afectadas por los ataques de depredadores el tiempo es un factor que afecta significativamente. La definición de respuesta funcional del Tipo III, nos habla de que el depredador pierde tiempo en la manipulación de su presa y por lo mismo llega en un menor tiempo a su punto de saciedad, pero en el caso de las observaciones en el laboratorio la chinche encontró un espacio reducido y confinado esto para el escape de las presas y con una mayor disponibilidad de tiempo, por eso es que

finalmente después de 48 horas el consumo de las presas fue, en su mayoría, total llegando a una respuesta diferente a la que se esperaba.

En el estudio reciente realizado por Velasco-Hernández y colaboradores (2013), además de observar la depredación IG se encontró que al existir ninfas parasitadas (presas IG) y ninfas no parasitadas el depredador prefería estas últimas, por lo que no consumía totalmente a la avispa. En nuestras observaciones encontramos que cuando estaba presente la PA existe preferencia sobre la presa IG, de esta manera el parasitoide no se veía eliminado. A pesar de que *G. punctipes* es un depredador generalista capaz de consumir cualquier tipo de presa, en nuestro estudio encontramos que se ve más atraído por las presas móviles, como es el caso de los pulgones. Debido a que la chinche busca de manera activa a las presas, las PA eran más fácilmente atrapadas y consumidas por lo que la NMB-P no era eliminada en su totalidad.

En 2004 Koss y colaboradores realizaron un estudio para comprobar si la presencia de varias especies presa causaba una distracción en los depredadores generalistas que se encontraban de manera natural en los cultivos de papa, la presa principal era el pulgón verde del melocotonero *M. persicae* Sulzer y y la presa adicional huevos del escarabajo de la papa *Leptinotarsa decemlineata* Say. Para este estudio se incluyó el depredador *Geocoris* spp, Encontrando en laboratorio que el consumo de la presa principal disminuía conforme se adicionaba la presa alternativa, sin embargo estando en plantas de papa la depredación era muy parecida independientemente de la cantidad de presas. Como resultado se encontró que *Geocoris* spp en presencia de otra presa provocaba un descenso en el consumo de la presa principal. En nuestro estudio las presas principales no presentaban movimiento y las presas adicionales se desplazaban dentro de las arenas de observación, por lo que la chinche se veía mas atraída por estas, dejando de lado a las ninfas parasitadas. Las presas adicionales provocan una distracción para el depredador y no consume en su totalidad a la presa IG.

La alta disponibilidad de una segunda presa aumenta el tiempo de manipulación total, disminuyendo el tiempo del que se disponía para la primera presa e incluso los depredadores pueden llegar a eliminarla de su dieta (Ostman, 2002). En el caso de los tratamientos con altas densidades de presa adicional, el depredador prefería el consumo de esta y no de la presa IG. Debido a que la presa adicional es móvil la inversión de tiempo para su manipulación es mayor que en el caso de las ninfas.

Las teorías acerca de las dinámicas entre la depredación intragremial y las presas alternativas (Holt y Huxel, 2007), señalan que la presencia de una presa adicional o un recurso alternativo hace que sea más difícil la exclusión de la presa IG del ecosistema, entre mayor sea la disponibilidad del recurso adicional la DIG se verá disminuida. El presente estudio coincide con el planteamiento teórico ya que la presencia de las presas

adicionales, interfirió en la depredación de las ninfas, aunque después de 48 horas el consumo fue casi total y se noto una marcada preferencia por los pulgones.

Harwood y colaboradores (2007) hablan de que la depredación por el hemíptero *Orius insidiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae), el cual tiende a diversificar su dieta para mejorar su papel como controlador biológico. El consumo de presas que no son su objetivo puede mantenerse mientras aparecen otras. Las respuestas funcionales coincidían cuando existía la presencia de una presa adicional cuando las presas objetivo no estaban presentes. En donde se tenían las más altas densidades de presas alternativas, se encontró una diferencia significativa, es decir, el consumo de la presa IG se ve disminuido y por lo tanto la presencia de la avispa no se ve afectada. Esta variabilidad en la respuesta funcional de acuerdo con la disponibilidad de la presa preferida tiene importantes implicaciones ecológicas ya que contribuye a hacer más amplio el nicho trófico de las especies y así lograr una mayor capacidad de adaptación cuando las condiciones son óptimas.

Almeida y colaboradores en 2007 observaron la respuesta funcional del depredador *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) con diferentes tipos de presa, donde se encontró que su respuesta funcional variaba dependiendo del tipo de presa ofrecida cambiando de tipo III a tipo II; además su ataque aumentaba a medida que se incrementaba el número de presas disponibles, lo cual indicaba que el depredador presentaba un proceso de aprendizaje, es decir se vuelven más eficientes en su estrategia de búsqueda. Sin embargo, a bajas densidades presentaba dificultades para atrapar a sus presas, esto debido a que eran difíciles de localizar. Esto coincide con los resultados que se obtuvieron en las observaciones sobre *G. punctipes*, ya que al existir una mayor disponibilidad de presas, se volvía más eficiente, sin embargo la depredación se enfocaba más en las PA, de esta manera la presa IG no se veía eliminada por completo.

En presencia de una presa IG, la producción de huevos del depredador fue variada, según la densidad de la presa.

No existen estudios realizados con *G. punctipes* sobre el tipo de respuesta numérica que presenta. Sin embargo, existen estudios en otros tipos de depredadores como el de Salem (2006) quien realizó un experimento con el objetivo de examinar la respuesta funcional y numérica de las hembras adultas de *M. caliginosus* Wagner (Heteroptera: Miridae) a diferentes densidades de huevos de la mosca blanca *T. vaporariorum* en discos de hoja de tabaco. La respuesta numérica de *M. caliginosus* se relacionó positivamente con la densidad de presas, con más ovocitos por hembra, una fecundidad más alta por edad y una mayor tasa intrínseca de incremento en la densidad de consumo de presas. Las presas no móviles atraen a los depredadores y en el caso de *G. punctipes* este se ve atraído por las ninfas que estaban parasitadas con avispa; y aunque estas fueron consumidas no fueron eliminadas en su totalidad, en cuanto a la producción de huevos variaba dependiendo de las diferentes

densidades, cuando eran muy bajas o muy altas la producción aumentaba, mientras que a medianas densidades los huevos eran pocos.

La respuesta numérica puede ser de dos tipos uno que refiere a la supervivencia de los depredadores y el otro la reproducción (Crawley, 1975). En la respuesta de supervivencia el número de presas consumidas se verá reducida, así como el número de adultos depredadores, en el caso de la reproducción lo único que puede reducirse es el número de huevos (Crawley, 1975). En el presente estudio las diferentes densidades ofrecidas a los depredadores pudieron influir en el tipo de respuesta numérica observada por el depredador, ya que a bajas densidades la producción de huevos disminuyó, y de manera contraria a densidad alta la cantidad de huevos aumentaba conforme transcurría el tiempo de observación.

Existen varias explicaciones para la correlación positiva entre la abundancia de presas y depredadores generalistas en el campo: i) Los depredadores se agregan donde existen altas densidades de presas ii) Los depredadores presentan altas tasas de reproducción con el aumento de las densidades de presas iii) La abundancia de los depredadores y las presas podrían verse afectadas por factores ambientales no controlado del sitio en donde coexisten (Ostman, 2002). Al realizarse las observaciones en el laboratorio y controlar todas las variables, se elimina este último factor el cual corresponde a condiciones naturales de campo. En el presente estudio los depredadores se concentraron donde existían mayores densidades de las presas, en este caso ocurrió que los pulgones fueron los que más llamaron su atención ya que fueron más consumidos y la producción de huevos aumentó conforme la disponibilidad de los alimentos. En nuestras arenas de observación encontramos que la chinche prefiere ovipositar en la planta de chile, esto coincide con los estudios que llevo a cabo Naranjo (1987), debido a que los pulgones estaban aglomerados en la planta el depredador paso más tiempo en ella. También se ha observado que los depredadores pueden congregarse en las regiones de altas densidades de presas (Crawley, 1975).

Lester y Harmsen (2002), realizaron un análisis para conocer la respuesta numérica y funcional de dos depredadores en diferentes densidades de dos tipos de presas, con esto buscaban conocer si la presencia de una presa adicional influenciaba de alguna manera en las respuestas. Para el depredador *Typhlodromus pyri* Scheuten (Acari: Phytoseiidae) la presencia de *Panonychus ulmi* Koch (Acari: Tetranychidae), la presa adicional significo una tasa de oviposición mayor que cuando *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) fue presentado solo. *Amblyseius fallacis* Garman (Acari: Phytoseiidae), no vio afectada de ninguna manera la oviposición independientemente de si se encontraba una o las dos presas. Una mayor disponibilidad de alimentos para los depredadores puede traducirse en una alta producción de huevos, como lo demuestra el estudio anterior así como lo observado en el presente estudio, la presas adicionales brindan la oportunidad de

saciar su hambre y de tener disponibilidad de alimento adicional para una próxima búsqueda.

En vista de los resultados obtenidos, se entiende que el depredador *G. punctipes*, cuando se encuentra en presencia de una presa IG (NMB-P) la consumirá, presentando una respuesta funcional del tipo III después de 6 y 24 horas, pero después de las 48 horas de consumo cambiara a una del tipo I, en donde eliminara casi en su totalidad a estas presas. Sin embargo, cuando en el sistema se incluye una PA (pulgón), esta será más consumida y la presa IG, no será eliminada totalmente. Se requieren estudios en campo para conocer si el comportamiento de este depredador será el mismo ya que con la información aquí obtenida se puede notar que la presencia de NMB-P no se verá eliminada si existen otro tipo de presas, por lo que el control del parasitoide sobre las plagas no se vera interrumpida.

Dependiendo de la densidad de presa IG se observa que el número promedio de huevecillos variaba ya que en bajas y altas densidades la producción aumentaba, mientras que en medianas densidades disminuía. Mientras que cuando se incluía la presencia de una PA, la producción de huevos de *G. punctipes* dejo de ser variable para volverse constante. Al alimentarse de una solo tipo de presas y a diferentes densidades la producción de huevos de *G. punctipes* será variable dependiendo de la cantidad del consumo, pero como es el caso de los sistemas agroecológicos, la presencia de otras presas, provocara que la producción de huevos varié, produciendo mas en donde hay pocas y altas densidades.



**Tabla 1. Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta funcional en presencia de una presa IG**

<b>Respuesta funcional en presencia de una presa IG</b>		
<b>Conocimiento previo</b>	<b>Aportaciones del estudio</b>	<b>Referencia</b>
<p><i>Geocoris punctipes</i> consume ninfas parasitadas por el parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i>, esto cuando no existía otro tipo de presa ya que al estar presentes las ninfas no parasitadas de la mosca blanca <i>Trialeurodes vaporariorum</i>, prefería estas últimas.</p>	<p>Esto se apega a lo observado en nuestros experimentos, donde efectivamente se observa que si existe depredación IG.</p>	<p>Velasco-Hernández M. C., Ramirez-Romero R., Cicero L., Michel-Rios C., Desneux N., 2013, Intraguild Predation on the Whitefly Parasitoid <i>Eretmocerus eremicus</i> by the Generalist Predator <i>Geocoris punctipes</i>: A Behavioral Approach, Plos One, 8: 1-9.</p>
<p>Evaluación del potencial que presentaba el depredador <i>G. punctipes</i> sobre adultos de la mosquita blanca <i>Bemisia tabaci</i>, en condiciones de laboratorio. Después de 24 horas presento una respuesta funcional de tipo II</p>	<p>El presente estudio no coincide en cuanto al tipo de respuesta funcional presentada por el depredador ya que en nuestras observaciones presenta una respuesta tipo III en el consumo de presa IG; pero se puede entender que esta chinche no solo es un potencial control de la mosca blanca <i>B. tabaci</i> sino también de la mosca blanca del invernadero <i>T. vaporariorum</i> de la cual se alimenta.</p>	<p>Cohen A.C., Byrne D.N., 1992, <i>Geocoris punctipes</i> as a Predator of <i>Bemisia tabaci</i>: a Laboratory Evaluation, Entomologia Experimentalis et Applicata, 64: 195-202.</p>
<p>Evaluación de la respuesta funcional de <i>G. punctipes</i> a diferentes densidades de huevos del gusano <i>Helicoverpa zea</i>. Después de 24 horas de consumo su respuesta funcional es de</p>	<p>Los resultados de este estudio muestran que independientemente de los diferentes estadios de la presa, el depredador presentan una respuesta del tipo II; sin embargo esto no</p>	<p>Parajulee M. N., Shrestha R. B., Leser J. F., Wester D. B., Blanco C. A., 2006, Evaluation of the Functional Response of Selected Arthropod Predators</p>

<p>tipo II</p>	<p>coincide con nuestro estudio ya que <i>G. punctipes</i> presentó, después de 24 horas de consumo, una respuesta del tipo III, mostrando que su consumo no es acelerado y que no eliminara en su totalidad a las presas.</p>	<p>on Bollworm Eggs in the Laboratory and Effect of Temperature on Their Predation Efficiency, Environmental Entomology, 35: 379-386.</p>
<p>Los tipos de respuesta funcional estaban divididos para diferentes tipos de depredadores, la respuesta Tipo I menciona que es común en herbívoros, ante una alta disponibilidad de alimento su consumo aumenta linealmente, las respuestas Tipo II eran nombradas para los invertebrados y las respuestas Tipo III para los vertebrados.</p>	<p>El tipo de respuesta que presenta <i>G. punctipes</i> no coincide, con la propuesta por Begon, ya que es de Tipo III después de 6 y 24 horas de consumo, sin embargo transcurridas 48 horas la depredación aumenta hasta el punto en que consumen todas las presas disponibles y de esta manera su respuesta funcional cambia a una del Tipo I.</p>	<p>Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., 1999, Ecología Individuos, Poblaciones y Comunidades, Ediciones Omega, Barcelona.</p>

**Tabla 2. Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta funcional en presencia de una presa adicional**

<b>Respuesta funcional en presencia de una PA</b>		
<b>Conocimiento previo</b>	<b>Aportaciones del estudio</b>	<b>Referencia</b>
En un estudio realizado, además de observar la depredación IG se encontró que al existir ninfas parasitadas (presa IG) y ninfas no parasitadas, el depredador prefería estas últimas, por lo que no consumía totalmente a la avispa.	En nuestras observaciones encontramos que cuando estaba presente la PA existe preferencia sobre la presa IG, de esta manera el parasitoide no se veía eliminado.	Velasco-Hernández M. C., Ramirez-Romero R., Cicero L., Michel-Rios C., Desneux N., 2013, Intraguild Predation on the Whitefly Parasitoid <i>Eretmocerus eremicus</i> by the Generalist Predator <i>Geocoris punctipes</i> : A Behavioral Approach, Plos One, 8: 1-9.
Estudio que buscaba comprobar si la presencia de varias especies presa causaba una distracción en los depredadores generalistas. Para este estudio se incluyó al depredador <i>Geocoris</i> spp. Como resultado se encontró que <i>Geocoris</i> spp en presencia de otra presa provocaba un descenso en el consumo de la presa principal.	En nuestro estudio encontramos que las presas adicionales provocan una distracción para el depredador y no consume en su totalidad a la presa IG.	Koss A.M., Chang G.C., Snyder W.E., 2004, Predation of Green Peach Aphid by Generalist Predator in the Presence of Alternative, Colorado Potato Beetle Egg Prey, Biological Control, 31: 237-244.
La alta disponibilidad de una segunda presa aumenta el tiempo de manipulación total, disminuyendo el tiempo del que se disponía para la primera presa e incluso los depredadores pueden llegar a eliminarla	En el caso de los tratamientos con altas densidades de presa adicional, el depredador prefería el consumo de esta y no de la presa IG. Debido a que la presa adicional es móvil la inversión de tiempo	Ostman O., 2002, Landscape and Farm Management Influence Generalist Predators, Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences,

de su dieta	para su manipulación es mayor que en el caso de las ninfas.	Uppsala.
Las teorías acerca de las dinámicas entre la depredación intragremial y las presas alternativas, señalan que la presencia de una presa adicional o un recurso alternativo hace que sea más difícil la exclusión de la presa IG del ecosistema, entre mayor sea la disponibilidad del recurso adicional la depredación IG se verá disminuida.	El presente estudio coincide con este planteamiento teórico ya que la presencia de las presas adicionales, interfirió en la depredación de las ninfas, aunque después de 48 horas el consumo fue casi total y se noto una marcada preferencia por los pulgones.	Holt R. D., Huxel G. R., 2007, Alternative Prey and the Dynamics of Intraguild Predation: Theoretical Perspective, Ecological Society of America, 88:2706-2712.
La depredación por el hemíptero <i>Orius insidiosus</i> , el cual tiende a diversificar su dieta para mejorar su papel como controlador biológico y llega a consumir presas que no son su objetivo para mantenerse mientras aparecen otras.	Las respuestas funcionales coincidían cuando existía la presencia de una presa adicional cuando las presas objetivo no estaban presentes. En donde se tenían las más altas densidades de presas alternativas, se encontró una diferencia significativa, es decir, el consumo de la presa IG se ve disminuido y por lo tanto la presencia de la avispa no se ve afectada. Esta variabilidad en la respuesta funcional de acuerdo con la disponibilidad de la presa preferida tiene importantes implicaciones ecológicas ya que contribuye a hacer más amplio el nicho trófico de las especies y así lograr una	Harwood J. D., Desneux N., Yoo H. Y. S., Rowley D. L., Greenstone M. H., Obrycki J. J., O'Neil R. J., 2007, Tracking the Role of Alternative Prey in Soybean Aphid Predation by <i>Orius insidiosus</i> : A Molecular Approach, Molecular Ecology, 16: 4390-4400.

	mayor capacidad de adaptación cuando las condiciones son óptimas.	
Se observó la respuesta funcional del depredador <i>Eriopis connexa</i> con diferentes tipos de presa, donde se encontró que su respuesta funcional variaba dependiendo del tipo de presa ofrecida cambiando de tipo III a tipo II; además su ataque aumentaba a medida que se incrementaba el número de presas disponibles, lo cual indicaba que el depredador presentaba un proceso de aprendizaje, es decir se vuelven más eficientes en su estrategia de búsqueda Sin embargo, a bajas densidades presentaba dificultades para atrapar a sus presas, esto debido a que eran difíciles de localizar.	Esto coincide con los resultados que se obtuvieron en las observaciones sobre <i>G. punctipes</i> , ya que al existir una mayor disponibilidad de presas, se volvía más eficiente, sin embargo la depredación se enfocaba mas en las PA, de esta manera la presa IG no se veía eliminada por completo.	Almeida S. R., Pallini A., Venzon M., Fonseca de Souza O. F., Molina-Rugama A. J., Lima de Oliveira C., 2007, Functional Response of the Predator <i>Eriopis connexa</i> (Coleoptera: Coccinellidae) to Different Prey Types, Brazilian Archives of Biology and Technology, 50: 121-126.

**Tabla 3. Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta numérica en presencia de una presa IG**

<b>Respuesta numérica en presencia de una presa IG</b>		
<b>Conocimiento previo</b>	<b>Aportaciones del estudio</b>	<b>Referencia</b>
Se realizó un experimento con el objetivo de examinar la respuesta funcional y numérica de las hembras adultas de <i>Macrolophus caliginosus</i> Wagner (Heteroptera: Miridae) a diferentes densidades de huevos de la mosca blanca <i>Trialeurodes vaporariorum</i> Westwood (Hemiptera: Aleyrodiade) en discos de hoja de tabaco. La respuesta numérica de <i>M. caliginosus</i> se relacionó positivamente con la densidad de presas, con más ovocitos por hembra, una fecundidad más alta por edad y una mayor tasa intrínseca de incremento en la densidad de consumo de presas.	Las presas no móviles atraen a los depredadores y en el caso de <i>G. punctipes</i> este se ve atraído por las ninfas que estaban parasitadas con avispas; y aunque estas fueron consumidas no fueron eliminadas en su totalidad, en cuanto a la producción de huevos variaba dependiendo de las diferentes densidades, cuando eran muy bajas o muy altas la producción aumentaba, mientras que a medianas densidades los huevos eran pocos.	Salem H. A. J., 2006, Functional and Numerical Responses of the Predator Bug <i>Macrolophus caliginosus</i> Wagner Fed on Different Densities of Eggs of the Greenhouses Whitefly, <i>Trialeurodes vaporariorum</i> (Westwood), Journal of Biological Research 6: 1-8.
La respuesta numérica puede ser de dos tipos uno que refiere a la supervivencia de los depredadores y el otro a la reproducción. En la respuesta de supervivencia el número de presas consumidas se verá reducido, así como el número de adultos depredadores, en el caso de la reproducción lo único que	En el presente estudio, las diferentes densidades ofrecidas a los depredadores pudieron influir en el tipo de respuesta numérica observada por el depredador, ya que a bajas densidades la producción de huevos disminuyó, y de manera contraria a densidades alta la cantidad de huevos aumentaba conforme transcurría el	Crawley M. J., 1975, The Numerical Responses of Insect Predators to Changes in Prey Density, Journal of Animal Ecology, 44: 877-892

puede reducirse es el número de huevos.	tiempo de observación.	
---	------------------------	--

**Tabla 4. Comparación de estudios previos sobre tipos de respuesta numérica en presencia de una presa adicional**

<b>Respuesta numérica en presencia de una PA</b>		
<b>Conocimiento previo</b>	<b>Aportaciones del estudio</b>	<b>Referencia</b>
Existen varias explicaciones para la correlación positiva entre la abundancia de presas y depredadores generalistas en el campo: i) Los depredadores se agregan donde existen altas densidades de presas ii) Los depredadores presentan altas tasas de reproducción con el aumento de las densidades de presas iii) La abundancia de los depredadores y las presas podrían verse afectadas por factores ambientales no controlados del sitio donde coexisten. Al realizarse las observaciones en el laboratorio y controlar todas las variables, se elimina este último factor el cual corresponde a condiciones naturales de campo.	En el presente estudio los depredadores se concentraron donde existían mayores densidades de las presas, en este caso ocurrió que los pulgones fueron los que más llamaron su atención ya que fueron más consumidos y la producción de huevos aumentó conforme la disponibilidad de los alimentos.	Ostman O., 2002, Landscape and Farm Management Influence Generalist Predators, Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
Se realizó un análisis para conocer la respuesta numérica y funcional de dos depredadores en diferentes densidades de dos tipos de	Una mayor disponibilidad de alimentos para los depredadores puede traducirse en una alta producción de huevos, como	Lester P. J., Harmsen R., 2002, Functional and Numerical Responses do Not Always Indicate the Most

<p>presas, con esto buscaban conocer si la presencia de una presa adicional influenciaba de alguna manera en las respuestas. Para uno de los depredadores la presa adicional significo una tasa de oviposicion mayor que cuando solo había una presa. El otro depredador no vio afectada de ninguna manera la oviposición independientemente de si se encontraba una o las dos presas.</p>	<p>lo demuestra el estudio anterior así como lo observado en el presente estudio, la presas adicionales brindan la oportunidad de saciar su hambre y de tener disponibilidad de alimento adicional para una próxima búsqueda.</p>	<p>Effective Predator for Biological Control: an Analysis of Two Predators in a Two-Prey System, Journal of Applied Ecology, 39: 455-468.</p>
--	---	---



## 8. Conclusiones

- La respuesta funcional de un depredador es de tipo III en presencia de una presa IG , el tipo de respuesta funcional se verá influenciada por el tiempo, después de 48 horas está cambia a una RF de tipo I
- La presencia de una presa alternativa en altas densidades modifican el tipo de respuesta funcional. Esto puede llegar a reducir la depredación de la presa IG (NMB-P)
- La respuesta numérica del depredador cuando no hay PA varía dependiendo de las diferentes densidades de presa IG (NMB-P) disponibles.
- La respuesta numérica del depredador se modifica cuando hay presencia de PA, deja de ser variable a ser no variable.

## 9. Literatura citada

- Almeida S. R., Pallini A., Venzon M., Fonseca de Souza O. F., Molina-Rugama A. J., Lima de Oliveira C., 2007, Functional Response of the Predator *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) to Different Prey Types, Brazilian Archives of Biology and Technology, 50: 121-126.
- Amarasekare P., 2007, Spatial Dynamics of Communities with Intraguild Predation: The Role of Dispersal Strategies, The American Naturalist, 170: 819-831.
- Angulo C. R., 2006, Lulo: El Cultivo, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia.
- Ardeh M. J., 2004, Whitefly Control Potential of *Eretmocerus* Parasitoids with Different Reproductive modes, PhD Thesis, 106 pp.
- Asplen K. M., Bellamy E. D., Byrne N. D., 2001, Eggs of *Eretmocerus eremicus*, a Whitefly Parasitoid, Vegetable Report Series, 127: 11-13.
- Bayliss P., Choquenot D., 2002, The Numerical Response: Rate of Increase and Food Limitation in Herbivores and Predators, The Royal Society, 357: 1233-1248.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., 1999, Ecología Individuos, Poblaciones y Comunidades, Ediciones Omega, Barcelona.
- Blancard D., Laterrot H., Marchaux G., Candresse T., 2009, Enfermedades del Tomate, Ed. Quae, Mundi-Prensa, España.
- Borer E. T., Briggs C. J., Holt R. D., 2007, Predators, Parasitoids, and Pathogens: A Cross-Cutting Examination of Intraguild Predation Theory, The Ecological Society of America, Ecology, 88: 2681-2688
- Brown J. K., Bird J., 1992. Whitefly-Transmitted Geminiviruses and Associated Disorders en the Americas and Caribbean Basin, Plant Disease, 76: 220-225.
- Byrne D. N., Bellows T. S., 1991, Whitefly Biology, Annual Review of Entomology, 36: 431-457.
- Castellanos J. Z. (Editor), 2009, Manual de Producción de Tomate en Invernadero, Intagri, México.

- Champlain R. A., Lance L., 1967, Life History of *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae) in the Laboratory, *Annals of Entomological Society of America*, 60: 881-883.
- Cheke R. A., 1974, Experiments on the Effect of Host Spatial Distribution on the Numerical Response of Parasitoids, *Journal of Animal Ecology*, 43: 107-113.
- Cohen A. C., 1985, Simple Method for Rearing the Insect Predators *Geocoris punctipes* (Heteroptera: Lygaeidae) on a Meat Diet, *Journal of Economical Entomology*, 78: 1173-1175
- Cohen A.C., Byrne D.N., 1992, *Geocoris punctipes* as a Predator of *Bemisia tabaci*: a Laboratory Evaluation, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64: 195-202.
- Crawley M. J., 1975, The Numerical Responses of Insect Predators to Changes in Prey Density, *Journal of Animal Ecology*, 44: 877-892.
- Florida Department of Agriculture and Consumer Services Division of Plant Industry, 1972, Key to the Species of Big eyed Bugs, *Geocoris* spp., in Florida. Hemiptera: Lygaeidae, Entomology Circular no. 121.
- Greenberg S. M., Jones W. A., Liu T. X., 2002, Interactions Among Two Species of *Eretmocerus* (Hymenoptera: Aphelinidae), Two Species of Whitefly (Homoptera: Aleyrodidae), and Tomato, *Environmental Entomology*, 31: 397-402.
- Gould J., Hoelmer K., Goolsby J., 2008, Classical Biological Control of *Bemisia tabaci* in the United States, Springer Science, 569 pp.
- Harwood J. D., Desneux N., Yoo H. Y. S., Rowley D. L., Greenstone M. H., Obrycki J. J., O'Neil R. J., 2007, Tracking the Role of Alternative Prey in Soybean Aphid Predation by *Orius insidiosus*: A Molecular Approach, *Molecular Ecology*, 16: 4390-4400.
- Hilje L. (editor), 1996, Metodologías para el Estudio y Manejo de Moscas Blancas y Geminivirus, Serie Materiales de Enseñanza, Costa Rica.
- Holling C. S., 1959, The Components of Predation as Revealed by a Study of Small Mammal Predation of the European Pine Sawfly, *The Canadian Entomologist*, 91: 293- 320.

- Holling C.S., 1959a, Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91: 385–398.
- Holt R. D., Polis G. A., 1997, A Theoretical Framework for Intraguild Predation, *The American naturalist*, 149: 745-764.
- Holt R. D., Huxel G. R., 2007, Alternative Prey and the Dynamics of Intraguild Predation: Theoretical Perspective, *Ecological Society of America*, 88:2706-2712.
- Jacas J., Caballero P., Avila J. (editores), 2005, *El Control Biológico de Plagas y Enfermedades*, Publicacions de la Universitat Jaume I, España.
- Jervis M. A., 2007, *Insects as Natural Enemies: a Practical Perspective*, Springer, Holanda.
- Kjellander P., Nordstrom J., 2003, Cyclic Voles, Prey Switching in Red Fox, and Roe Deer Dynamics a Test of the Alternative Prey Hypothesis, *Oikos*, 101: 338-344.
- Koss A.M., Chang G.C., Snyder W.E., 2004, Predation of Green Peach Aphid by Generalist Predator in the Presence of Alternative, Colorado Potato Beetle Egg Prey, *Biological Control*, 31: 237-244.
- Landa z., Osborne L. S., Eyal J., 1994, Estándar in Vivo Bioassay to Assess Entomogenous Fungi on Whiteflies, *Zemedelska Faculta Ceska Budejovice Fytotechnicka Rada*, 11: 3-11.
- Lester P. J., Harmsen R., 2002, Functional and Numerical Responses do Not Always Indicate the Most Effective Predator for Biological Control: an Analysis of Two Predators in a Two-Prey System, *Journal of Applied Ecology*, 39: 455-468.
- Martínez D. R., Rau J. R., Jaksic F. M., 1993, Respuesta Numérica y Selectividad Dietaria de Zorros (*Pseudalopex* spp.) Ante una Reducción de sus Presas en el Norte de Chile, *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 195-202.
- Meisner M., Harmon J. P., Harvey C. T., Ives A. R., 2010, Intraguild Predation on the Parasitoid *Aphidius ervi* by the Generalist Predator *Harmonia axyridis*: the Threat and its Avoidance, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 138: 193-201.
- Moreno R. F., 2011, *Control Biológico de Moscas Blancas en Cultivo de Tomate: Interacciones entre sus Enemigos Naturales*, Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, Barcelona.

- Naranjo S. E., 1987, Observation on *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae) Oviposition Site Preference, *Scientific Notes, Florida Entomologist*, 70: 173-175.
- Nicholls E. C. I., 2008, *Control Biológico de Insectos*, Editoria Universidad de Antioquia, Colombia.
- Norrdahl K., Korpimaki E., 2000, Do Predators Limit the Abundance of Alternative Prey? Experiments With Vole-Eating Avian and Mammalian Predators, *Oikos* 91: 528-540.
- Nuez F. (Coordinador), 2001, *El cultivo del Tomate*, Editorial Mundi Prensa, España.
- Ostman O., 2002, *Landscape and Farm Management Influence Generalist Predators*, Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Parajulee M. N., Shrestha R. B., Leser J. F., Wester D. B., Blanco C. A., 2006, Evaluation of the Functional Response of Selected Arthropod Predators on Bollworm Eggs in the Laboratory and Effect of Temperature on Their Predation Efficiency, *Environmental Entomology*, 35: 379-386.
- Pendleton N. D., 2002, *Development and Impact of Geocoris punctipes (Say) (Hemiptera: Lygaeidae) on Selected Pests of Greenhouse Ornamentals*, Thesis Master of Science, University of Tennessee, Knoxville.
- Pinheiro J.C., Bates D.M., 2000 "Mixed-Effects Models in S and S-PLUS", Springer.
- Polis G. A., Myers C. A., Holt R. D., 1989, The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors that Eat Each Other, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 297-330.
- Polis G. A., Sears A. L. W., Huxel G. R., Strong D. R., Maron J., 2000, When is a Trophic Cascade a Trophic Cascade, *Trend in Ecology & Evolution*, 43: 473-475.
- Posos P. P., Fregoso E. F., 2004, *Mosquita Blanca: Biología, Hábitos y Control*, Departamento de Producción Agrícola, CUCBA, Universidad de Guadalajara, México.
- Ramírez V. J., 1996, *Manejo Integrado de la Mosca Blanca de la Hoja Plateada*, Universidad Autónoma de Sinaloa, Facultad de Agronomía, México.

- Rodríguez del Bosque, L. A., Arredondo-Bernal H. C., (editores), 2007, Teoría y Aplicación del Control Biológico. Sociedad Mexicana de Control Biológico, México.
- Rose M., Zolnerowich G., 1997, *Eretmocerus haldeman* (Hymenoptera: Aphelinidae) in the United States with Descriptions of New Species Attacking *Bemisia (tabaci complex)* (Homoptera: Aleyrodidae), Proceedings of the Entomological Society of Washington, 99: 1-27.
- Salem H. A. J., 2006, Functional and Numerical Responses of the Predator Bug *Macrolophys caliginosus* Wagner Fed on Different Densities of Eggs of the Greenhouses Whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), Journal of Biological Research 6: 1-8.
- Saunders J. L. (coordinador), 1990, Guía para el Manejo Integrado de Plagas del Cultivo de Tomate, CATIE, Costa Rica.
- Saunders J. L., Coto D. T., King A. B. S., 1998, Plagas Onvertebradas de Cultivos Anuales Alimenticios en America Central,
- Schaefer C. W., Panizzi A. R. (editores), 2000, Heteroptera of Economic Importance, CRC Press, United State of America
- Stansly P. A., Naranjo S. E., 2010, *Bemisia*: Bionomics and Management of Global Pest, Springer, USA, 533 pp.
- Snyder W. E., Ives A. R., 2001, Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid, Ecology, 82: 705-716.
- Soler R., Van Lenteren J. C., 2004, Reproduction and Development of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) on *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae), Life History Studies and Behavioral Ecology, 15: 111-117.
- Solomon M. E., 1949, The natural Control of Animal Populations, Journal of Animal Ecology, 18: 1-35.
- Tillman P. G., Mullinix B. G., 2003, Effect of Prey Species on Plant Feeding Behavior by the Big-Eyed Bug, *Geocoris punctipes* (Say) (Heteroptera: Geocoridae), on Cotton, Environmental Entomology, 32: 1399-1403.
- Van Der Blom J., 2002, La Introducción Artificial de la Fauna Auxiliar en Cultivos Agrícolas, Boletín de Sanidad Vegetal, 28: 107-118

- Van Driesche R. G., Hoddle M. S., Center T. D., 2007, Control de Plagas y Malezas por Enemigos Naturales, USDA Forest Service Forest Health Technology Enterprise Team
- Velasco H. E., Nieto Á. R., 2006, Cultivo del Jitomate en Hidroponía e Invernaderos, México.
- Velasco-Hernández M. C., Ramirez-Romero R., Cicero L., Michel-Rios C., Desneux N., 2013, Intraguild Predation on the Whitefly Parasitoid *Eretmocerus eremicus* by the Generalist Predator *Geocoris punctipes*: A Behavioral Approach, Plos One, 8: 1-9.
- Warnes. G. R., 2013, Gmodels: Various R Programming Tools for Model Fitting, R Package Version
- Wintermantel AM. 2004. Emergence of Greenhouse Whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) Transmitted Criniviruses as Threats to Vegetable and Fruit Production in North America. APSnet Feature: 1-13.

## 10. Apéndice

**Apéndice A. Resultados estadísticos correspondientes (modelos logísticos no lineales) a las comparaciones múltiples de las RFs obtenidas en los diferentes bioensayos (P0=Bioensayo sin PA; P5=Bioensayo con 5 PA; P25=Bioensayo con 25 PA y P80=Bioensayo con 80 PA).**

**\*indica diferencias significativas ( $P > 0.05$ ).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de $X^2$	GL	$\Pr(> X^2 )$
P0-P5	0.19	0.11	2.79	1	0.095
P0-P25	0.24	0.11	4.54	1	0.031*
P0-P80	0.90	0.13	48.17	1	< 0.001*
P5-P25	0.05	0.12	0.21	1	0.644
P5-P80	0.71	0.13	29.08	1	< 0.001*
P25-P80	0.66	0.13	24.57	1	< 0.001*



**Apéndice B. Resultados estadísticos correspondientes (Pruebas) a las comparaciones múltiples de las RFs obtenidas en los diferentes bioensayos (P0=Bioensayo sin PA; P5=Bioensayo con 5 PA; P25=Bioensayo con 25 PA y P80=Bioensayo con 80 PA).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de X <sup>2</sup>	GL	Pr(> X <sup>2</sup>  )
P0-P5	0.18	0.09	3.86	1	0.04*
P0-P25	0.19	0.09	4.59	1	0.03*
P0-P80	0.86	0.09	84.70	1	0.00*
P5-P25	0.02	0.09	0.03	1	0.86
P5-P80	0.68	0.09	53.46	1	< 0.001*
P25-P80	0.67	0.09	50.94	1	< 0.001*

**Apéndice C. Resultados estadísticos correspondientes (Pruebas) a las comparaciones múltiples de las RFs obtenidas en los diferentes bioensayos (P0=Bioensayo sin PA; P5=Bioensayo con 5 PA; P25=Bioensayo con 25 PA y P80=Bioensayo con 80 PA).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de X <sup>2</sup>	GL	Pr(> X <sup>2</sup>  )
P0-P5	0.39	0.12	11.10	1	0.0008*
P0-P25	0.35	0.12	9.04	1	0.002*
P0-P80	1.22	0.11	125.29	1	0.00*
P5-P25	-0.04	0.11	0.11	1	0.74
P5-P80	0.83	0.10	67.48	1	<0.001*
P25-P80	0.87	0.10	72.61	1	0.00*

**Apéndice D. Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo I (i.e. PA ausente).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de t	GL	Pr(> t )
5 vs 10	0.81	0.21	3.86	200	0.0001*
5 vs 25	0.62	0.22	2.82	200	0.005*
5 vs 50	0.08	0.26	0.30	200	0.76
5 vs 80	-1.11	0.47	-2.36	200	0.019*
10 vs 25	-0.19	0.15	-1.27	200	0.20
10 vs 50	-0.74	0.20	-3.65	200	0.0003*
10 vs 80	-1.92	0.44	-4.33	200	0.00002*
25 vs 50	-0.54	0.21	-2.58	200	0.01*
25 vs 80	-1.73	0.44	-3.86	200	0.0001
50 vs 80	-1.189	0.47	-2.54	200	0.01

**Apéndice E. Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo II (i.e. PA a baja densidad).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de t	GL	Pr(> t )
5 vs 10 PA5	0.05	0.39	0.13	815	0.89
5 vs 25 PA5	0.44	0.37	1.20	815	0.23
5 vs 50 PA5	-0.07	0.40	-0.18	815	0.86
5 vs 80 PA5	0.32	0.37	0.85	815	0.39
10 vs 25 PA5	0.39	0.36	1.07	815	0.28
10 vs 50 PA5	-0.12	0.40	-0.31	815	0.76
10 vs 80 PA5	0.27	0.37	0.72	815	0.47
25 vs 50 PA5	-0.51	0.37	-1.37	815	0.17
25 vs 80 PA5	-0.12	0.34	-0.35	815	0.72
50 vs 80 PA5	0.39	0.38	1.03	815	0.30

**Apéndice F. Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo III (i.e. PA a mediana densidad).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de t	GL	Pr(> t )
5 vs 10 PA25	-0.35	0.65	-0.54	815	-0.59
5 vs 25 PA25	0.09	0.59	0.16	815	0.88
5 vs 50 PA25	0.09	0.59	0.16	815	0.88
5 vs 80 PA25	0.29	0.57	0.51	815	0.61
10 vs 25 PA25	0.45	0.64	0.70	815	0.49
10 vs 50 PA25	0.45	0.64	0.70	815	0.49
10 vs 80 PA25	0.65	0.62	1.04	815	0.30
25 vs 50 PA25	0.14	0.60	0.24	815	0.81
25 vs 80 PA25	0.34	0.58	0.59	815	0.56
50 vs 80 PA25	0.20	0.56	0.36	815	0.72

**Apéndice G. Comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos del bioensayo IV (i.e. PA a alta densidad).**

Comparación	Estimado	Error Estándar	Valor de t	GL	Pr(> t )
5 vs 10 PA80	1.15	0.94	1.21	815	0.23
5 vs 25 PA80	1.70	0.90	1.90	815	0.06
5 vs 50 PA80	1.70	0.90	1.90	815	0.06
5 vs 80 PA80	1.70	0.90	1.90	815	0.06
10 vs 25 PA80	0.56	0.66	0.85	815	0.40
10 vs 50 PA80	0.56	0.66	0.85	815	0.40
10 vs 80 PA80	0.56	0.66	0.85	815	0.40
25 vs 50 PA80	0.26	0.61	0.43	815	0.67
25 vs 80 PA80	0.26	0.61	0.43	815	0.67
50 vs 80 PA80	1.92	0.96	2.00	815	0.05