

## Especificidad y denso-dependencia inversa en parasitoides con oviposición fuera del hospedador: el caso de *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) en la Pampa Argentina

Marcela K. Castelo<sup>1</sup> y Angel F. Capurro<sup>2,1</sup>

1. CONICET - Programa de Ecología Matemática, Departamento de Cs. Básicas, Universidad Nacional de Luján. Cruce Rutas 5 y 7, 6700 Luján, Argentina. E-mail: mcastelo@sinectis.com.ar.

2. Departamento de Investigación, Universidad de Belgrano. Zabala y Villanueva, 1426 Buenos Aires, Argentina. E-mail: capurro@ub.edu.ar.

**Resumen.** Estudiamos los fenómenos de especificidad y denso-dependencia, asociados al parasitismo, en un sistema hópseudador parasitoide cuyas hembras parasitoides carecen del habitual comportamiento de búsqueda del hospedador. Para ello tomamos el sistema compuesto por los gusanos blancos del suelo (Coleoptera: Scarabaeidae) y el moscardón cazador de abejas *Mallophora ruficauda* Wiedemann 1828 (Diptera: Asilidae). El estudio se realizó en las inmediaciones de 8 apiarios ubicados en las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos, y durante el mes de Junio de 1997. El moscardón posee un índice de preferencia en la elección de su hospedador de 0.69, indicando que es ligeramente selectivo hacia *Cyclocephala signaticollis* (90% de parasitismo). Fenómenos de denso-dependencia inversa se manifestaron a escala pequeña, al analizar mediante regresión lineal y evaluaciones "Jackknife", las variables abundancia de gusanos en el suelo ( $\ln$ ) y porcentaje de parasitismo ( $\ln$ ), indicando que el parasitoide satura sus posibilidades de parasitar más hospedadores a medida que aumenta la abundancia de los mismos en el suelo. Este fenómeno estaría vinculado a la forma que posee el parasitoide de colocar sus huevos, ya que no ovipone directamente sobre el hospedador 'sino sobre vegetación elevada, valiéndose del viento para la dispersión de sus larvas. El encuentro hospedador parasitoide estaría ligado a la coincidencia Osimultánea en el espacio de la distribución de los hospedadores y de las larvas parasitoides en el suelo.

**Abstract.** We study the specificity and density dependence phenomena associated to the parasitism, in a host parasitoid system whose females do not have common host search behavior. We studied the system composed by the soil white worms (Coleoptera: Scarabaeidae) and the bee hunter robber fly *Mallophora ruficauda* Wiedemann 1828 (Diptera: Asilidae). The study was conducted in the nearness of eight apiaries located in the provinces of Buenos Aires and Entre Ríos, during the month of June of 1997. The robber fly possesses a 0.69 preference index in the election of his host, indicating that it is lightly selective toward *Cyclocephala signaticollis* (90% of parasitism). Phenomena of inverse density dependence were observed when analyzing at small scale the variable abundance of worms in the soil ( $\ln$ ) and percentage of parasitism ( $\ln$ ) using lineal regression and "Jackknife" estimations. This result indicates that the parasitoid saturates their possibilities to parasitize more hosts as the abundance of the latter increases in the soil. This phenomenon could be linked to the particular egg laying characteristics of the parasitoid. Eggs are not lay directly on the host, but on high vegetation taking advantage of the wind for the dispersion of its larvae. The host-parasitoid encounter could be bound to the simultaneous coincidence in the space of the distribution of the hosts and the larvae parasitoids in the soil.

## Introducción

En las últimas décadas el estudio de la interacción hospedador-parasitoide ocupa un lugar relevante en el desarrollo teórico de la ecología. Particularmente, se ha estudiado la dinámica poblacional en relación con fenómenos densodependientes y heterogeneidad espacial, debido a que estos fenómenos modifican la dinámica de las poblaciones involucradas (Murdoch et al. 1984, 1985, Bernstein 1987, Hassell y May 1988, Walde y Murdoch 1988, Liljeström y Bernstein 1990, Murdoch y Briggs 1996, Hawkins et al. 1997). La denso-dependencia sería responsable de estabilizar los sistemas hospedador-parasitoide (Murdoch y Stewart-Oaten 1989, Godfray y Pacala 1992, Murdoch et al. 1992), y puede presentarse de dos maneras: en forma inversa y en forma directa. La denso-dependencia inversa puede aparecer cuando la tasa de parasitismo por parasitoide disminuye a medida que aumenta la abundancia de hospedadores. La denso-dependencia directa se manifiesta cuando los parasitoides tienen la capacidad de responder a diferencias en la densidad de hospedadores entre parches, produciéndose una mayor agregación de parasitoides a altas densidades de hospedadores, con un subsecuente aumento en la tasa de parasitismo (Heads y Lawton 1983, Walde y Murdoch 1988).

En los sistemas hospedador-parasitoide, la elección de la escala espacial de estudio juega un papel fundamental para hallar denso-dependencia, y el análisis a diferentes escalas puede poner en evidencia diferentes fenómenos o tipos de denso-dependencia (Heads y Lawton 1983, Stiling 1987, Walde y Murdoch 1988, Bernstein et al. 1991, De Roos et al. 1991, Hassell et al. 1991). A escalas espaciales grandes, la denso-dependencia directa es más frecuentemente encontrada que la denso-dependencia inversa, debido a que los parasitoides son más sensibles a reconocer diferentes densidades de hospedadores a las escalas mayores (Walde y Murdoch 1988). A escalas pequeñas, las decisiones individuales que toman los parasitoides al momento de buscar a los hospedadores producen frecuentemente patrones de denso-dependencia inversa ligados a la estructura fragmentada del hábitat (Bernstein et al. 1991).

Otro aspecto importante en el análisis de los sistemas hospedador-parasitoide es conocer si el parasitoide es generalista o especialista en la selección del hospedador, dado que es un atributo generador de denso-dependencia y estabilidad (Huffaker y Messenger 1976). La especificidad del parasitoide puede generar distintos tipos de respuestas funcionales dependiendo de cómo el parasitoide manipula a su hospedador en función de su densidad. La especificidad tiene gran influencia sobre la tasa de encuentro entre los individuos, y por ello en el porcentaje de parasitismo, dado que se puede generar una respuesta funcional de tipo 3 cuando el parasitoide tiene la posibilidad de cambiar de hospedador. Esta respuesta puede surgir cuando un aumento de la densidad de hospedadores conduce a un incremento de la eficiencia de búsqueda del parasitoide o a una disminución en el tiempo de manipulación. Ambos factores conducen a aumento de la tasa de parasitismo (Begon et al. 1995a).

El estudio de la denso-dependencia en sistemas hospedador-parasitoide se ha centrado en grupos taxonómicos en los cuales las hembras colocan sus huevos directamente sobre sus hospedadores mediante el empleo de un ovipositor adaptado para tal propósito y utilizando una gran parte de su tiempo en buscar, encontrar y manipular a la víctima (Godfray 1994, Begon et al. 1995b). Pero existe un grupo reducido de parasitoides que colocan sus huevos fuera del hospedador, utilizando tres principales tipos de estrategia para infectar a su hospedador: 1) el hospedador puede comer los huevos del parasitoide (p.e. moscas Tachinidae y avispas Trigonalidae), 2) la larva del parasitoide puede buscar activamente hospedadores adecuados (p.e. avispas Perilampidae y Eucharitidae, muchos Dípteros y Coleópteros y unos pocos Lepidópteros y Neurópteros), o 3) la larva parasitoide puede ser transportada foréticamente hasta el hospedador (p.e. avispas Eucharitidae, escarabajos Meloidae y Rhipiphoridae) (Godfray 1994). El grupo de los Asílidos, en especial el género *Mallophora* presenta un cuarto tipo de estrategia: sus huevos son colocados lejos del hospedador sobre vegetación elevada y sus larvas son dispersadas por el viento. La larva parecería no poseer un comportamiento activo de búsqueda y su hospedador vive enterrado en el suelo, siendo inalcanzable para la hembra parasitoide.

A partir de lo expuesto en los párrafos precedentes nos preguntamos: 1) Si los fenómenos de denso-dependencia inversa observados en la mayoría de las especies de insectos parasitoides se manifiestan en este sistema, ya que en general están asociados al comportamiento de búsqueda de las hembras, y éste no está presente en los Asílidos y en particular en *Mallophora ruficauda*, 2) Si los efectos de escala espacial sobre la denso-dependencia encontrados en otras poblaciones de insectos se encuentran presentes en este sistema, dado que *M. ruficauda* carece de los mecanismos típicos de encuentro, y 3) Si desaparecerá la especificidad dado el tipo particular de dispersión que poseen las larvas, ya que las mismas deben encontrar un hospedador *en* las inmediaciones del suelo hasta donde han sido dispersadas, o de lo contrario morirán. Es decir, se espera que el parasitoide posea una estrategia generalista en cuanto a la selección de su hospedador, aunque existen observaciones de que *M. ruficauda* posee cierta preferencia sobre algunas especies de gusano blanco, en especial *Cyclocephala signaticollis* pero esta especificidad no ha sido aun cuantificada (Remedi de Gavotto 1964, Crouzel 1965, Dennis y Knutson 1988).

Los objetivos de este estudio fueron:

- 1) Identificar las especies de gusano blanco que son parasitadas por la larva de *M. ruficauda*,
- 2) Determinar si existe preferencia por alguna especie en particular (especificidad), y
- 3) Conocer la relación entre la abundancia de los hospedadores y el porcentaje de parasitismo, determinando si en la interacción existen fenómenos densodependientes, y si existieran si están influenciados por la escala espacial.

## Sistema de Estudio

Nuestro sistema de estudio está compuesto por el moscardón cazador de abejas, *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) y los gusanos blancos del suelo (Coleoptera: Scarabaeidae) que son larvas de escarabajos consideradas en el ámbito agropecuario como plaga de los cultivos de cereales, plantas forrajeras y hortalizas (Remedi de Gavotto 1964). *Mallophora ruficauda* es una especie endémica de la región pampeana parasitoide en su etapa larval de los gusanos blancos del suelo y depredadora de abejas en estado adulto. En Argentina, se considera a este díptero como un serio problema económico, debido a que afecta directamente a la explotación apícola en la producción de miel. Indirectamente afecta la producción de semillas oleaginosas como el girasol, ya que el moscardón caza a las abejas en vuelo antes de que éstas lleguen al capítulo floral y contribuyan con el proceso de polinización (PROMEX-SAGyP 1993, Vuegen y Tricco 1993, Tricco y Bertani 1994, Rabinovich y Corley 1997).

*Mallophora ruficauda* es un parasitoide que presenta características muy diferentes a las otras especies de parasitoides. En primer lugar, no posee un ovipositor morfológicamente adaptado para inocular los huevos y entonces los coloca en sitios elevados lejos de su hospedador, tales como vegetación u otros soportes, seleccionando una altura entre 1,25-1,50 metros -en zonas de pastizales pampeanos (Castelo y Capurro, datos no publicados). Allí viven, enterradas en el suelo, las larvas de los escarabajos que son sus hospedadores. En segundo lugar, la larva de *M. ruficauda* parecería no poseer un comportamiento activo de búsqueda del hospedador ni es transportada foréticamente por el hospedador adulto hasta sus huevos. De los huevos de *M. ruficauda* emergen las larvas que son transportadas por el viento desde el sitio de oviposición hasta el suelo donde se entierran, desconociéndose de que manera ocurre el encuentro con sus hospedadores. La selección del hospedador se manifiesta por el hecho de que la larva se aferre o no al gusano blanco una vez que se ha producido el encuentro. Durante el invierno las larvas parasitoides viven a expensas de los gusanos, luego empupan y en verano emergen los adultos de *M. ruficauda* que atacan a las abejas en la temporada de mayor actividad (Copello 1922, 1927, 1942, De Santis 1989, De Santis y Cornejo 1990, Rabinovich y Corley 1997).

## Materiales y Métodos

A pesar de que la mejor forma de estudiar la densidad-dependencia es haciendo experimentos (Murdoch 1970), se utilizaron en el estudio los datos de densidad de campo debido a los problemas que implica el mantenimiento en el laboratorio de los gusanos blancos, y más aún cuando se encuentran parasitados. Hemos tratado de mantener poblaciones invernales de dichos gusanos en el laboratorio, pero la mortalidad de los mismos a causa de microorganismos ha sido mucho mayor al 50 %, frustrando nuestros experimentos. Además, las larvas de *M. ruficauda* son dispersadas en condiciones naturales cuando los gusanos blancos se encuentran en el primer estadio larvario o en estadio de huevo, complicando los intentos de parasitación artificial en el laboratorio, hasta hoy sin éxito.

Para realizar el estudio utilizamos colmenares con problemas de moscardón cazador de abejas en tres zonas de la Pampa argentina; la localidad de Luján (Buenos Aires, 34° 34' S, 59° 06' W), la zona de Pigüé (Buenos Aires, 37° 37' S, 62° 24' W) y la localidad de Victoria (Entre Ríos, 32° 37' S, 60° 10' W) (Figura 1). Los colmenares se encuentran en la región apícola de mayor importancia del país. En todos los casos los apiarios están ubicados en zonas de pastizales muy disturbados por la actividad agrícola-ganadera.

Los muestreos de gusanos blancos fueron realizados en las inmediaciones de colmenares en donde se registró, en el verano anterior, la presencia de adultos de moscardón cazador de abejas. Se trabajó en un total de ocho colmenares durante junio-julio de 1997, uno en la localidad de Luján,



**Figura 1.** Area geográfica donde se realizaron los muestreos. En el mapa se indican las localidades donde se hallan los colmenares estudiados.

**Figure 1.** Sampling geographic area. Apiaries, location is indicated in the map.

cuatro en la localidad de Pigüé, y tres en la localidad de Victoria (Figura 1). En cada colmenar el muestreo se realizó en forma sistemática utilizando grillas. Se tomaron un total de 150 muestras de suelo por cada colmenar distribuidas en tres lotes de diferente manejo agropecuario, uno en la vecindad del colmenar y los dos restantes en zonas más alejadas (200-300 m), siguiendo la metodología utilizada por Guppy y Harcourt (1973). Las grillas fueron colocadas lindando con alambrados. Cada grilla consistió en 50 muestras tomadas cada 2.5 metros en sentido paralelo al alambrado y cada 5 metros en sentido perpendicular al mismo (10 x 5 respectivamente). La unidad muestral tomada a campo consistió en un bloque de tierra de 0.35 m de lado y 0.30 m de profundidad (36 litros y 0.12 m<sup>2</sup> de superficie). De dichas unidades muestrales se extrajeron todas las larvas de coleópteros Scarabaeidae. Las larvas fueron determinadas a nivel de especie en el laboratorio mediante la observación de la disposición de teges del extremo abdominal ventral (raster) utilizando la clave propuesta por Alvarado (1980). Se registraron también el número de larvas parasitoides de *M. ruficauda* por hospedador.

#### *Análisis de especificidad*

Para determinar el grado de especificidad de *M. ruficauda* sobre las distintas especies de gusano blanco, se utilizó un índice de amplitud de nicho denominado Índice de Homogeneidad de Czekanowski. Este índice es considerado uno de los más apropiados para comparar distribuciones de frecuencias entre recursos disponibles y utilizados, ya que estima cómo una población utiliza los recursos en función de su disponibilidad (Feisinger et al. 1981). En este caso relaciona el porcentaje de parasitismo con la abundancia de gusanos blancos en el campo durante la temporada de invierno, reflejando cómo las larvas de *M. ruficauda* utilizan las poblaciones de las distintas especies de hospedadores según su proporción en el ambiente.

La expresión utilizada fue la siguiente:  $PS=1-0.5 \sum | p_i - q_i |$ , donde  $p_i$  es la proporción del recurso de tipo  $i$  entre todos los recursos usados por la población y  $q_i$  es la proporción del recurso de tipo  $i$  en el conjunto de recursos disponibles para la población. El rango de valores de PS va de 1 (la población usa los recursos en proporción a su disponibilidad) a  $q_i$  mínimo (la población se especializa exclusivamente sobre un tipo de recurso escaso y consecuentemente no utiliza el resto). También se realizó un análisis de frecuencias utilizando una Prueba de Independencia, Prueba G, para poner a prueba la hipótesis nula según la cual la distribución de frecuencias depi (proporción de gusanos parasitados de cada especie) es igual a la de  $q_i$  (proporción de gusanos de cada especie encontrados en el campo), y de esta manera detectar la presencia de especificidad. Las frecuencias esperadas fueron calculadas basándose en la hipótesis nula de independencia. No se tuvieron en cuenta en el análisis los individuos que no pudieron ser determinados a nivel de especie.

#### *Análisis de la distribución del hospedador en el suelo*

Para conocer la distribución espacial de los gusanos blancos en el suelo (hospedadores) a escala local, se calcularon los coeficientes de dispersión (CD) a partir de la media y la varianza de los datos de abundancia de las 50 unidades muestrales de cada lote. Luego, suponiendo una distribución binomial negativa, se estimó, a partir de la media y la varianza, el parámetro  $K$  de dicha distribución, conocido como índice de apiñamiento. Posteriormente utilizando este valor de  $K$ , se calcularon los valores esperados y se realizó una evaluación de ajuste (Prueba G) entre las frecuencias esperadas que predice el modelo de disposición espacial binomial negativo y las frecuencias muestrales de los datos de campo (Rabinovich 1980).

#### *Análisis de denso-dependencia*

El análisis se realizó trabajando a tres escalas espaciales: 1) a nivel de colmenar o escala mayor, donde se sumaron los datos de las 150 unidades muestrales, obteniendo un único dato por colmenar (N=8), 2) a nivel de lote o escala intermedia, donde se sumaron los datos de cada una de las 3 grillas originalmente tendidas en cada colmenar (N=24), y 3) a nivel de parcela o escala menor, donde los datos de las 50 muestras de cada grilla se sumaron en pequeñas parcelas según la distancia del alambrado a la cual fue tomada la muestra en cada lote, obteniendo de esta forma 10 parcelas por grilla y 30 por colmenar (N=240).

La tasa de parasitismo por colmenar se calculó como el cociente entre el número de gusanos blancos parasitados y el número total de gusanos encontrados. El porcentaje de parasitismo general para 1997 se calculó teniendo en cuenta el total de gusanos blancos de todos los colmenares.

Para estudiar si el parasitismo es densodependiente, se usó un modelo de regresión lineal, utilizando el logaritmo natural de la abundancia de hospedadores en el hábitat y el logaritmo natural del porcentaje de hospedadores parasitados por *M. ruficauda* (la aplicación de logaritmo natural permitió normalizar las variables). Para realizar el análisis se quitaron los lotes y parcelas con 0% de parasitismo, asumiendo que las larvas parasitoides no llegaron al suelo en esas zonas. Para detectar denso-dependencia, Dennis y Taper (1994) sugieren el uso del método de remuestreo (“resampling”), solucionando el problema del excesivo error de Tipo I cometido por el método de regresión. Nosotros llevamos a cabo el análisis de denso-dependencia utilizando una metodología combinada (Capurro et al. 1997). Primero realizamos la regresión lineal entre las variables mencionadas, y luego controlamos la significación de la regresión como sigue: 1) calculamos las estimaciones “Jackknife” tanto de la pendiente de la regresión como de su varianza; 2) para dicha pendiente construimos el intervalo de confianza del 95% usando la distribución Z (Efron 1982, Caswell 1989); 3) la regresión fue considerada significativa estadísticamente si la pendiente igual a cero no estaba incluida en el intervalo de confianza, confirmado de este modo la existencia de denso-dependencia.

## Resultados

De los ocho colmenares muestreados, en solo cinco de ellos se observaron gusanos blancos parasitados, uno en Luján (colmenar 5), tres en Pigüé (colmenares 1, 2 y 4) y uno en Victoria (colmenar 6). Los colmenares 7 y 8 de Victoria tuvieron valores muy bajos de abundancia de gusanos blancos (3 y 9 individuos en total) mientras que el colmenar 3 de Pigüé presentó valores intermedios (103 individuos en total) pero no presentó parasitismo. Se utilizó la suma de los gusanos hallados en las unidades muestrales como un indicador de la abundancia. Los datos obtenidos de abundancia de gusanos blancos y gusanos blancos parasitados por *M. ruficauda* para los 8 colmenares muestreados se resumen en el Tabla 1. En una gran cantidad de muestras de tierra no se hallaron gusanos blancos (N=708), por lo tanto, los tamaños muestrales se han reducido al efectuar los análisis de parasitismo a las escalas de lotes y parcelas.

### *Análisis de especificidad*

Se detectaron siete especies de gusano blanco en los campos muestreados: *Cyclocephala siguaticollis* (CS), *C. modesta* (CM), *C. putrida* (CP), *Diloboderus abderus* (DA), *Philochloenia bonariensis* (PB), *Heterogeniates bonariensis* (HB) y *Anomala testaceipennis* (AT), de las cuales solo cinco presentaron individuos parasitados (Tabla 2).

El valor obtenido como medida de la amplitud de nicho para las larvas de *M. ruficauda* aplicando el Índice de Homogeneidad de Czekanowski fue de 0.69. Un individuo totalmente generalista tendría un índice de valor próximo a 1, si fuera totalmente específico, es decir si seleccionara a la especie menos abundante debería tener un índice de valor cercano a 0.0050 ( $q_i$  de la especie HB). Por lo tanto el valor 0.69 indicaría que existe ligera especificidad por parte de los parasitoides al elegir su hospedador. Esta interpretación del valor del índice es congruente con el resultado hallado mediante la Prueba G ( $p < 0.05$ ), el cual puede observarse gráficamente en la Tabla 2 donde se evidencia la ligera predilección de *M. ruficauda* por las larvas de *C. signaticollis*, ya que estas aparecen más frecuentemente parasitadas de lo que deberían estar si lo comparamos con la frecuencia de aparición en las muestras.

### *Análisis de la distribución del hospedador en el suelo*

Los gusanos blancos se distribuyeron en forma agregada o contagiosa en el suelo. Los *CD* de todas las especies fueron mayores que 1 en todos los lotes. Además, los valores de *K* fueron en todos los

**Tabla 1.** Datos totales de abundancia de gusanos blancos, gusanos blancos parasitados y porcentaje de parasitismo por colmenar.**Table 1.** Total abundance of white worms, parasitized white worms and parasitism percentage by apiary.

| Colmenar | Abundancia | Parasitismo | % Parasitismo |
|----------|------------|-------------|---------------|
| 1        | 162        | 18          | 11.11         |
| 2        | 28         | 2           | 7.14          |
| 3        | 103        | 0           | 0             |
| 4        | 129        | 6           | 4.65          |
| 5        | 119        | 24          | 20.17         |
| 6        | 167        | 20          | 11.98         |
| 7        | 3          | 0           | 0             |
| 8        | 9          | 0           | 0             |

Nota: El colmenar N° 3 no fue tenido en cuenta al efectuar los cálculos y regresiones sobre parasitismo por pérdida de las colmenas durante la actividad del parasitoide.

Note: Apiary N° 3 was not considered for calculations and linear regression for parasitism since hives were lost during parasitoid activity.

**Tabla 2.** Frecuencias observadas de abundancia y parasitismo para cada especie de gusano blanco correspondientes a la totalidad de colmenares estudiados (CS: *Cyclocephala signaticollis*, CM: *C. modesta*, CP: *C. putrida*, DA: *Diloboderus abderus*, PB: *Philochloenia bonariensis*, HB: *Heterogeniates bonariensis* y AT: *Anomala testaceipennis*).**Table 2.** Abundance and parasitism frequencies for each white worm species corresponding to the complete set of apiaries studied (CS: *Cyclocephala signaticollis*, CM: *C. modesta*, CP: *C. putrida*, DA: *Diloboderus abderus*, PB: *Philochloenia bonariensis*, HB: *Heterogeniates-bonariensis* and AT: *Anomala testaceipennis*).

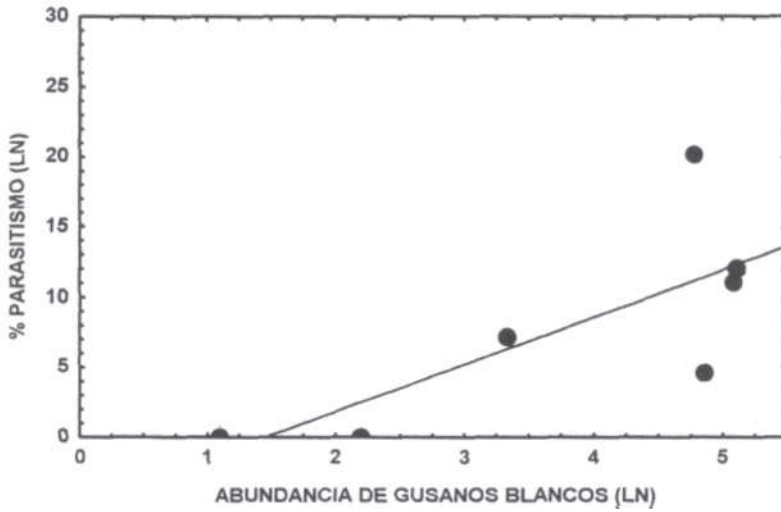
| Especie      | Abundancia    |            | Parasitismo   |            |
|--------------|---------------|------------|---------------|------------|
|              | N° individuos | Frecuencia | N° individuos | Frecuencia |
| CS           | 357           | 0.589      | 63            | 0.900      |
| CM           | 93            | 0.153      | 3             | 0.043      |
| CP           | 20            | 0.033      | 1             | 0.014      |
| DA           | 35            | 0.058      | 1             | 0.014      |
| PB           | 92            | 0.152      | 2             | 0.029      |
| HB           | 3             | 0.005      | 0             | 0          |
| TA           | 6             | 0.010      | 0             | 0          |
| <b>Total</b> | <b>606</b>    | <b>1</b>   | <b>70</b>     | <b>1</b>   |

casos muy pequeños ( $0.78 < K < 1.33$ ), indicando que los individuos están dispuestos en forma agrupada. No hubo diferencias significativas (Prueba G,  $p < 0.05$ ) entre el valor esperado en cada muestra de acuerdo al modelo binomial negativo de disposición espacial y los valores datos de campo. El análisis se realizó en 7 lotes debido a las restricciones que impone el -modelo de comparar un mínimo de dos clases.

#### Análisis de la denso-dependencia

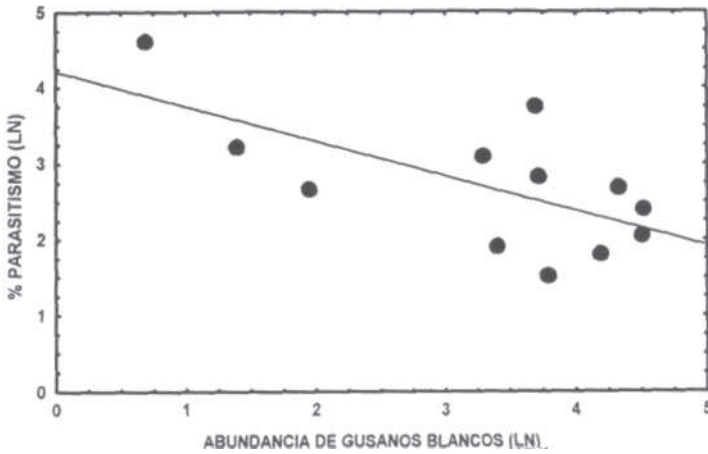
Se detectó una relación lineal positiva entre la abundancia de gusanos blancos (In) y el porcentaje de gusanos parasitados (In) por colmenar ( $N=5$ ,  $r^2=0.95$ ,  $p < 0.0008$ ,  $b=0.49$ ) (Figura 2). Durante el estudio fueron recolectados 617 gusanos blancos de los cuales 70 estaba parasitados, por lo tanto el porcentaje general de parasitismo observado para los colmenares en conjunto fue de 11.34. A escalas espaciales menores (a nivel de lote y de parcela) obtuvimos relaciones lineales negativas entre la abundancia de gusanos blancos (In) y el porcentaje de parasitismo (In) para los lotes correspondientes a los colmenares 1, 2, 4, 5 y 6 ( $N=12$ ,  $r^2=0.43$ ,  $p < 0.02$ ,  $b=-0.46$ ) (Figura 3) y para las parcelas tomadas en los mismos colmenares ( $N=39$ ,  $r^2=0.63$ ,  $p < 0.0001$ ,  $b=-0.87$ ) (Figura 4). Cabe aclarar que se realizaron análisis In-In porque fueron las únicas transformaciones de los datos que cumplieron con los supuestos de normalidad.

Las regresiones lineales entre estas variables son significativas en los tres casos. Los intervalos de confianza al 95% para las estimaciones Jackknife calculadas para la pendiente de la regresión no incluyeron el cero, en el caso de los colmenares ( $IC=[1.19, 3.36]$ ), de los lotes ( $IC=[-0.93, -0.10]$ )



**Figura 2.** Relación entre la abundancia de los gusanos blancos en el suelo (hospedadores) (In) y el porcentaje de gusanos blancos parasitados por larvas de *Mallophora ruficauda* (In), en los colmenares muestreados durante junio de 1997 en las tres localidades (N=7,  $r^2=0.95$ ,  $p<0.0008$ ,  $b=0.49$ ). A: datos brutos, B: datos transformados.

**Figure 2.** Relationship between white worms abundance in the soil (hosts) (In) and percentage of white worms parasitized by *M. ruficauda* larvae (In) in the apiaries sampled during June 1997 in the three locations (N=7,  $r^2=0.95$ ,  $p<0.0008$ ,  $b=0.49$ ). A: raw data. B: transformed data.

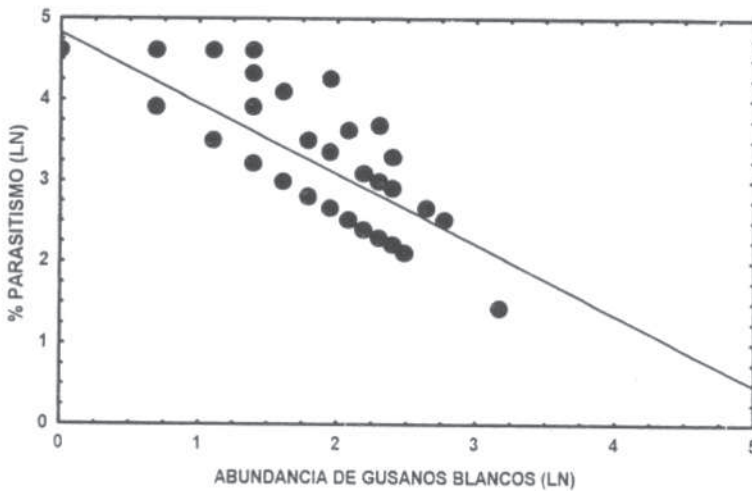


**Figura 3.** Relación entre la abundancia de los gusanos blancos del suelo (In) y el porcentaje de gusanos blancos parasitados por larvas de *M. ruficauda* (In), por lote, para los colmenares estudiados durante junio de 1997 en las tres localidades. Puede observarse que existe un efecto densodependiente en el porcentaje de parasitismo a medida que aumenta la densidad de hospedadores (N=12,  $r^2=0.43$ ,  $p<0.02$ ,  $b=-0.46$ ). A: datos brutos, B: datos transformados.

**Figure 3.** Relationship between white worms abundance on the soil (In) and the percentage of white worms parasitized by *M. ruficauda* larvae (In), by lot, for the apiaries studied during June 1997 in the three locations. A density dependence effect can be observed in the parasitism percentage when hostage density increases (N=12,  $r^2=0.43$ ,  $p < 0.02$ ,  $b=-0.46$ ). A: raw data. B: transformed data.

y de las parcelas (IC=[-1.04, -0.69]). Esto significa que en lotes y parcelas con diferente abundancia de gusanos blancos se producen efectos de denso-dependencia inversa, en donde el parasitoide sufre una disminución en cuanto al porcentaje de parasitismo a medida que aumenta la abundancia de su hospedador, hecho que no ocurre a escala de colmenar.





**Figura 4.** Relación entre la abundancia de los gusanos blancos del suelo (ln) y el porcentaje de gusanos blancos parasitados por larvas de *M. ruficauda* (ln), por parcela, para los colmenares estudiados durante junio de 1997 en las tres localidades. Puede observarse que existe un efecto densodependiente en el porcentaje de parasitismo a medida que aumenta la densidad de hospedadores ( $N=39$ ,  $r^2=0.63$ ,  $p<0.0001$ ,  $b=-0.87$ ). A: datos brutos, B: datos transformados.

**Figure 4.** Relationship between white worms abundance on the soil (ln) and the percentage of white worms parasitized by *M. ruficauda* larvae (ln), by parcel, for the apiaries studied during June 1997 in the three locations. A density dependence effect can be observed in the parasitism percentage when hostage density increases ( $N=39$ ,  $r^2=0.63$ ,  $p<0.0001$ ,  $b=-0.87$ ). A: raw data. B: transformed data.

## Discusión

### *Selectividad del hospedador*

El valor del índice de amplitud de nicho encontrado para la población de *M. ruficauda* nos sugeriría una ligera especialización en el uso de los recursos, es decir que las larvas harían cierta discriminación sobre las especies de gusanos blancos que van a utilizar como hospedadores. Las frecuencias observadas indicarían que las larvas del moscardón cazador de abejas preferirían a *C. signaticollis* como hospedador, ya que la frecuencia relativa de ataques sobre esta especie supera a la frecuencia relativa de aparición de la misma en el ambiente. Aunque parasitan a las otras especies de gusano blanco estas son parasitadas en una frecuencia relativa menor que la observada en el ambiente. Esto último sugeriría que *M. ruficauda* tendría cierta flexibilidad para utilizar otros hospedadores. Los datos obtenidos en este muestreo nos permitieron analizar solamente la situación dada por presencia mayoritaria de *C. signaticollis*. La dispersión anemófila de *M. ruficauda*, que dificulta el encuentro con su hospedador, nos hace suponer que esta especie de parasitoide podría ser generalista para asegurar la supervivencia de las larvas. Sin embargo, nuestros resultados no nos permiten sostener esta hipótesis. Endler (1991) sugirió que el éxito reproductivo de un parasitoide conlleva una serie de etapas: encuentro, detección, identificación, aproximación, dominación y consumo. La preferencia por un hospedador en particular podría ser generada por diferencias entre las especies de hospedadores en cualquiera de estas etapas (Silt 1993). Tales diferencias pueden ser una consecuencia de la morfología y comportamiento del hospedador (Sih 1985) como también del parasitoide (Endler 1991).

Se sabe que los parasitoides adultos pueden detectar la densidad de sus hospedadores mediante diferentes mecanismos, y que también tienen la capacidad de aprender durante la fase larvaria acerca del ambiente y de la distribución de los mismos. Dicho de otra manera, aprenden cómo y dónde encontrar rastros de sus hospedadores, tales como trazas de químicos asociadas con el sitio de

emergencia (Tumlinson et al. 1993, Godfray 1994). Se desconoce si *M. ruficauda* presenta estos mecanismos, aunque los resultados estarían indicando que el moscardón identifica a su hospedador predilecto entre varias especies de gusano blanco.

#### *Denso-dependencia y efectos de escala espacial*

Nuestro estudio indica que la escala utilizada determina el tipo de denso-dependencia. A la escala de colmenares encontramos una relación lineal positiva entre la abundancia de los gusanos blancos en el suelo y el porcentaje de parasitismo. Esto sugiere la existencia de una denso-dependencia directa sobre el porcentaje de parasitismo. En cambio al utilizar datos de lotes y de parcelas se observó una disminución del porcentaje de parasitismo a medida que aumentaba la abundancia de los hospedadores. Este último patrón sugiere la existencia de efectos dependientes de la densidad en forma inversa. Nuestros resultados muestran la importancia de la escala de observación en la evaluación de la denso-dependencia, tal cual como fue observado previamente por otros autores (Hedges y Lawton 1983, Walde y Murdoch 1988, De Roos et al. 1991, Hassell et al. 1991). Esta variación con la escala podría ser el resultado de diferentes procesos que actúan sobre la búsqueda y el ataque al hospedador, como el mecanismo de localización del hospedador por parte de una hembra parasitoide. A gran escala la hembra detectaría mediante la localización de señales que dan referencias sobre el hábitat en donde vive el hospedador, como por ejemplo presencia de infoquímicos u otras señales del ambiente cuya concentración será mayor a medida que aumenta la densidad de hospedadores, generando posiblemente denso-dependencia directa en el porcentaje de parasitismo. A escala menor tendrían importancia otro tipo de señales implicadas en el encuentro directo de la víctima (Tumlinson et al. 1993, Godfray 1994), pero la denso-dependencia inversa no ha sido asociada con la concentración de estas señales sino con la ineficiencia de la búsqueda de la hembra. Para Murdoch (1994) y Murdoch y Briggs (1996) esta ineficiencia es debido a que colocan huevos en individuos ya parasitados matando al primer huevo colocado. Para Heimpel y Rosenheim (1996) el efecto se produce por la limitación de huevos que pueden ser colocados por la hembra. Bernstein et al. (1991) observaron que la denso-dependencia inversa aparece cuando los costos de migración se hacen demasiado altos como para que las hembras parasitoides comiencen a buscar en otro parche. El sistema *M. ruficauda* - gusano blanco difiere de los anteriores en el hecho que el parasitoide posee una hembra que no efectúa ataques ni realiza comportamiento de búsqueda del hospedador ya que ovipone sobre plantas. Sin embargo, la denso-dependencia directa detectada, nos sugiere que la hembra ovipondría en hábitats con mayor densidad de hospedador, es decir que tendría alguna "capacidad" de calificar los ambientes de acuerdo con la variación de dicha densidad. Hasta el momento se desconoce cual podría ser el mecanismo utilizado por la hembra para calificar los ambientes. Para otros asfidos, se ha sugerido que la forma de reconocer ambientes para la oviposición podría ser visual a partir de características abióticas (Musso 1983).

Los fenómenos densodependientes inversos en el sistema *M. ruficauda* - gusano blanco, podrían deberse a que la larva transportada por el viento cae en las inmediaciones de un hospedador al cual se aferra, dándose fenómenos de superparasitismo que resultan ineficientes, ya que sólo una larva sobrevive por hospedador parasitado (Copello 1922, Castelo M., obs. pers.). Otra explicación sería que debido a que los hospedadores se distribuyen en el suelo en forma contagiosa y las larvas son dispersadas por el viento (caen en el suelo con una distribución espacial aleatoria), que el encuentro hospedador-parasitoide sería aleatorio. En este caso cualquier unidad de hábitat tiene igual probabilidad de albergar una larva de parasitoide y, por lo tanto, la probabilidad de que las larvas parasitoides encuentren un hospedador en un dado parche, a medida que la cantidad de hospedadores aumenta, será menor debido al producto de ambas distribuciones (Poisson y binomial negativa). Es decir las unidades de hábitat con elevada abundancia de gusanos blancos tendrán bajo porcentaje de parasitismo en comparación con las unidades de baja abundancia de gusanos blancos, ya que ambas unidades tendrían igual probabilidad de incluir número de larvas parasitoides. De esta forma, los resultados indicarían que se genera un porcentaje de parasitismo con denso-dependencia inversa a pesar de que las hembras parasitoides poseen estrategias de parasitación pasiva sin atacar al hospedador.

Las poblaciones de gusanos blancos hospedadores de *M. ruficauda* presentaron una distribución espacial contagiosa en los lotes de los colmenares estudiados. En general las poblaciones animales que son atacadas por parásitos poseen un patrón de distribución espacial contagioso, por lo común binomial negativo (Hassell y May 1989, Begon et al. 1995a). La larva de *M. ruficauda* se dispersa por viento y parecería ser distribuida aleatoriamente en el suelo. Esto afecta a la probabilidad de encuentro entre los individuos, ya que deben darse los dos sucesos al mismo tiempo para que una larva encuentre un hospedador, es decir ambas distribuciones deben coincidir en el espacio. La gran cantidad de muestras sin gusanos blancos y con gusanos blancos pero sin parasitoides estaría reflejando este hecho.

Para concluir podemos decir que la hembra de *M. ruficauda* no ataca a su hospedador, pero la larva al ser dispersada por el viento cae al suelo provocando a pequeña escala un patrón de encuentro densodependiente inverso (evidencia presente en el porcentaje de parasitismo), equivalente al ataque de las hembras parasitoides con comportamiento de búsqueda. También la heterogeneidad del ambiente jugaría un rol importantísimo para la larva en la localización del hospedador y en la regulación del sistema, dado que a gran escala en los colmenares, las hembras de *M. ruficauda* estarían moviéndose entre sitios favorables produciendo un patrón densodependiente directo. Desconocemos si la hembra posee algún mecanismo para detectar la densidad de hospedadores en los pastizales, o si la larva puede detectar la presencia de los gusanos en el suelo, pero creemos que diferentes mecanismos estarían manifestándose a cada escala de acción del parasitoide para identificar al hospedador.

**Agradecimientos.** Agradecemos al establecimiento apícola “La Abadía del Niño Dios” y a los productores particulares que cedieron sus colmenares para efectuar los estudios. Al Ing. Agr. Mauricio Rabinovich y al Ing. Agr. Jorge Couderc por su colaboración en el trabajo de campo. Al MSc. Juan Carlos Corley por la revisión del manuscrito. También agradecemos a las instituciones que brindaron su apoyo: Agencia de Extensión Rural INTA Pigüé, Cooperativa Apícola de Pigüé, Universidad Nacional de Luján y Universidad de Belgrano. Finalmente queremos agradecer los comentarios del revisor Dr. Eduardo Trumper y de otro revisor anónimo que nos permitieron mejorar cualitativamente este trabajo. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por los proyectos PIP-CONICET N° 0529/98 a Angel Capurro y ECOS-SECyT N°A98B05 a Carlos Bernstein, Jorge Rabinovich y Angel Capurro, y además por la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CICPBA) a través de una beca de iniciación a Marcela K. Castelo y por el CONICET a través de una beca doctoral también a Marcela K. Castelo.

## Bibliografía

- Alvarado, L. 1980. Sistemática y bionomía de los estados inmaduros de coleópteros Scarabaeidae que habitan en el suelo. Tesis Doctoral. Fac. Cs. Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina. 199 pp.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1995a. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona, España. 886 pp.
- Begon, M., S.M. Sait y D.J. Thompson. 1995b. Persistence of a parasitoid-host system: refuges and generation cycles. Proceedings of the Royal Society of London B 260:131-137.
- Bernstein, C. 1987. On assessing the role of spatially-heterogeneous density-dependence host mortality on the stability of host-parasitoid systems. Oikos 49:236-239.
- Bernstein, C., A. Kacelnik y J.R. Krebs. 1991. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. 11. The influence of travel costs and structure of the environment. Journal of Animal Ecology 60:205-225.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, EE.UU. 328 pp.
- Capurro, A.F., M. Gatto y G. Tosi. 1997. Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. Ecography 20:37-47.
- Copello, A. 1922. Biología del moscardón cazador de abejas (*Mallophora ruficauda* Wied.). Physis 6:30-42.
- Copello, A. 1927. Biología del moscardón cazador de abejas (*Mallophora ruficauda* Wied.). Publicación del Ministerio de Agricultura de la Nación, Sección Propagandas e Informes, Circular 699. Buenos Aires, Argentina. 18 pp.

- Copello, A. 1942. Moscardón cazador de abejas. *Revista de Apicultura* 19(200):13-14, (218):4-5, (219):10-11, (220):13-14, (221):14 y (222):12-13.
- Crouzel, I.S. de, 1965. Parasitismo en gusanos blancos en la República Argentina (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 27:83-87.
- De Roos, A., E. McCauley y W.G. Wilson. 1991. Mobility versus density-limited predator-prey dynamics on different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 246:117-122.
- Dennis, D.S. y L. Knutson. 1988. Descriptions of pupae of South American robber flies (Diptera, Asilidae). *Annals of Entomological Society of America* 81:851-864.
- Dennis, B. y M.L. Taper. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecological Monographs* 64:205-224.
- De Santis, L.G. 1989. El moscardón cazador de abejas. *Revista Industria Apícola* 1:16-24. Cooperativa Apícola Limitada del Oeste-de Mones Cazón, Buenos Aires, Argentina.
- De Santis L. y L.G. Cornejo. 1990. El moscardón cazador de abejas "*Mallophora ruficauda*". Conferencia de la Cooperativa Apícola Limitada del Oeste de Mones Cazón, 25 de Agosto de 1990. Buenos Aires, Argentina. 17 pp.
- Efron, B. 1982. The Jackknife, the bootstrap and other resampling plans. CBMS-NSF 38, Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), Philadelphia, EE. UU. 92 pp.
- Endler, J.A. 1991. Interactions between predators and prey. Pp. 169-202. In: Krebs, J.R. y N.B. Davies (eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 3<sup>ra</sup> edición. Blackwell Scientific Publication, Oxford, Reino Unido.
- Feinsinger, P., E.E. Spears y R.W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62:27-32.
- Godfray, H.C.J. 1994. *Parasitoids. Behavior and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton. EE.UU. 473 pp.
- Godfray, H.C.J. y S.W. Pacala. 1992. Aggregation and the population dynamics of parasitoids and predators. *American Naturalist* 140:30-40.
- Guppy, J.C. y D.G. Harcourt. 1973. A sampling plan for studies on the population dynamics of white grubs, *Phyllophaga* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Entomologist* 105:479-483.
- Hassell, M.P. y R.M. May. 1988. Spatial heterogeneity and the dynamics of parasitoid-host systems. *Annales Zoologici Fennici* 25:55-61.
- Hassell, M.P. y R.M. May. 1989. The population biology of host-parasite and host-parasitoid associations. Pp. 319-347. In: Roughgarden, J., R.M. May y S.A. Levin (eds.). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, EE.UU.
- Hassell, M.P., H.N. Comins y R.M. May. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353:255-258.
- Hawkins, B.A., H.V. Cornell y M.E. Hochberg. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78:2145-2152.
- Heads, P.A. y J.H. Lawton. 1983. Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. *Oikos* 40:267-276.
- Heimpel, G.E. y J.A. Rosenheim. 1996. Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology* 77:2410-2420.
- Huffaker, C.B. y P.S. Messenger (eds.). 1976. *Theory and practice of biological control*. Academic Press, Nueva York, EE.UU. 788 pp.
- Liljeström, G.G. y C. Bernstein. 1990. Density dependence and regulation in the system *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae), host and *Trichopoda giaeconzellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae). *Oecologia* 84:45-52.
- Murdoch, W.W. 1970. Aggregation of parasitoids and the detection of density dependence in the field. *Oikos* 50:137-141.
- Murdoch, W.W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271-287.
- Murdoch, W.W. y C.J. Briggs. 1996. Theory for biological control: recent developments. *Ecology* 77:2001-2013.
- Murdoch, W.W. y A. Stewart-Oaten. 1989. Aggregation by parasitoids and predators: effects on equilibrium and stability. *American Naturalist* 134:288-310.
- Murdoch, W.W., J.D. Reeve, C.E. Huffaker y C.E. Kennet. 1984. Biological control of scale insects and ecological theory. *American Naturalist* 123:288-310.
- Murdoch, W.W., J. Chesson y P.L. Chesson. 1985. Biological control in theory and practice. *American Naturalist* 125:344-366.

- Murdoch, W.W., C.J. Briggs, R.M. Nisbet, W.S.C. Gurney y A. Stewart-Oaten. 1992. Aggregation and stability in metapopulation models. *American Naturalist* 140:41-58.
- Musso, J.J. 1983. Nutritive and ecological requirements of robber flies (Diptera: Brachycera: Asilidae). *Entomologic Generalis* 9:35-50.
- PROMEX-SAGyP 1993. Situación y perspectivas del mercado nacional e internacional de Miel. Buenos Aires, Argentina. 20 pp.
- Rabinovich, J. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. CECSA, México. 313 pp. Rabinovich, M. y J.C. Corley. 1997. An important new predator of honey bees. The robber fly *Mallophora ruficauda* Wiedemann (Diptera-Asilidae) in Argentina. *American Bee Journal* 137:303-306.
- Remedi de Gavotto, A.L. 1964. Ciclo biológico de *Cyclocephala signaticollis* Burm. (Coleoptera, Scarabaeidae) y caracteres específicos de su larva. INTA. Revista de Investigaciones Agropecuarias, Serie 5 1:151-161.
- Sill, A. 1985. Evolution, predator avoidance and unsuccessful predation. *American Naturalist* 125:153-157.
- Sill, A. 1993. Effects of ecological interactions on foragers diet: competition, predator risk, parasitism and prey behaviour. Pp. 182-207. In: Hughes, R.N. (ed.). Diet Selection. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Stiling, P.L. 1987. Tile frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology* 68:844-856.
- Vuegen, C. y A.J. Tricco. 1993. Análisis de mercado y factibilidad económica de la actividad apícola. PRODIP, INTA EEA Pergamino, Buenos Aires, Argentina.
- Tricco, A.J. y I. Bertani. 1994. Situación y perspectivas del mercado internacional de miel. Carpeta de Economía Agrícola. Comercialización y Mercados. INTA EEA Pergamino, Buenos Aires, Argentina.
- Tumlinson, J.H., W.J. Lewis y L.E.M. Vet. 1993. Identificación de sus patrones por las avispa parásitas. *Investigación y Ciencia* 200:46-53.
- Walde, S.J. y W.W. Murdoch. 1988. Spatial density dependence in parasitoids. *Annual Review of Entomology* 33:441-466.

Recibido: Septiembre 17, 1999

Aceptado: Enero 14, 2000