

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Comportamiento Sexual de machos de *Ocyptamus funebris*

(Macquart) (Diptera: Syrphidae)

e

Historia Natural Comportamiento de *Ocyptamus sp.* (Diptera:

Syrphidae), una larva cazadora de moscas.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado  
en Biología para optar por el grado de *Magister Scientiae*

ONANCHI UREÑA RAMOS

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2005

## **Dedicatoria**

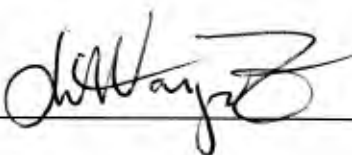
A mi abuela mama Lilia, a mi madre, a mi hija Alhena y en especial mi esposo Philippe.

## **Agradecimientos**

Gracias a mis profesores del comité de tesis Dr. Paul Hanson, Dr. William Eberhard y Dr. Daniel Briceño por sus comentarios, paciencia y guía. Gracias a Ximena Miranda, Natalia Ramírez, JuLin Weng, Patricia Ortiz, Vivian Méndez, James Coronado, Leonora Rodríguez y Kenji Nishida estudiantes de la sección de Entomología de la Escuela de Biología en la UCR por sus comentarios, soporte y ayuda en fotos, estadística, filmaciones y dibujos, pero sobretodo por su amistad. Gracias a Philippe Chappet por sus comentarios, soporte y sobretodo paciencia. Al Dr. William Weislo por sus comentarios y guía. Al Dr. Gilbert Barrantes por su ayuda en análisis estadísticos. Parte de la tesis fue financiada por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales gracias a la beca de corto plazo. Al fondo de esposas profesionales de Société des Produits Nestlé por la ayuda financiera.

“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de *Magister Scientiae*”.

**Dr. José Antonio Vargas Zamora**  
**REPRESENTANTE DEL DECANO**  
**SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**



---

**Dr. Paul Hanson Snortum**  
**DIRECTOR DE TESIS**



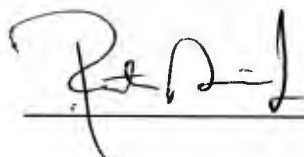
---

**Dr. William Eberhard Crabtree**  
**ASESOR**



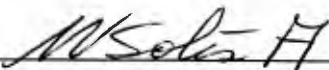
---

**Msc. Daniel Briceño Lobo**  
**ASESOR**



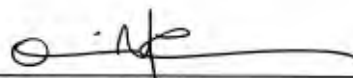
---

**Dra. Virginia Solís Alvarado**  
**DIRECTORA**  
**PROGRAMA DE ESTUDIOS**  
**DE POSGRADO EN BIOLOGIA**



---

**Onanchi Ureña Ramos**  
**CANDIDATA**



---

<b>Índice</b>	<b>Página</b>
Dedicatoria y Agradecimientos	ii
Resumen General	vi
Lista de Figuras	ix
Lista de Cuadros	xii
Capítulo I:	
Comportamiento Sexual de machos de <i>Ocyptamus funebris</i> (Macquart) (Diptera: Syrphidae)	
Resumen	1
Introducción	1
Metodología	4
Resultados	9
Discusión	12
Referencias	15
Capítulo II:	
Historia Natural de <i>Ocyptamus</i> sp. (Diptera: Syrphidae), una larva cazadora de moscas	
Resumen	22
Introducción	22
Metodología	23
Resultados	24
Discusión	27
Referencias	28
Capítulo III:	
Comportamiento de depredación de la larva de <i>Ocyptamus</i> sp. (Diptera: Syrphidae), una cazadora de moscas, y descripción de su asociación con las ninfas de mosca blanca (Homoptera: Aleyrodidae)	
Resumen	32
Introducción	33
Metodología	34
Resultados	39

Discusión

43

Referencias

48

## Resumen General

Onanchi Ureña Ramos

Comportamiento Sexual de machos de *Ocyptamus funebris* (Macquart) (Diptera: Syrphidae) e Historia Natural de *Ocyptamus* sp. (Diptera: Syrphidae), una larva cazadora de moscas. Tesis de Maestría en Biología.-San José, C.R.: O. Ureña R. 2005. 58 h: il.-35 refs.

Machos de *O. funebris* defienden territorios posiblemente sin recursos para la hembra como parches de sol en el bosque. Los machos más grandes son los residentes de los territorios. Los intrusos o satélites se mantienen cerca de los límites del territorio a nivel del macho residente. Los machos residentes realizan persecuciones a los intrusos si estos se mueven a velocidades parecidas a las de los machos de su propia especie. Persiguen por periodos más largos a los modelos que se acercan en tamaño a los machos de su propia especie. Los machos tienen un sistema de filtro visual muy preciso y eficaz contra los intrusos. En las observaciones de campo realizadas los machos persiguen a los insectos de otras especies por menos tiempo que a los machos de su propia especie. Los territorios reciben una cantidad de gotas, provenientes posiblemente de los homópteros en los árboles, mayor que otras áreas cercanas

Por la primera vez el comportamiento de depredación de la larva de una nueva especie de *Ocyptamus* es descrito. Las larvas de *Ocyptamus* sp. son encontradas en agregaciones de mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae) en hojas de Cítricos. Las larvas fueron observadas en el campo consumiendo dípteros adultos. En el laboratorio se pudo registrar el proceso de captura que varió según el tamaño de la presa. Las larvas que

capturan presas grandes tejen las patas de estas con unos hilos pegajosos provenientes de su regurgitado para inmovilizarlas. Cuando se trata de presas pequeñas las larvas realizan un tiro rápido con la cabeza en dirección hacia la presa para capturarla. Las secreciones de las ninfas de mosca blanca son parte de este mecanismo de captura ya que atraen la presa a una distancia de captura para la larva.

La larva de *Ocyptamus* sp. caza moscas adultas de una variedad de familias dando un tiro con su cabeza, aparentemente usando hilos pegajosos y un veneno paralizante. Las larvas se encuentran en las hojas de cítricos con agregaciones de ninfas de mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae). Debido a que la larva no posee patas, ojos o armas obvias que le pudiesen ayudar a atrapar a su presa, su asociación con las secreciones de las ninfas de mosca blanca fue evaluada. Cuando una mosca toca la larva esta regurgita. La función y composición de este regurgitado es discutido. Bajo condiciones experimentales las larvas con ninfas capturaron más presas que sin ninfas. Las larvas abandonaron las hojas sin ninfas (79.3%) y se quedaron si las ninfas estaban presentes (82.2%). Las larvas lavadas experimentalmente y cubiertas con las secreciones de las ninfas, pero aisladas de estas, no capturaron significativamente más presas que las larvas simplemente lavadas. La frecuencia de los contactos por las presas fueron significativamente mayores en la presencia de ninfas y sus secreciones. Contactos por la presa fueron más frecuentes en la parte anterior y media del cuerpo de la larva y duraron más tiempo en la presencia de ninfas y sus secreciones. Los datos sugieren que la larva atrae las presas, y que esta atracción puede ser facilitada por su asociación con las ninfas de la mosca blanca.

Palabras claves: *Syrphidae*, territorialidad, intrusos, melaza, tamaño del macho, entomófago, ninfa de mosca blanca, mimetismo agresivo, enmascaramiento, eficiencia de captura, veneno.

N.R.

Escuela de Biología



CAPITULO I:

COMPORTAMIENTO SEXUAL DE MACHOS DE *Ocyptamus funebris*  
(Macquart)(DIPTERA: SYRPHIDAE)

Fig. 1. Esquema de presentación de los modelos a los machos que defendían territorios o residentes. 18

Fig. 2. Ancho de cabeza de residentes y reemplazantes (promedio±DS). Ancho de la cabeza del macho residente o primero: promedio=  $2.4 \pm 0.2$ , n= 27; macho reemplazante segundo o 2: promedio=  $2.2 \pm 0.2$ , n=27; macho reemplazante tercero o 3: promedio=  $2.1 \pm 0.2$ , n=13. 19

Fig. 3. Largo del ala de machos residentes y reemplazantes (promedio±DS). Largo del ala del macho residente o primero: promedio=  $5.2 \pm 0.42$ , n= 27; macho reemplazante segundo o 2: promedio=  $4.9 \pm 0.52$ , n= 27; macho reemplazante tercero o 3: promedio=  $4.8 \pm 0.45$ , n= 13. 19

Fig.4. Comportamiento de los machos residentes hacia los machos “intrusos” muertos que fueron pasados frente a ellos a diferentes velocidades. 20

Fig.5. Comportamiento de los machos residentes a los diferentes tamaños de modelos de machos. El modelo D corresponde al tamaño de un macho promedio, A, B y C corresponden a medidas multiplicadas ocho, cuatro y dos veces por encima del promedio respectivamente. Los modelos E y F corresponden a 0.5 y 0.25 veces por debajo del promedio. 21

## CAPITULO II:

### HISTORIA NATURAL DE *Ocyptamus* sp. (DIPTERA: SYRPHIDAE), UNA LARVA CAZADORA DE MOSCAS.

Fig. 1. a- Huevo de *Ocyptamus* sp. en hoja de cítrico. b- Detalle de las esculturaciones observadas en la superficie del huevo (Microscopia electrónica del SEM en STRI). 30

Fig.2. Larva de instar III de *Ocyptamus* sp. en una hoja de cítrico junto con las ninfas de mosca blanca. (Foto por Kenji Nishida) 30

Fig. 3. Patas de una mosca domestica con hilos pegajosos luego de ser cazada por una larva de *Ocyptamus* sp. de instar III. 31

Fig. 4. Captura de una drosófila por la larva de *Ocyptamus* sp. Una larva de instar III hace un tiro con la cabeza, para capturar la presa una vez que esta ha hecho contacto, en un promedio de  $0.37 \pm 0.039$  segundos ( $n= 12$ ) para presas como moscas drosófilas. 31

## CAPITULO III:

### COMPORTAMIENTO DE DEPREDACION DE LA LARVA DE *Ocyptamus* sp. (DIPTERA: SYRPHIDAE), UNA CAZADORA DE MOSCAS, Y DESCRIPCION DE SU ASOCIACION CON LAS NINFAS DE MOSCA BLANCA (HEMIPTERA: ALEYRODIDAE)

Fig. 1. *Experimento I*. Las moscas drosófilas, estuvieron presentes más en las hojas con ninfas. Encima de las barras se da una representación grafica de los tratamientos. 50

Fig. 2. *Experimento II*. Las larvas abandonaron más las hojas sin ninfas y se quedan en las hojas con ninfas. 51

Fig. 3. *Experimento II*. Las 6 larvas que experimentaron los dos tratamientos capturan mas presas en hojas con ninfas. Encima de las barras se da una representación grafica de los tratamientos. 52

Fig. 4. *Experimento II*. Numero de presas presentes en las hojas con y sin ninfas pero en presencia de larvas. La diferencia en cuanto al número promedio (promedio  $\pm$  error estándar) de las moscas-presas presentes en las hojas con o sin ninfas es casi significativa. A pesar de esto en la grafica se observa una tendencia hacia un mayor número de presas presentes en las hojas con ninfas. 53

Fig. 5. *Experimento II*: Distribución de contactos realizados por las presas en las diferentes partes del cuerpo de la larva de *Ocyptamus* sp. 54

Fig. 6. *Experimento III*. Las larvas con contacto previo reciente con ninfas cazan igual número de presas que las larvas sin contacto previo reciente con ninfas. 55

Fig. 7. *Experimento III*. El numero promedio de presas presentes en las hojas + larvas con previo contacto con ninfas es mayor que en las hojas + larvas sin previo contacto con ninfas. Número promedio de presas: promedio  $\pm$  error estándar. 56

Fig. 8. Las moscas-presas mordidas por las larvas gradualmente se inmovilizan (los datos de todas las duraciones de mordidas se combinaron). Tampoco mostraron signos de recuperación al ser monitoreadas hasta el día siguiente. 57

**CAPITULO III:**

COMPORTAMIENTO DE DEPREDACION DE LA LARVA DE *Ocyrtamus* sp. (DIPTERA: SYRPHIDAE), UNA CAZADORA DE MOSCAS, Y DESCRIPCION DE SU ASOCIACION CON LAS NINFAS DE MOSCA BLANCA (HEMIPTERA: ALEYRODIDAE)

**Cuadro 1. Experimento II.** Los 4 éxitos de captura (e.c.) indican situaciones de intentos de captura diferentes: **e.c.1**= la presa toca parte posterior y media del depredador ; **e.c.2** : la presa toca la cabeza del depredador ; **e.c.3** : depredador gira cuerpo rápidamente para capturar presa en parte media o posterior de su cuerpo ; **e.c.4** : presa toca cuerpo de depredador sin detenerse a probar. 58

**Cuadro 2. Experimento III.** Los 4 éxitos de captura indican situaciones de intentos de captura diferentes ya descritos en el Cuadro 1. 58

## Capítulo I:

### Comportamiento Sexual de machos de *Ocyrtamys funebris* (Macquart) (Diptera: Syrphidae)

#### RESUMEN

Machos de *O. funebris* defienden territorios como parches de sol en el bosque y los machos residentes realizan persecuciones a intrusos. Los machos más grandes son los residentes de estos territorios. Los intrusos o satélites se mantienen cerca de los límites del territorio. Los residentes persiguen por periodos más largos a los modelos que se acercan en tamaño a machos de su propia especie y que se mueven a velocidades parecidas a las de machos de su propia especie. Los machos persiguen a insectos de otras especies por menos tiempo que a machos de su propia especie. Los territorios reciben una mayor cantidad de gotas, provenientes posiblemente de homópteros en los árboles, que otras áreas cercanas.

*Descriptores:* Syrphidae, territorialidad, intrusos, melaza, tamaño del macho.

#### INTRODUCCIÓN

Los insectos machos generalmente enfocan sus esfuerzos de localización de pareja en cuatro tipos de sitios: zona de emergencia, área de forrajeo, sitios de oviposición o marcas topográficas (Thornhill y Alcock, 1983). Como el acceso a cópulas de un macho puede determinar su éxito reproductivo, es común que se dé competencia entre machos para monopolizar tales sitios. Las competencias entre machos son agresivas y a veces costosas, pero el beneficio de tener la exclusividad de aparearse con las hembras que entren a su territorio puede compensar el costo de esta agresión (Thornhill y Alcock, 1983).

Las moscas de la familia Syrphidae son una imagen común en los bosques o jardines debido a su vuelo estático similar a un colibrí en miniatura. Las larvas de esta familia pueden causar una mortalidad significativa en la población de áfidos por lo cual

deben ser consideradas para el control biológico. Sin embargo, el manejo de éstos en control biológico e integrado no es una tarea fácil debido a sus requisitos ecológicos (Schneider 1969). Por ejemplo, las hembras necesitan de polen para lograr desarrollar huevos y los adultos cambian de sitio si no lo encuentran en suficiente abundancia. En muchas especies la cópula se da en vuelo y esto es difícil que suceda en cautiverio debido a la falta de espacio y a condiciones ambientales como luz y humedad apropiadas entre otras. Sin embargo, se ha logrado obtener cópulas exitosas en cautiverio en pocas especies (Schneider 1969).

El comportamiento sexual de muchos sírfidos no ha sido aun descrito (Gilbert 1986). Este capítulo pretende describir el comportamiento territorial de los machos del sírfido afidófago *Ocyptamus funebris* (Macquart). Se pretende describir los factores físicos que les hacen elegir ciertos sitios y los estímulos visuales que hacen que el macho residente persiga a un insecto intruso.

Gilbert (1986) describió tres tipos de estrategias de apareamiento seguida por los machos de la familia Syrphidae:

- Percharse en ramas u hojas que ofrecen una buena vista de espacio aéreo circundante, y de allí perseguir "intrusos" que pasen. Estos "intrusos" pueden ser otros insectos, otros machos de su especie o hembras.
- Vuelo estático o revoloteo en una posición, solo o en grupos de machos, volando rápidamente de su posición tras un insecto pasante, y retornando luego al sitio de inicio.
- Patrullaje de áreas en donde pueden estar las hembras, tales como sitios de oviposición o de forrajeo.

Estas estrategias pueden combinarse en algunas especies (Maier y Waldbauer, 1979; Gilbert 1984).

Maier y Waldbauer (1979) reportaron por primera vez la amplia existencia de territorialidad entre los machos Sírfidos. Antes de esta publicación se desconocía si el comportamiento de los machos que defendían parches soleados estaba relacionado con el apareamiento (Nielsen 1966 en Maier y Waldbauer, 1979). Los sírfidos son insectos con grandes ojos y una cabeza que no se mueve del eje del cuerpo (es fija). Los machos generalmente tienen ojos holópticos, o sea que los ojos se juntan arriba de la cabeza. Las hembras por el contrario tienen ojos separados. Los machos son capaces de realizar persecuciones a alta velocidad y se ha reportado intentos de cópulas hasta con machos co-específicos (Collet y Land, 1975; Collet y Land, 1978). Esto podría significar que los estímulos visuales juegan un papel importante en el comportamiento de territorialidad para detectar cualquier objeto volante. En algunas especies de insectos se promueve grandes inversiones en receptores en los machos debido a la competencia entre los machos por acceso a las hembras (Thornhill y Alcock, 1983).

### **Filogenia y Ecología de la familia Syrphidae con respecto al comportamiento sexual.**

Los estudios existentes de comportamiento sexual en Syrphidae han sido hechos en su mayoría en la familia Eristalinae (Maier y Waldbauer en 1979 para 25 especies; Collet y Land en 1975 y 1978). Los machos utilizan la estrategia de poliginia con defensa de recurso. Estos recursos resultaron ser los sitios con flores en donde las hembras forrajean por el polen y los sitios de oviposición. Estas áreas de búsqueda de pareja son defendidas por los machos contra coespecíficos y no-coespecíficos. El 30% de

las especies estudiadas presentaron una doble estrategia en la búsqueda de pareja. Durante la mañana el macho patrullaba flores y de vez en cuando se perchaba en hojas con un comportamiento territorial. Pero por la tarde defendía sitios de oviposición.

De la subfamilia Syrphinae, que es la familia a la cual pertenece *O. funebris*, únicamente *Syrphus ribesii* ha sido bien estudiada (Gilbert 1984). Los machos de *Syrphus ribesii* (Syrphinae) se congregan en "leks" en donde alternan entre posarse en hojas expuestas y volar estático según las condiciones ambientales. Se localizan en parches de sol en el bosque y persiguen insectos pasantes (Gilbert 1984). Los machos defienden sitios sin recursos. Una colonia de áfidos puede sostener un número limitado de larvas, y porque las larvas de sírfidos son caníbales cuando se encuentran en altas densidades (Rotheray 1993). Además las larvas más viejas podrían devorar a las larvas más jóvenes. Debido a esto las hembras recorren grandes distancias buscando colonias libres de larvas y como consecuencia puede ser no rentable para un macho defender un sitio de oviposición para conseguir hembras.

En el caso de la subfamilia Microdontinae las hembras están listas para copular apenas emergen del pupario. Duffield (1981) encontró que las hembras vírgenes copulan enseguida, y que ocurre un acoplamiento que puede durar hasta 5 minutos y sin cortejo previo.

## **METODOLOGÍA**

Los experimentos se llevaron a cabo en la Reserva Leonel Oviedo (a 1100 msnm) en el Campus Universitario Rodrigo Facio de la Universidad de Costa Rica, San Pedro



Montes de Oca, durante el 2000 y 2001. Todos los valores de promedios se dan con  $\pm$  una desviación estándar.

### *1.1 Tamaños de machos residentes y machos reemplazantes.*

Los sitios de despliegue fueron marcados colocando cintas plásticas de colores en ramas adyacentes. En cada sitio se capturó el macho residente y se colocó en un tubo de ensayo con una hoja y algodón húmedo para mantener algo de humedad dentro del tubo y afectar lo menos posible al macho. Se colectaron todos los machos reemplazantes que llegaron uno tras otro después de que el anterior fue removido. En el laboratorio se utilizó una cámara conectada a un estereoscopio y a la vez a una computadora, para capturar imágenes de las alas y la cabeza de cada macho sobre un papel milimetrado con el programa Genius Video Wonder Pro II 4.42. Luego con el programa Scion Image <sup>®</sup> se midió el largo del ala y el ancho de la cabeza, medidas que se tomaron como indicadores del tamaño del individuo. El largo del ala se representó como el largo desde la celda *bm* (donde comienza la vena *CuAI*) hasta el ápice de la vena *R4+5*.

Luego cada macho fue marcado en el tórax con pintura Testors. Cada uno tuvo colores en patrones que lo identificaba individualmente. Luego fueron devueltos al campo lo más rápido posible en el mismo sitio donde fueron capturados.

## 1.2 Estímulos que desencadenan la persecución a un intruso.

### a. Velocidad y patrón de vuelo:

Machos colectados del bosquecito fueron sacrificados (congelados) y atados con un cabello humano de 65 cm de largo fijado a la punta de una caña de bambú (largo = 2m). Se usaron dos cañas: una con un macho con alas extendidas y otra con un macho con las alas plegadas encima del cuerpo. Los machos muertos fueron pasados (uno a la vez) aproximadamente a 10 cm enfrente del macho residente mientras éste volaba estático, en un recorrido de aproximadamente 2m y a tres tiempos (fig. 1): 0 m/s (o sea que no se movió el modelo, este estuvo estático por 10 seg), 0.5seg (rápido) y 4seg (lento). Cada macho residente fue expuesto una vez a cada uno de los seis tratamientos con machos muertos. Cada presentación de los modelos tuvo un tiempo de separación de dos a tres minutos.

Las respuestas de los machos residentes registradas en estas y otras pruebas fueron: no-reacción, movimiento o giro abrupto hacia el objeto pasante pero sin moverse de su sitio y persecución. El orden de los tratamientos fue variado al azar para cada macho residente (cada macho residente fue marcado después en el tórax con pintura para evitar pseudo replicación).

### b. Tamaño de modelos artificiales:

Se confeccionó una réplica del tamaño original de un macho promedio ( $n = 5$ ) con las siguientes medidas en milímetros: Largo de abdomen =  $6.6 \pm 0.9$ , ancho de la cabeza =  $2.1 \pm 0.3$ , largo del ala =  $8.2 \pm 1.2$ , ancho del torso =  $1.9 \pm 0.4$ .

Se utilizaron modelos de seis diferentes tamaños: tamaño A= 8 x promedio (prom); B= 4 x prom; C= 2 x prom; D= prom; E= 0.5 x prom ; F= 0.25 x prom. El material usado fue plastilina "EPOXI 10 minutos". Los modelos y las alas fueron pintados con los colores similares a los de la especie utilizando marcadores corrientes. Para las alas se usaron pedazos de filminas que luego fueron pintados con un marcador marrón.

Estos modelos fueron atados con cabellos humanos a cañas de bambú y fueron presentados a la velocidad "rápida" de 2m/0.5seg enfrente de un macho residente. La distancia mínima del modelo al macho volando fue de aproximadamente 10cm (Fig. 1). Las respuestas de los machos registradas fueron: no-reacción, movimiento o giro abrupto hacia el objeto pasante pero sin moverse de su sitio, persecución corta que consiste en que el macho persiga solo aproximadamente 10 cm, persecución media que consiste en que el macho persiga recorriendo aproximadamente mas de 10 cm pero menos de 50cm y por ultimo la persecución larga que es un macho que persigue por aproximadamente más de 50cm. Las presentaciones de los modelos fueron combinadas al azar. Cada presentación de los modelos tuvo un tiempo de separación de dos a tres minutos. Cada macho sometido a los tratamientos que no llevaba marcas fue capturado y marcado con pintura en el tórax para evitar pseudo replicación. Adicional a esto, se registró con un cronómetro por espacio de 15 minutos las duraciones de las persecuciones de intrusos tanto de conespecíficos como otros insectos.

### *1.3 Factores relacionados con la selección de un sitio.*

Se quiso averiguar por qué están los machos en ciertos sitios particulares: si están defendiendo sitios de oviposición, de forrajeo o sitios neutrales. En la reserva L. Oviedo es casi una norma encontrar los machos en sitios soleados donde caen pequeñas gotas de excremento presumiblemente de homópteros que se alimentan en los árboles que se encuentran encima o en las proximidades de estos parches de sol. Con láminas de vidrio de 8x11 cm se hizo un estimado de la cantidad de gotas de excremento que cae de la vegetación superior. Una lámina fue colocada con orientación horizontal en el sitio en donde estaba el macho residente volando y en el momento en que estaba presente. Al mismo tiempo cuatro láminas fueron colocadas como controles en los parches de sol con intensidad lumínica semejante a la del sitio con el macho. Al azar se escogía un punto cardinal y se caminaba 10 pasos, y luego se escogía un parche próximo para colocar la hoja de vidrio horizontalmente. Las láminas se colocaron por un espacio de 45 minutos. Luego se llevaron al laboratorio para contar las gotas, marcando con un piloto cada gota en el vidrio, con la ayuda de un estereoscopio.

Los cambios de radiación solar en los sitios de donde vuelan estáticos fueron cuantificados con la ayuda de un fotómetro cada 15 minutos, y además se dibujó un mapa del sitio indicando los parches de vegetación del sotobosque aproximadamente 1 m sobre el suelo que recibieron el sol directo y la ubicación del macho. Cinco sitios donde desplegaban machos fueron marcados. El área total de cada sitio fue: sitio AC= 162,744 cm<sup>2</sup>; I= 72,702 cm<sup>2</sup>; O2= 76,655cm<sup>2</sup>; O4= 102,562cm<sup>2</sup>; O3= 63,256cm<sup>2</sup>. El área de

sombra y de sol de cada sitio era diferente cada 15 minutos, por lo tanto se consideraban como sitios en sí. Los sitios tuvieron formas rectangulares o cuadradas. Se rodearon con cintas plásticas que estaban marcadas a su vez cada 50 cm, como ayuda visual para determinar la posición del macho y tamaño de los parches de sol.

## RESULTADOS

### *1.1 Tamaños de machos residentes y machos reemplazantes.*

Al remover el macho residente manualmente se observó que en 21 de las 27 veces en que un macho reemplazó a otro, el macho reemplazante resultó con la cabeza mas pequeña que el macho residente ( $\chi^2=8.3$ ;  $p<0.05$ ; g.l.=1;  $n=27$ ). Los largos de las alas mostraron la misma tendencia (20 de las 27 veces) a un menor tamaño en machos reemplazantes ( $\chi^2=6.2$ ;  $p<0.05$ ; g.l.=1;  $n=27$ ).

El ancho de la cabeza resultó mayor en el macho residente primero (llámese al macho que defendía al principio el territorio) y se observó un decrecimiento gradual en el ancho de la cabeza de los reemplazantes ( $F=6.886$  con ANDEVA;  $p=0.002$ ; g.l.=2) (Fig. 2). El mismo patrón se observó para el largo del ala ( $F=3.292$  con ANDEVA;  $p=0.044$ ; g.l.=2) (Fig. 3)

Un 19.4% del total de machos marcados fueron recapturados. Al momento de ser recapturados algunos eran residentes de un sitio diferente al de captura y otros intrusos en donde antes eran residentes

## 1.2 Estímulos que desencadenan la persecución a un intruso.

### a. Patrón de vuelo y velocidad:

No hubo diferencias significativas en las reacciones de los machos residentes a si las alas estaban cerradas o abiertas, ni a la velocidad estática ( $G=1.816$ ;  $p=0.403$ ;  $g.l.=2$ ); lenta ( $G=3.667$ ;  $p=0.16$ ;  $g.l.=2$ ); o rápida ( $G=0.244$ ;  $p=0.931$ ;  $g.l.=2$ ).

Hubo una diferencia significativa en las reacciones de los machos con respecto a la velocidad del macho muerto ( $G=86.215$ ;  $p=0.000$ ;  $g.l.=4$ ) (Fig. 4). Los machos residentes persiguieron más al macho muerto cuando este fue pasado a una velocidad rápida de  $2m/0.5seg$  (Fig. 4), mientras las reacciones de no perseguir fueron más comunes cuando los machos muertos fueron pasados lentamente a  $2m/4seg$  o estático a  $0m/10seg$ .

### b. Tamaño de modelos artificiales:

Se encontraron diferencias significativas en las reacciones de los machos residentes a los modelos de diferentes tamaños ( $G=126.2$ ;  $p<0.000$ ;  $g.l.=15$ ). Se dieron más persecuciones largas a los modelo "D" y "C" cerca al tamaño natural de los machos (Fig. 5).

Se observó el comportamiento de cinco machos residentes durante 15 minutos cada/uno en el campo. Para cada macho se determinó la duración promedio de persecuciones de otros machos de la misma especie, y de intrusos de otras especies. Los machos residentes e intrusos al encontrarse comenzaban un vuelo espiral hacia el dosel que duraba algunos segundos. Las persecuciones de machos de la misma especie eran

más largas ( $12.1 \pm 6.02$  seg;  $n=5$ ) que las persecuciones de intrusos de otras especies ( $1.47 \pm 0.16$  seg;  $n=5$ ) ( $t$  pareada=3.9;  $g.l.=4$ ;  $p=0.018$ ).

### 1.3 Factores relacionados con la selección de un sitio.

Algunos machos fueron observados posándose en la vegetación del parche de sol que defendían para comer aparentemente de las gotas de excrementos de homópteros sobre las hojas y luego resumían su posición de defensa. Las hojas de vidrio colocadas en los sitios con machos recibieron más gotas ( $27.3 \pm 10.5$ /hoja;  $n=10$ ) que las hojas colocadas en los sitios sin machos ( $8.65 \pm 4.6$ /hoja;  $n=37$ ) ( $t$  de student=5.456;  $g.l.=9.9$ ;  $p=0.000$ ).

En los sitios con ambos parches de sol y sombra en donde se encontraron machos residentes ( $n=19$ ) el 71% del área total estaba en sombra y el 28.3% soleada. En cada uno de estos 19 sitios el macho se encontró en el área soleada ( $\chi^2= 19$ ;  $g.l.= 1$ ;  $p= 0.00001$ ). En días nublados no se encontró machos defendiendo los sitios que habitualmente defienden cuando está soleado ( $\chi^2= 8.61$ ;  $p=0.003$ ;  $g.l.= 1$ ). Entre los parches de sol en un sitio dado, los machos prefieren parches de sol grandes ( $20988.6 \pm 9290$  cm<sup>2</sup>;  $n=40$ ) que los pequeños ( $5256.4 \pm 6590$ cm<sup>2</sup>;  $n=202$ ) ( $t$  de student= -10.2;  $g.l.=47.1$ ;  $p=0.000$ ) como territorios.

En algunos días de observación que fueron nublados los machos se posaban en ramitas en el bosque y estaban inactivos.

Los machos de *O. funebris* atrapan a la hembra en vuelo ( $n=4$ ). Las cópulas observadas fueron muy escasas. Hubo un caso en que una hembra pasó por el sitio de un

macho residente y se pudo observar una aparente copula en vuelo que duró solo unos segundos. Luego casi inmediatamente un macho intruso entró al territorio y ambos el residente y el intruso comenzaron un vuelo en espiral que los llevó hasta el dosel. Mientras tanto la hembra todavía estaba posándose en las hojas aparentemente comiendo de gotas sobre la vegetación. Un macho más pequeño que el residente entró al territorio, se dirigió hacia la hembra, y aparentemente copuló con ella en vuelo. El macho residente al regresar atacó al macho pequeño y lo sacó del territorio. Mientras tanto otra hembra entró al territorio y copuló en vuelo unos segundos con el macho residente.

## DISCUSIÓN

Los machos de *Ocyptamus funebris* que defienden territorios fueron más grandes que los que los reemplazan cuando son removidos. Si este intruso que ahora era residente de dicho territorio era retirado, el territorio era enseguida ocupado por otro macho a su vez aun más pequeño que el anterior. Esto parece indicar que solo los machos grandes pueden ser residentes de un territorio.

Es probable que el tamaño del macho juegue un papel importante en la decisión de quien es el ganador del territorio, y quizás el vuelo en espiral es una forma de pelea en la que miden fuerzas. Pero estas ocurren tan rápido y se alejan hacia el dosel que es difícil observar detalles. En otros insectos casi siempre es el macho grande el que gana (Anderson 1994).

Los machos de *O. funebris* respondieron mas a los “intrusos” que se parecieron en tamaño a un macho de su propia especie y que se desplazaron con una velocidad rápida



(0.5seg/2m). Algunos machos de sirfidos (*Eristalis* sp. y *Volucella pellucens*) son capaces de calcular una trayectoria de intercepción de un objeto pasante (Collet y Land, 1978). Parecen “conocer” la velocidad a la que se desplaza una hembra de su especie, porque la mayoría de las trayectorias de intercepción realizadas por los machos se dieron a objetos que se parecían en tamaño y velocidad a hembras y machos de su propia especie (Collet y Land, 1978). Aunque es desconocido si los machos de *O. funebris* realizan una trayectoria de interceptación o una persecución, o una combinación de ambas, es obvio que pueden también distinguir objetos más semejantes a los otros individuos de su propia especie.

El conteo de gotas con las láminas de vidrio demostró que los machos están en donde cae una lluvia de gotas. Posiblemente están allí porque les permite recargar reservas de azúcares, o porque las hembras están atraídas también a estos sitios. Los machos de algunas especies de sírfidos consumen tanto polen como néctar o excremento de homópteros para cumplir con sus necesidades reproductivas y energéticas, es posible que la proporción entre estos dos alimentos varía según la especie debido a su comportamiento, género, tamaño y morfología bucal, pero el polen no libera energía tan rápido como el néctar o excremento de homópteros, ricos en azúcares, lo que es crítico para los machos territoriales con necesidades de energía (Gilbert 1981; Gilbert 1985). Los datos sugieren que los machos de *O. funebris* ejercen una territorialidad con defensa de recurso.

Los parches de sol en el bosque son preferidos por los machos de *O. funebris*. Pueden existir al menos tres razones para esta preferencia: que su posición en el parche de sol le facilite detectar hembras y machos intrusos; regular la temperatura del cuerpo; y

hacerse lucir (por ejemplo brillo en las alas). El sol puede jugar un papel importante en el comportamiento de los machos territoriales, como se ha reportado para otros insectos, los machos optan por un comportamiento de defensa de patrullaje y vuelo estático en días soleados, pero sin embargo en días nublados cambian de comportamiento y se perchan en la vegetación (Fischer y Fiedler, 2001). En algunos días de observación que fueron nublados los machos se posaban en ramitas en el bosque y estaban inactivos.. Ningún macho de *O. funebris* fue encontrado defendiendo territorios marcados en días nublados (seis días nublados). Sin embargo se observaron machos volando estáticos en sitios abiertos, lo que no es usual dentro de la reserva L. Oviedo. Estos machos volaban encima de un árbol (Rutaceae- cítrico) bastante infestado de áfidos. En otra ocasión, también en un día nublado, un macho fue observado desplegando en un sitio abierto (estacionamiento de la Escuela de Biología) pero cerca de un pequeño árbol cargado de flores amarillas en donde se observó hembras. Es posible, como se ha reportado para otras especies en clima templado, que los machos de *O. funebris* adopten estrategias de apareamiento diferentes dependiendo de las condiciones climáticas o simplemente exploten todas las posibilidades de apareamiento (Gilbert 1984; Maier y Waldbauer 1979).

## **AGRADECIMIENTOS**

Gracias a mis profesores del comité de tesis Dr. Paul Hanson, Dr. William Eberhard y Dr. Daniel Briceño por sus comentarios. Gracias a Ximena Miranda, Natalia Ramírez, JuLin Weng, Patricia Ortiz, Vivian Méndez, James Coronado, Leonora

Rodríguez y Kenji Nishida del Sección de Entomología de la UCR por sus comentarios, soporte y ayuda en fotos, estadística, filmaciones y dibujos. Gracias a Philippe Chappet por sus comentarios, soporte y sobretodo paciencia. Al fondo de esposas profesionales de Société des Produits Nestlé por la ayuda financiera.

## REFERENCIAS

- Anderson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Collet, T.S. y Land, M.F. 1975. Visual Control of Flight Behaviour in the Hoverfly, *Syritta pipiens* L. Journal of Comparative Physiology. Vol. 99: 1-66.
- Collet, T.S. y Land, M.F. 1978. How Hoverflies Compute Interception Courses. Journal of Comparative Physiology. Vol. 125: 191-204.
- Duffield, R.M. 1981. Biology of *Microdon fuscipennis* (Diptera: Syrphidae) with Interpretations of the Reproductive Strategies of *Microdon* Species found North of Mexico. Proceedings of the Entomological Society of Washington. Vol. 83 (4): 716-724.
- Fischer K. y Fiedler K. 2001. Resource-based Territoriality in the Butterfly *Lycaena hippothoe* and Environmentally Induced Behavioural Shifts. Animal Behaviour. 61: 723-732.

Gilbert F.S. 1981. Foraging Ecology of Hoverflies: Morphology of the Mouthparts in Relation to Feeding on Nectar and Pollen in Some Common Urban Species. *Ecological Entomology*. 6: 245-262.

Gilbert, F.S. 1984. Thermoregulation and the Structure of Swarm in *Syrphus ribesii* (Syrphidae). *OIKOS*. Vol. 42: 249-255.

Gilbert, F.S. 1985. Diurnal Activity Patterns in Hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology*. 10: 385-392.

Gilbert, F.S. 1986. Hoverflies. *Naturalists' Handbook* 5. Cambridge: Cambridge University Press.

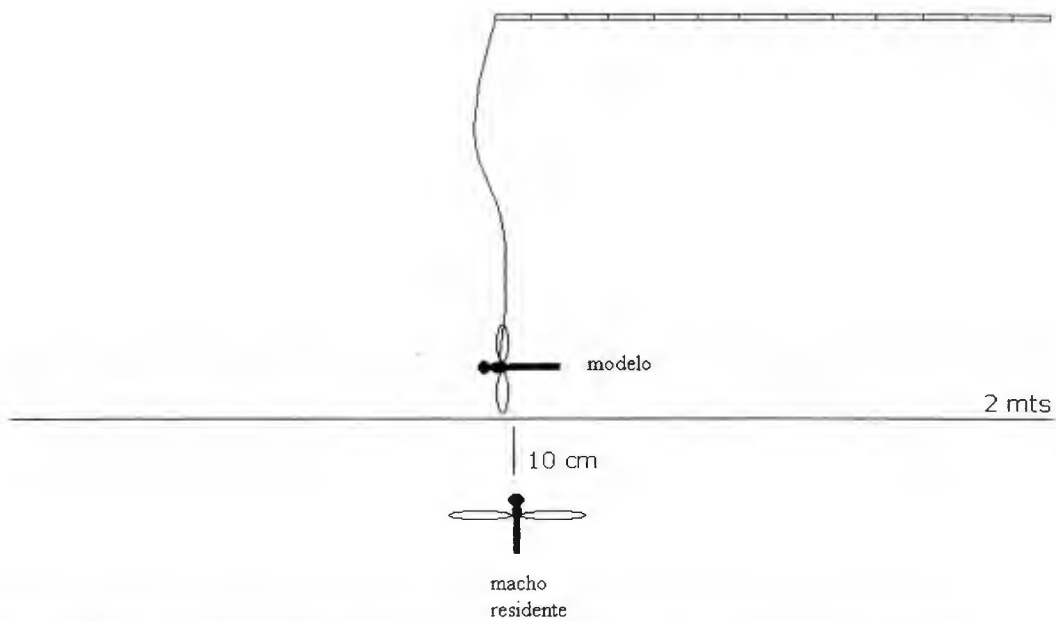
Mier, C.T. y Waldbauer, G.P. 1979. Dual Mate-Seeking Strategies in Male Syrphid Flies (Diptera: Syrphidae). *Annals of the Entomological Society of America*. Vol.72: 54-61.

Nielsen, T. 1966. Species of the genus *Helophilus* (Dip., Syrphidae) found in Jaeren, Rogaland. *Norsk Entomol. Tidsskr.* Vol. 13: 427-39.

Rotheray, G.E. 1993. Colour Guide to Hoverfly Larvae (Diptera: Syrphidae). *Dipterist Digest* No.9. Derek Whiteley, Sheffield, England and Royal Museum of Scotland.

Schneider, F. 1969. Bionomics and Physiology of Aphidophagous Syrphidae. Annual Review of Entomology. Vol. 14: 103-124.

Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.



**Fig. 1. Esquema de la presentación de los modelos a los machos que defendían territorios o residentes.**

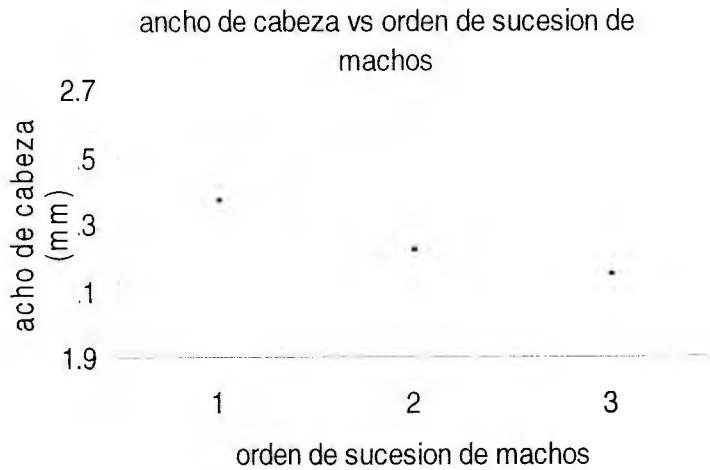


Fig. 2. Ancho de cabeza de residentes y reemplazantes (promedio $\pm$ DS). Ancho de la cabeza del macho residente o primero : promedio=  $2.4 \pm 0.2$ ,  $n=27$ ; macho reemplazante segundo o 2: promedio=  $2.2 \pm 0.2$ ,  $n=27$ ; macho reemplazante tercero o 3: promedio=  $2.1 \pm 0.2$ ,  $n=13$ .

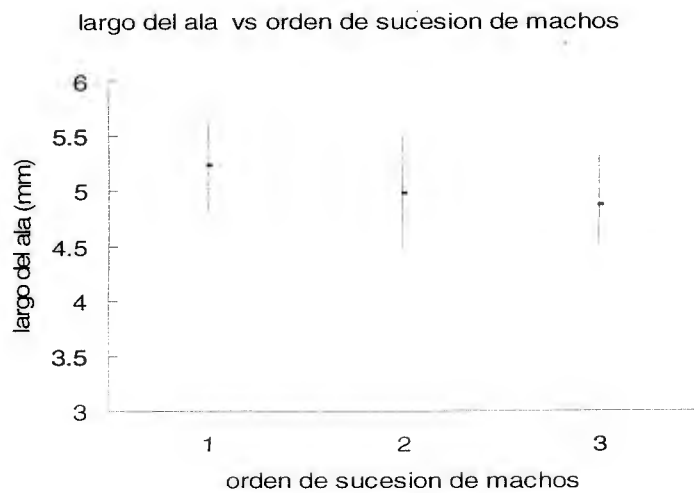


Fig. 3. Largo del ala de machos residentes y reemplazantes (promedio $\pm$ DS). Largo del ala del macho residente o primero: promedio=  $5.2 \pm 0.42$ ,  $n=27$ ; macho reemplazante segundo o 2: promedio=  $4.9 \pm 0.52$ ,  $n=27$ ; macho reemplazante tercero o 3: promedio=  $4.8 \pm 0.45$ ,  $n=13$ .

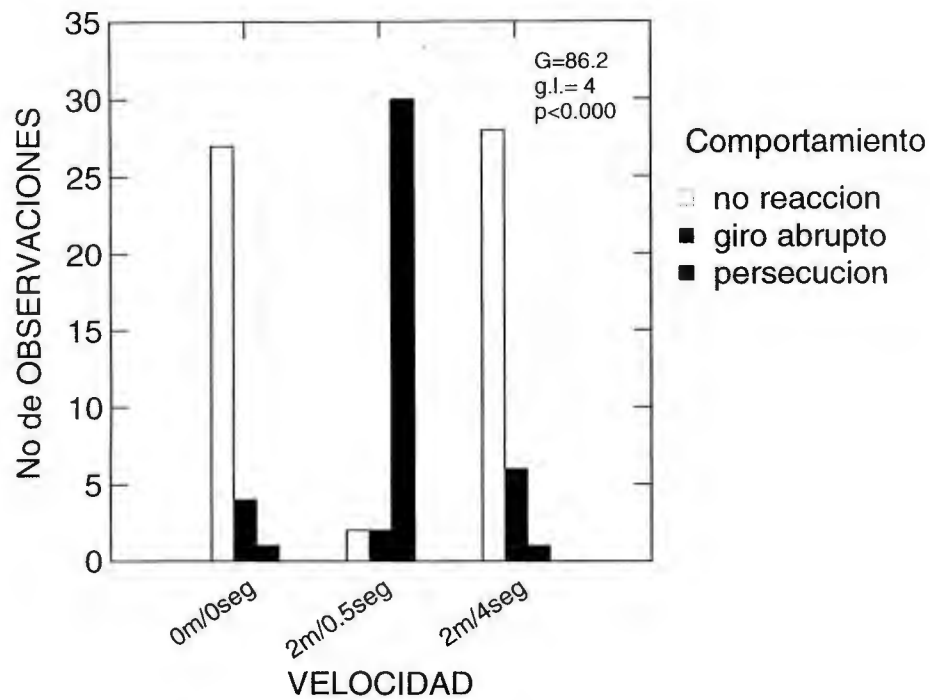


Fig.4. Comportamiento de los machos residentes hacia los machos “intrusos” muertos que fueron pasados frente a ellos a diferentes velocidades.



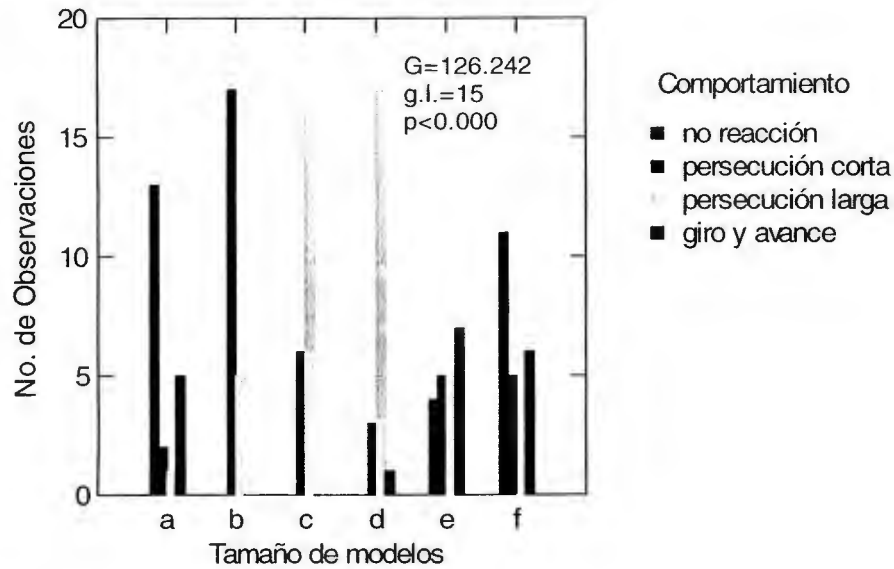


Fig.5. Comportamiento de los machos residentes a los diferentes tamaños de modelos de machos. El modelo D corresponde al tamaño de un macho promedio, A, B y C corresponden a medidas multiplicadas ocho, cuatro y dos veces por encima del promedio respectivamente. Los modelos E y F corresponden a 0.5 y 0.25 veces por debajo del promedio.

## Capítulo II

### Historia Natural y Comportamiento de *Ocyptamus* sp. (Diptera: Syrphidae), una larva cazadora de moscas.

#### RESUMEN

El comportamiento de depredación de la larva de una nueva especie de *Ocyptamus* se describe por primera vez. Es fuera de lo común, en que las larvas capturan dípteros adultos como comida. Las larvas de *Ocyptamus* sp. son encontradas en agregaciones de mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae) en hojas de cítricos. En el laboratorio el proceso de captura varía según el tamaño de la presa. Larvas inmovilizan las presas grandes tejiendo las patas de estas con unos hilos pegajosos provenientes de su regurgitado. Las larvas capturan presas pequeñas realizando un tiro rápido con la cabeza hacia la presa. Las secreciones de las ninfas de mosca blanca facilitan la captura, ya que atraen la presa a una distancia desde la cual la puede ser capturada por la larva.

*Descriptor:* Syrphidae, entomófago, ninfa de mosca blanca, melaza, mimetismo agresivo.

#### INTRODUCCION

Los sírfidos, llamados comúnmente moscas de las flores, son diversos en el neotrópico. El género *Ocyptamus* es uno de los mas grandes en el Neotrópico, contando con 300 especies, y las biología de las larvas son particularmente variadas y aun existen muchas especies cuyas biología larvales son desconocidas (Thompson y Zumbado, 2000).

La biología larval en sírfidos es muy variada. Esta comprende vida acuática y terrestre, en donde las larvas son filtradoras de materia orgánica en descomposición, fitófagas, o entomófagas (Rotheray 1993; Rotheray and Gilbert, 1999). Entre las larvas entomófagas algunas viven en nidos de insectos sociales alimentándose de sus larvas y pupas (Holldober y Wilson, 1990); depredan otros insectos sobre plantas, en su mayoría homópteros y estadios inmaduros de otros órdenes (Rotheray 1993; Rotheray y Gilbert, 1999). En todas estas la depredación se da en insectos de locomoción lenta. La larva, al hacer contacto con una presa como un áfido, la levanta, para evitar que esta escape y quizás

para evitar que la presa comunique alguna señal de alarma al resto de la colonia (Rotheray 1986).

La larva de *Ocyptamus* sp. se encuentra en agregaciones de ninfas de mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae) y es aquí en donde ocurren las capturas de presas. Los homópteros fitófagos se alimentan de savia de las plantas, ya sea floema o xilema. Los que se alimentan de floema excretan periódicamente una sustancia rica en carbohidratos llamado melaza (Gullan y Cranston, 2000). Una variedad de insectos vienen a alimentarse de esta secreción (Rotheray 1989). La larva de *O.* sp. es un depredador de moscas adultas. Captura sus presas con un regurgitado pegajoso cuando estas se acercan tocando su cuerpo con la probocis como alimentándose.

Con este estudio se describirá el ciclo de vida larval de *Ocyptamus* sp. y parte del comportamiento de captura de moscas adultas. El adulto será descrito en Ureña *et al.*, en prep..

## **METODOLOGIA**

Las observaciones de campo y laboratorio fueron realizadas durante noviembre 2000 y a inicio del 2002 en la ciudad universitaria Rodrigo Facio de la Universidad de Costa Rica en San Pedro Montes de Oca en Costa Rica a 1100 msnm.

### *Crianza de las larvas*

Las larvas fueron colectadas de árboles de cítricos en hojas con agregaciones de mosca blanca. Varios estadios larvales y huevos fueron traídos al laboratorio para ser criados. Para alimentar las larvas se utilizaron moscas *Drosophila* spp.

Las hojas con huevos o larvas eran colocadas por separado en platos petri (90 mm de diámetro) con un papel filtro Wathman ligeramente humedecido. Se colocaban moscas drosófilas como comida y se sellaba con papel parafina PARAFILM "M" (American National Can™) para evitar la entrada de hormigas y ácaros, y para mantener la humedad dentro del plato petri.

Una vez las larvas pupaban y eclosionaban como adultos, estos últimos eran alimentados por unas horas con una solución de agua y miel. Luego eran conservados en alcohol etílico al 70%. Especímenes testigos están depositados en el Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsonian en Washington DC, U.S.A. Así mismo algunas larvas fueron conservadas (ver Rotheray 1993 para método) para su descripción. Los parasitoides obtenidos de las larvas de *Ocyrtamus* sp. fueron depositados en la Colección de Insectos de la Escuela de Biología en la Universidad de Costa Rica.

Las moscas utilizadas en los experimentos fueron *Drosophila melanogaster* y *D. saltans* (Diptera: Drosophilidae).

El comportamiento de las larvas fue filmado en el laboratorio con una cámara SONY CCD-TR 3000. Acercamientos detallados del comportamiento se hicieron utilizando una cámara acoplada al estereoscopio (Javelin color CCTV modelo JE-3662RGB).

## RESULTADOS

*Adultos.*— Dos hembras fueron observadas en la naturaleza ovipositando en las hojas del cítrico con ninfas de mosca blanca. Algunas ovipositaron en colonias en donde ya existía otro huevo. Las hembras se acercaban a las hojas y se posaban. Luego con el abdomen parecían probar la superficie, hasta depositar un huevo. Los machos solo han sido

observados cuando eclosionan de los puparios. Su comportamiento en la naturaleza es desconocido.

*Huevo.*— El huevo mide  $0.87 \pm 0.038$  x  $0.32 \pm 0.02$  mm (n=6). Es blanco y presenta esculturaciones del corion como los huevos de otros sírfidos (Chandler 1968; Gilbert 1986) (fig. 1). En 2 de 14 hojas (28%), se encontró más de un huevo en una hoja con ninfas, pero nunca se encontró más de una larva en una hoja (n=41). Se observó una pequeña larva de I instar alimentándose de un huevo. El canibalismo en la subfamilia Syrphinae es común y se ejecuta en periodos de hambruna y posiblemente para eliminar competencia (Gilbert 1986; Schneider 1969; Chandler 1969). Una larva de Coccinelidae (Coleoptera) fue observada alimentándose de un huevo de *O. sp.*. Estas larvas de Coccinelidae fueron también observadas depredando huevos y ninfas de mosca blanca.

*Ciclo de vida larval.*— Las larvas eclosionan luego de aproximadamente tres días en el huevo (n=4), midiendo al momento de salir  $0.77 \pm 0.031$  mm de largo (n=5). Las larvas de instar I son blancas transparente y presentan cuerpos grasos blancos a lo largo del cuerpo. Fueron observadas alimentándose de las secreciones de las ninfas de mosca blanca. Cuando a estas larvas no se les suministró presas por un periodo de 48h después de haber eclosionado, estas (n=3) se alimentaron de las secreciones y presentan un crecimiento de  $1.27 \pm 0.063$  mm de largo. Las larvas de instares I y II capturaron moscas drosófilas, y demoraron aproximadamente 4-6h para consumirla (n=2). Con la captura de una sola presa grande, pueden pasar al siguiente instar. En el segundo instar los cuerpos grasos blancos a lo largo del cuerpo todavía son visibles pero la larva ahora tiene un color mas verduzco transparente.

La larva de instar III se describe en Ureña *et al*, *in prep*. Los cuerpos grasos blancos se concentran en la porción central de la larva, que es muy críptica gracias a su color verde transparente (fig. 2). Vistos a cierta distancia los cuerpos grasos blancos se confunden con las ninfas de mosca blanca, haciendo difícil identificar el borde del cuerpo de la larva. Las mudas son transparentes, menos el aparato bucal esclerotizado que es de color negruzco. La larva de tercer instar demoró mucho menos en consumir una drosófila (aproximadamente 30 minutos. En el campo se ha observado a larvas consumiendo moscas sarcófagidas, estratiómidos y neriidos , por periodos de aproximadamente 4h.

Las larvas pasan por un periodo de inactividad de aproximadamente 1 día antes de mudar y antes de pupar.

En larvas alimentadas solo con drosófilas, el ciclo larval tomó  $14.3 \pm 0.615$  días ( $n=6$ ). La larva es un depredador succionador, con un aparato bucal esclerotizado como un pico. Con este perfora el exoesqueleto de su presa y succiona su contenido. Para descartar el exoesqueleto vacío la larva lo deposita en la superficie de la hoja y con un movimiento de la cabeza, como si pateara una pelota de fútbol, lo lanza fuera de la hoja. Es posible que la larva se deshaga de esta forma del exoesqueleto y no lo deje donde lo devoró, como hacen otras especies depredadoras, para evitar crecimiento de hongos y bacterias sobre la colonia de ninfas debido a una acumulación de cadáveres.

De todas las larvas observadas ( $n=41$ ) ninguna fue encontrada en otra parte de la planta que no fuera las hojas con ninfas. Antes de pupar las larvas excretaron una sustancia oscura vaciándose así de los desechos provenientes de su alimentación durante su ciclo larval.

*Pupario.*— Las pupas en el campo ( $n=4$ ) se encontraban en los tallos verdes de la planta. El periodo de pupa en laboratorio tomó  $8 \pm 0$  días ( $n=13$ ). Tres días antes de la eclosión del

adulto, es posible ver a través del pupario los ojos, alas y patas con los colores similares a los del adulto. Si había un parasitoide dentro entonces el pupario tomaba una coloración oscura. Dos parasitoides hymenopteros fueron criados de los puparios: *Prosapicera* sp. (Figitidae) y *Paracarotomus* sp. (Pteromalidae). Como estos sírfidos fueron colectados como larvas en el campo, y los parasitoides emergieron de los puparios en el laboratorio, estos parasitoides parecen ser endoparasíticos koinobiontes. El tiempo para *Prosapicera* sp. en el pupario de *Ocyptamus* sp. fue de 23 días (n=1) y para *Paracarotomus* sp. fue de  $22.7 \pm 0.33$  días (n=3). Se registró un parasitismo de 9.75% (n=41).

*Comportamiento de Captura de la Larva.*— Cuando la larva es estimulada por el contacto de una presa regurgita una sustancia pegajosa (n=41). El uso de este regurgitado es evidente cuando se trata de capturar presas de gran tamaño. La larva al atacar escupe este regurgitado y teje las patas de la presa para inmovilizarla. Al inspeccionar presas capturadas se apreció los hilos que se habían endurecido en las patas (n=6) (fig. 3). Las veces en que la presa lograba escapar (n=4), esta quedaba en la superficie de la hoja con las patas pegadas de una manera que dificultaba su movimiento. A medida que pasa el tiempo el regurgitado parece endurecerse, ya que al tocarlos con una pinza ya no tenían una consistencia pegajosa si no mas bien sólida.

El tiro de la cabeza de la larva en el proceso de captura de la presa se realiza a una alta velocidad. Una larva de III instar capturó un drosofilido en un promedio de  $0.37 \pm 0.04$  segundos (n=12) (fig. 4).

Los intentos de criar a *Ocyptamus* sp. a partir de ninfas de mosca blanca o de áfidos fueron infructuosos (n=3), lo que se interpreta en esta nueva especie como un depredador obligatorio de moscas adultas.

## DISCUSION

Esta es la primera vez que se observa una larva sírfida que atrapa insectos de alta movilidad, como lo es una mosca. *Ocyptamus* sp. atrapa una variedad de adultos dípteros utilizando un regurgitado pegajoso y posiblemente un veneno. La larva parece ser un depredador obligado de moscas adultas y se encuentra en un sitio en donde las moscas llegan atraídas por otro alimento. Un tercer organismo está asociado a este mecanismo de depredación y son las ninfas de mosca blanca (Aleyrodidae) junto con sus secreciones azucaradas (ver Capitulo III). Larvas de otra especie de sírfidos conocida como *Dasysyrphus tricinctus* (G. Rotheray *personal communication*) también atacan moscas adultas, pero este comportamiento es oportunista y esta especie ha sido criada a partir de solo áfidos.

## AGRADECIMIENTOS

A mis tutores Paul Hanson, William Eberhard y Daniel Briceño por sus consejos y comentarios, a Manuel Zumbado, Graham Rotheray, Christian Thompson y William Wcislo por sus comentarios. A Vivian Méndez, Patricia Ortiz, Elizabeth Capaldi y Kenji Nishida por su apoyo. A Jorge Cevallos por las fotografías de microscopia electrónica.

## REFERENCIAS

Chandler, A.E.F. 1968. A Preliminary Key to Eggs of some of the Commoner Aphidophagous Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. Transactions of the Royal Entomological Society of London. Vol. 120. Pt. 8. Pp:199-218.



- Chandler, A.E.F. 1969. Locomotory Behaviour of First Instar Larvae of Aphidophagous Syrphidae (Diptera) after Contact with Aphids. *Animal Behaviour*. Vol. 17: 673-678.
- Gilbert, F.S. 1986. *Hoverflies. Naturalists' Handbook 5.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Gullan, P.J. y Cranston, P.S. 2000. *The Insects: an Outline of Entomology.* Blackwell Science Ltd, London.
- Holldober, B. y Wilson, E.O. 1990. *The Ants.* Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Rotheray, G.E. 1986. Colour, Shape and Defense in Aphidophagous Syrphid Larvae (Diptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 88: 201-216.
- Rotheray, G.E. 1989. *Aphid Predator. Naturalists' Handbook 11.* The Richmond Publishing Co. Ltd., Slough.
- Rotheray, G.E. 1993. *Colour Guide to Hoverfly Larvae (Diptera: Syrphidae).* Dipterist Digest No. 9. Derek Whiteley, Sheffield, England and Royal Museum of Scotland.
- Rotheray, G.E. and Gilbert, F.C. 1999. Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): Evidence from Larval Stages. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 127:1-112.
- Schneider, F. 1969. Bionomics and Physiology of Aphidophagous Syrphidae. *Annual Review of Entomology*. Vol. 14: 103-124.
- Thompson, F.C. y Zumbado, M. 2000. Flower Flies of the Subgenus *Ocyptamus* (*Mimocalla* Hull) (Diptera: Syrphidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. Vol. 102 (4): 773-793.

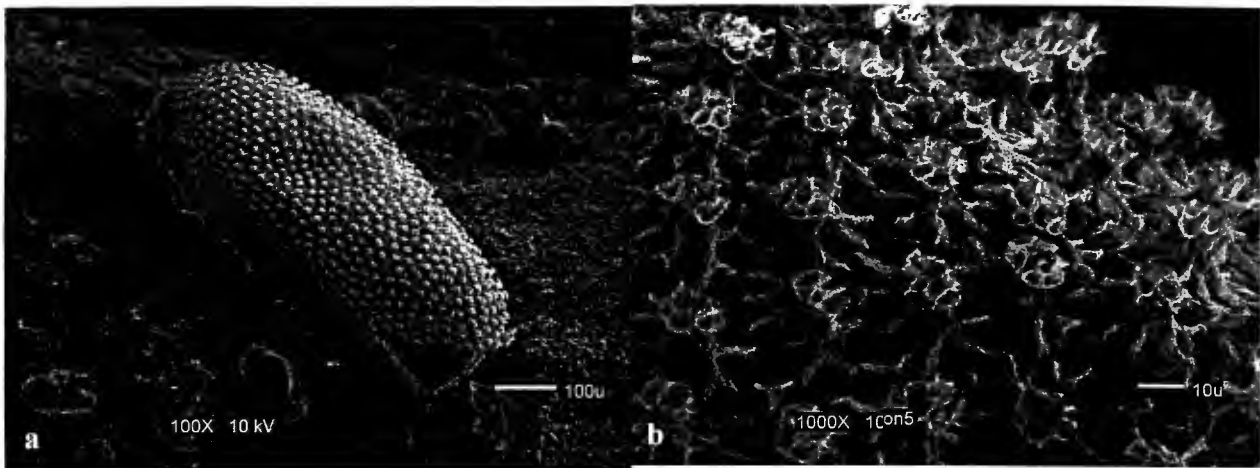


Fig. 1. a- Huevo de *Ocyrtamus* sp. en hoja de cítrico. b- Detalle de las esculturaciones observadas en la superficie del huevo (Microscopía electrónica del SEM en STRI).



Fig. 2. Larva de instar III de *Ocyrtamus* sp. en una hoja de cítrico junto con las ninfas de mosca blanca (Foto por Kenji Nishida).



Fig. 3. Patas de una mosca domestica con hilos pegajosos luego de ser cazada por una larva de *Ocyrtamus* sp. de instar III (Foto por Kenji Nishida).

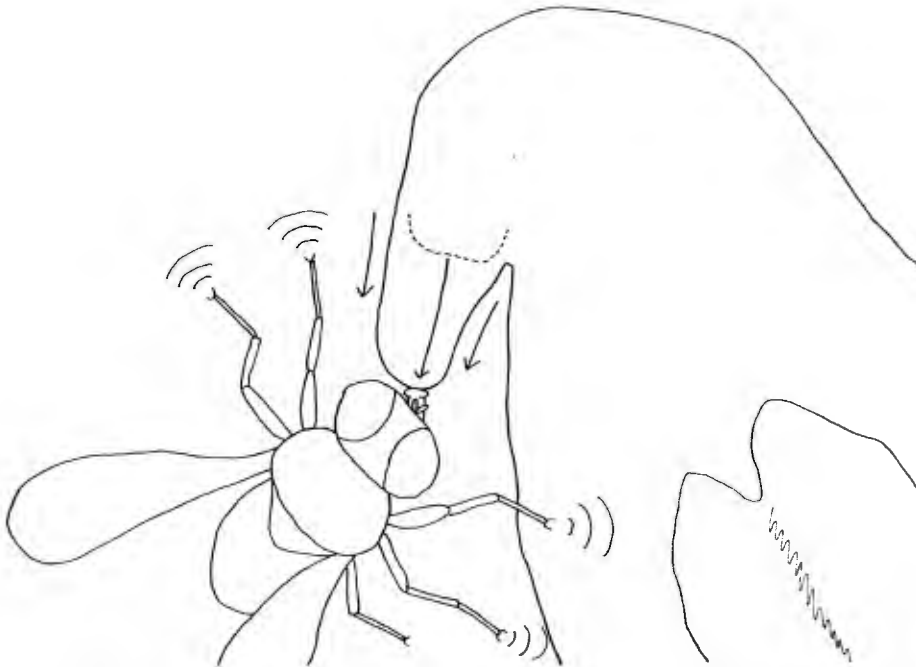


Fig. 4. Captura de una drosófila por la larva de *Ocyrtamus* sp. Una larva de instar III hace un tiro con la cabeza, para capturar la presa una vez que ha hecho contacto, en un promedio de  $0.369 \pm 0.039$  segundos ( $n=12$ ) para presas como moscas drosófilas.

## Capítulo III

### Comportamiento de depredación de la larva de *Ocyptamus* sp. (Diptera: Syrphidae), una cazadora de moscas, y descripción de su asociación con las ninfas de mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae)

#### ABSTRACT

The larva of *Ocyptamus* sp. hunts adult flies of a variety of families by striking them with its head, apparently using adhesive threads and immobilizing venom. The larvae are found on the leaves of *Citrus* in aggregations of whitefly nymphs (Hemiptera: Aleyrodidae). Because the larvae do not have legs, eyes or obvious weapons that would help them capture prey, their association with the secretions of the whitefly nymphs was evaluated. When a fly touches the larva the later regurgitates. The function and composition of this regurgitate is discussed. Under experimental conditions larvae with nymphs captured more prey than when alone. Larvae abandoned the leaves without nymphs (79.3%) and stayed if they were present (82.2%). Larvae experimentally washed and covered with nymphal secretions, but isolated from nymphs, did not capture significantly more prey than simply washed larva. The frequencies of contacts by prey were significantly higher in the presence of whitefly nymphs and their secretions. Contacts by prey were more frequent in the anterior and middle portions of the larvae and they lasted longer in the presence of nymphs and secretions. The data suggest that the larvae attract prey, and that the attraction may be facilitated by their association with the whitefly nymphs.

#### RESUMEN

La larva de *Ocyptamus* sp. caza moscas adultas de una variedad de familias dando un tiro con su cabeza, aparentemente usando hilos pegajosos y un veneno paralizante. Las larvas se encuentran en las hojas de cítricos con agregaciones de ninfas de mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae). Debido a que la larva no posee patas, ojos o armas obvias que le pudiesen ayudar a atrapar su presa, su asociación con las secreciones de las ninfas de mosca blanca fue evaluada. Cuando una mosca toca la larva esta regurgita. La función y composición de este regurgitado son discutidas. Bajo condiciones experimentales las larvas con ninfas capturaron más presas que sin ninfas. Las larvas abandonaron las hojas sin ninfas (79.3%) y se quedaron si las ninfas estaban presentes (82.2%). Las larvas lavadas experimentalmente y cubiertas con las secreciones de las ninfas, pero aisladas de estas, no capturaron significativamente más presas que las larvas simplemente lavadas. La frecuencia de los contactos por las presas fueron significativamente mayores en la presencia de ninfas y sus secreciones. Contactos por la presa fueron más frecuentes en la parte anterior y media del cuerpo de la larva y duraron más tiempo en la presencia de ninfas y sus secreciones. Los datos sugieren que la larva atrae las presas, y que esta atracción puede ser facilitada por su asociación con las ninfas de mosca blanca.

Descriptores: Syrphidae, eficiencia de captura, melaza, veneno.

## INTRODUCCION

### *Sistema depredador-presa*

La selección natural ha ido transformando la relación depredador-presa dando como resultado interacciones fascinantes en el mundo animal. Algunas presas escapan del depredador gracias al mimetismo. En varios casos la misma estrategia es explotada por el depredador para engañar a la presa: el depredador (mímica expedidor de señal) interfiere en el proceso de información recibida por la presa (recibidor de señal) gracias a su imitación de un modelo (modelo expedidor de señal) (Wickler 1968). Esta estrategia mimética que utiliza el depredador para minimizar su distancia con la presa, usando una señal atractiva para la presa se conoce como mimetismo agresivo (Zabka and Tembrock, 1986; Wickler 1968). El sistema mimético que se describirá está formado por tres compartimientos: una larva de sírfida (mímica), las heces azucaradas de ninfas de mosca blanca (modelo) y moscas adultas (recibidor de señal).

### *Sinopsis de la Historia Natural y Comportamiento de Ocyptamus sp.*

Las larvas de *Ocyptamus* sp. son encontradas en agregaciones de mosca blanca en hojas de cítricos (Ureña *et al*, in prep). Las larvas han sido observadas en el campo consumiendo dípteros adultos. En el laboratorio las larvas que capturan presas grandes tejiendo las patas de estas con unos hilos pegajosos provenientes de su regurgitado. Capturaron presas pequeñas realizando un tiro rápido con la cabeza en dirección hacia la presa.

Los homópteros que se alimentan de floema de las plantas, como los aleyrodidos, excretan periódicamente heces ricas en carbohidratos llamado melaza (Gullan y Cranston, 2000). Una variedad de insectos vienen a alimentarse de esta secreción que cubre las hojas (Rotheray 1989). Las secreciones de las ninfas de mosca blanca son parte de este mecanismo de captura ya que atraen la presa.

Las larvas de sírfidos depredadoras presentan mecanismos de defensa contra posibles depredadores, como parasitoides y hormigas, que consisten en regurgitar una sustancia pegajosa (Rotheray 1986; Thompson y Zumbado, 2000). Esto parece inmovilizar al atacante temporalmente. No se ha reportado indicios en la familia el uso de un veneno para capturar las presas.

Con este estudio se describirá el comportamiento y los mecanismos de captura y la asociación con las ninfas de mosca blanca.

## **METODOLOGIA**

Las observaciones de campo y laboratorio fueron realizadas durante noviembre 2000 y a inicio del 2002 en la ciudad universitaria Rodrigo Facio de la Universidad de Costa Rica en San Pedro Montes de Oca en Costa Rica a 1100 msnm. Las filmaciones de comportamiento fueron realizadas en los laboratorios del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en Panamá entre julio, agosto, septiembre y octubre de 2001.

### *Crianza de las larvas*

Las larvas fueron colectadas de árboles de cítricos en hojas con agregaciones de mosca blanca. Varios estadios larvales y huevos fueron traídos al laboratorio para ser criados. Para la crianza de las larvas se utilizaron moscas *Drosophila* spp.

Las hojas con huevos o larvas eran colocadas por separado en platos petri (90 mm de diámetro) con un papel filtro Wathman ligeramente humedecido. Se colocaban moscas drosófilas como comida y se sellaba con papel parafina PARAFILM "M" (American National Can™) para evitar la entrada de hormigas y ácaros, y para mantener la humedad dentro del plato petri.

El comportamiento de las larvas fue filmado en el laboratorio con una cámara SONY modelo CCD-TR 3000. Acercamientos detallados del comportamiento se hicieron utilizando una cámara acoplada al estereoscopio (Javelin color CCTV modelo JE-3662RGB).

### *Experimento I*

Para investigar la atracción que ejercía la presencia de ninfas y sus secreciones a las visitas de presas potenciales a las hojas, se utilizaron dos tipos de hojas de cítrico de similar tamaño: una con ninfas y una limpia (se llama así a una hoja sin ninfas, lavada e inspeccionada bajo el estereoscopio para eliminar ninfas). Ambas hojas fueron colocadas en platos petri (n=7) y se liberaron ocho moscas drosófilas. Se realizaron observaciones durante una hora. Cada dos minutos era anotado el número de moscas posadas sobre cada hoja.

### *Experimento II*

Para investigar el efecto de la presencia de ninfas de mosca blanca sobre la tasa de captura de presas, los contactos de la presa y el éxito de captura de las larvas se realizó otro experimento. Las larvas (n=29) eran sometidas a dos tratamientos, así que cada larva fue su propio control. En un plato petri se colocó una hoja con ninfas de mosca blanca y en otro se colocó una hoja limpia. Dentro del plato petri se liberaron 8 moscas. Las larvas fueron sometidas a los dos tratamientos experimentales en un orden aleatorio para evitar un efecto del orden de los tratamientos entre sí. Antes de colocar las larvas sobre las hojas eran lavadas con cinco gotas de agua destilada. Además, las larvas habían pasado la noche anterior sin presas. Los experimentos eran filmados por espacio de una hora.

### *Experimento III*

Es posible que las larvas se unten con las secreciones de las ninfas para poder atraer a las presas? Para responder esta pregunta se investigó en el laboratorio el efecto de la presencia de las secreciones en el cuerpo de la larva en la tasa de captura, el contacto de las presas y éxito de captura. Las larvas (n=29) fueron sometidas a 12 horas de hambruna, o sea, no presas desde la noche anterior. En este experimento hubo dos tratamientos. Dos platos petri con una hoja limpia cada uno y una larva lavada con 5 gotas de agua. Las larvas sin embargo eran diferentes: una de ellas había sido lavada y aislada de las ninfas desde la noche anterior, la otra lavada y puesta en contacto con las ninfas. Las larvas entonces eran colocadas en hojas limpias en platos petri y se liberaban



ocho drosófilas en su interior. El diseño experimental fue de "matched pairs", así que cada larva era sometida a los dos tratamientos y en un orden aleatorio.

### *Éxito de Captura*

Para conocer la eficiencia de un predador al capturar sus presas se utilizó el número de intentos de capturas exitosas por unidad de tiempo, en este caso una hora, dividido entre el total de intentos exitosos y fracasados en ese mismo periodo. En ambos experimentos II y III se midieron estas variables para todos los tratamientos. Los éxitos de captura fueron evaluados en cuatro situaciones dependiendo de dónde y cómo la presa hace el primer contacto:

**e.c. 1=** La presa hace primer contacto con su probocis en la parte media y/o posterior de la larva.

**e.c. 2=** La presa hace primer contacto con su probocis en la cabeza de la larva.

**e.c. 3=** La larva gira rápidamente hacia atrás para capturar presa que hace primer contacto con su probocis en la parte media y/o posterior de su cuerpo.

**e.c. 4=** La presa pasa por encima de la larva sin detenerse para hacer primer contacto con su probocis en el cuerpo de la larva.

### *Secreciones azucaradas de las ninfas de mosca blanca*

Las gotas de las heces de la ninfas de mosca blanca fueron coloreadas con un tinte azul no tóxico marca McCormick ("Food Color and Egg Dye") en el laboratorio. Con una micro pipeta se acercaba a la boca de la larva hasta que ingiriera las secreciones

teñidas a voluntad. Cuando ésta las ingería se le presentaban presas justo después para observar si la larva regurgitaba las secreciones azucaradas cuando estaba atacando presas.

#### *Larvas aisladas de ninfas*

Se recolectaron 10 huevos y se aislaron completamente de las ninfas. Cuando eclosionaron las larvas (entre uno a dos días) fueron colocadas por separado en platos petri en hojas con ninfas y no se les aprovisionó con moscas. Al segundo día se registró el crecimiento midiendo el largo de cada larva y se les agregó cinco moscas drosofilas.

#### *Regurgitado pegajoso*

Un análisis de azúcares, con un revelador llamado *Anisaldehido-Ácido sulfúrico para azúcares, esteroides y terpenos* (ver Manual Merck 1972 para preparación), fue realizado al regurgitado pegajoso que produce la larva al ser estimulada por el contacto de una presa. El revelador Anisaldehido-Ácido sulfúrico para azúcares no indica que tipo de azúcar es, solo revela la presencia de esta. Las larvas fueron colocadas junto con presas bajo el estereoscopio, al momento de que la larva regurgitaba, este era colectado con una micro pipeta. También se recolectaron muestras de las secreciones ninfales para el mismo análisis. Se utilizaron dos larvas y se tomaron dos muestras a cada una, dos muestras de secreciones de azúcares y azúcar industrial (sacarosa). Las muestras fueron diluidas en dos gotas de acetato de etilo y colocadas en placas de sílica-gel Baker-Flex. Para correr las muestras se utilizó un sistema de Hexano-Acetato de Etilo 3:2, 8:2, 6:4 y también un sistema de Acetato-Metanol 8:2.

En todos los experimentos se utilizaron larvas de III instar, que es el estadio más grande. Las moscas utilizadas en todos los experimentos fueron *Drosophila melanogaster* y *D. saltans* (Diptera: Drosophilidae).

### *Veneno Paralizante*

Para investigar la presencia de un veneno paralizante que la larva podría inyectar en la presa, 17 larvas eran colocadas junto con sus ninfas sobre hojas y con moscas drosófilas como presas. Una vez que la larva atrapaba una presa, se permitía un tiempo de "mordida" de 10, 20-30, 30-40 y 40-50 segundos. Luego las presas eran retiradas con un fórceps y su reacción era monitoreada en todos los casos 1, 5 y 15 minutos después de la "mordida".

## **RESULTADOS**

### Experimento I

*Efecto de la presencia de ninfas de mosca blanca en la presencia de moscas-presas en las hojas:*

El número de moscas presentes en la hoja con ninfas fue mayor que el de la hoja limpia (fig. 1). Cada dos minutos hubo un promedio de 2.25 moscas presentes en las hojas con ninfas y un promedio de 0.35 moscas presentes en las hojas sin ninfas.

## Experimento II

### *Efecto de la presencia de ninfas de mosca blanca*

Las larvas colocadas en hojas limpias abandonaron la misma y caminaron por el plato petri más que las larvas colocadas en hojas con ninfas (fig. 2). Debido a esta situación se trabajó con una submuestra en donde solo se analizaron datos de las larvas que permanecieron en las hojas.

El número de capturas de las larvas sobre hojas con ninfas/larva fue mayor que con las capturas que ocurrieron sobre hojas limpias/larva ( $t$  pareada = -2.712;  $p = 0.042$ ;  $n = 6$ ) (fig. 3). En cuanto a la presencia de las posibles presas en los dos tipos de hojas con larvas se encontró una tendencia casi significativa ( $F [1/5] = 6.45$ ;  $p = 0.052$ ) (fig. 4). Las moscas tendían a estar más presentes en la hoja con ninfas/larva.

No se encontraron diferencias entre estar o no con las ninfas en cuanto a que la presa haga primer contacto en la cabeza, parte posterior y media del cuerpo de la larva. Se encontró, sin embargo, que hay un número de contactos mayor en la cabeza y parte media que en la parte posterior de la larva ( $\chi^2 = 14.5$ ;  $g.l. = 2$ ;  $p = 0.001$ ) (fig. 5).

Los éxitos de captura fueron significativamente mayores cuando las ninfas estaban presentes junto con las larvas en las situaciones 1 (presa toca parte posterior y media del depredador) y 2 (presa toca la cabeza del depredador) ( $\chi^2 = 5.6$ ,  $g.l. = 1$ ,  $p = 0.025$  y  $\chi^2 = 16$ ,  $g.l. = 1$ ,  $p = 0.005$  respectivamente) (Cuadro 1). Sin embargo no se observó ningún éxito en la situación 3 (depredador gira su cuerpo rápidamente para capturar presa en parte media o posterior de su cuerpo) y 4 (presa toca cuerpo del depredador sin detenerse a probar). Las larvas parecen tener más éxito capturando cuando la presa toca la boca que cuando toca la parte media o posterior de su cuerpo.

### Experimento III

#### *Efecto del contacto previo de las larvas con las secreciones de las ninfas*

Al igual que el experimento anterior las larvas abandonaban las hojas limpias, así que solo se analizaron datos de aquellas que permanecieron en las hojas en ambos tratamientos. El contacto previo de las larvas con ninfas no tuvo efecto sobre las capturas ( $t$  pareada = -1.246;  $p = 0.24$ ;  $n = 10$ ) (fig. 6). Sin embargo, el promedio de la presencia de presas en las hojas con larvas que estuvieron en contacto con las ninfas fue significativamente mayor que el promedio de visitas a las hojas de larvas sin contacto con las ninfas ( $F [1/9] = 7.109$ ;  $p = 0.026$ ) (fig.7).

Al igual que en el experimento II, no se encontraron diferencias entre si la larva estuvo en previo contacto o no con las ninfas en cuanto a que la presa haga primer contacto en la cabeza, parte posterior y media del cuerpo de la larva. Pero también aquí se observó un número mayor de contactos realizados por las presas hacia la cabeza y parte media de la larva ( $\chi^2 = 41.2$ ;  $g.l. = 2$ ;  $p < 0.000$ ).

En ausencia de ninfas y con una larva que ha estado en contacto previo con las secreciones de estas versus uno que no ha estado, los éxitos de captura no resultaron significativamente diferentes en las situaciones 1 (presa toca parte posterior y media del depredador) y 2 (presa toca la cabeza del depredador) ( $\chi^2 = 0.34$ ,  $g.l. = 1$ ,  $p = 0.6$  y  $\chi^2 = 0.58$ ,  $g.l. = 1$ ,  $p = 0.5$  respectivamente) (Cuadro 2). Tampoco se observaron éxitos en las situaciones 3 (depredador gira su cuerpo rápidamente para capturar presa en parte media o posterior de su cuerpo) y 4 (presa toca cuerpo del depredador sin detenerse a probar) a pesar de que se observaron más intentos que en el experimento anterior. La larva parece tener dificultad en capturar una presa que pasa caminando sin detenerse y también cuando

gira su cuerpo hacia atrás, sin embargo, logró capturar la presa si esta se detenía y hacia primer contacto con su cabeza, parte media y/o posterior de su cuerpo.

### *Larvas aisladas de ninfas*

Se registró un crecimiento cuando las larvas estuvieron únicamente con las secreciones de ninfas (ver ciclo larval en Ureña *en prep.*). Unas 7/10 larvas murieron a los dos días de aislamiento de las ninfas aunque el suministro de las presas fue constante. Tres larvas lograron sobrevivir y cazar. Al volver a inspeccionar las hojas limpias se encontraron escamas (Hemiptera: Coccidae) sobre las hojas, que no habían sido eliminadas de las hojas limpias.

### *Análisis de Azúcares en regurgitado*

Las larvas tomaron las secreciones de las ninfas coloreadas con tinte McCormick *ad libitum*. El color azul del tinte, se observó claramente a través del cuerpo de la larva es dos estructuras a los lados del intestino posterior. Cuando la larva fue estimulada por el contacto con una presa, el color azul no salió junto con el regurgitado. Sin embargo los análisis químicos de azúcares en el regurgitado resultaron positivos.

### *Veneno Paralizante*

No se encontró un patrón en el efecto de duración de la mordida en las reacciones de las moscas. Por lo tanto se combinaron los datos de las reacciones de las moscas luego de las mordidas (fig. 8). Después de un minuto 84% de las presas todavía se movían, movían las patas y alas o caminaban. Unos cinco minutos después de ser

removidas de las larvas esta relación se invirtió resultando en un 15% que presentaban un movimiento y un 84% con ausencia de movimiento. Después de 15 minutos 100% de las presas no se movían. No mostraron ningún signo de recuperación horas después.

### *Comiendo secreciones de ninfas*

Las larvas de *Ocyptamus* sp. se alimentan de vez en cuando de estas secreciones, pero murieron cuando se intentó criarlos a partir de este alimento solamente (n=4). No se les observó consumiendo las ninfas.

## **DISCUSION**

Las moscas son atraídas a las hojas infestadas de ninfas de mosca blanca y las larvas mismas se comportan diferentes cuando son colocadas en hojas infestadas o en hojas limpias. Las larvas colocadas en hojas limpias sin ninfas caminan alrededor del plato petri y paran de caminar cuando encuentran una hoja con ninfas (*pers. obs.*). Las larvas aparentemente se dan cuenta de la presencia o ausencia de las ninfas, y abandonan las hojas en donde la captura de presas es menos probable. Ya que es un cazador pasivo, o sea que no persigue a su presa, su asociación con las ninfas de mosca blanca es importante porque representan el atrayente que acerca a la presa a una distancia de captura.

La presencia de las secreciones azucaradas provenientes de las ninfas de mosca blanca y las ninfas mismas parece incrementar las visitas de las moscas aun cuando la larva está presente. La tasa de captura de la larva se ve incrementada por la presencia de

ninfas. En el campo se pudo observar un gran número de hormigas colectando las gotas azucaradas y en el laboratorio se observó a la larva consumiendo una hormiga.

Las larvas de algunos sírfidos depredadores emiten un regurgitado pegajoso para defenderse de hormigas que se acercan a las colonias de áfidos atraídas por la melaza (Gilbert 1986). También utilizan este método de defensa para inmovilizar a los parasitoides (Rotheray 1986). En el caso de *Ocyrtamus* sp. el regurgitado se utiliza también en la captura de presas.

La larva predadora es más exitosa capturando presas en presencia de ninfas y cuando el contacto realizado por la presa se da en la parte media hacia adelante de la larva. Hay que notar que todas las capturas se dieron cuando la presa estaba en contacto con la boca pero el inicio de este contacto pudo haber sido en otra parte del cuerpo de la larva como es en la situación 1 (la presa toca parte posterior y media del depredador). La larva no es más o menos efectiva en sus capturas si ha estado en contacto con las ninfas previamente, independientemente de que tipo de contacto hizo la presa con el cuerpo de la larva, pero si es más efectiva en presencia de ninfas. Este resultado revela la importancia de la presencia de las ninfas en todo el mecanismo de captura de la presa, quizás debido a que su presencia asegura un suministro constante de secreciones azucaradas que la larva puede utilizar.

La prueba de veneno paralizante constituye la primera evidencia de este tipo de sustancias en la familia Syrphidae. A pesar de que algunas presas en el experimento eran mordidas solamente 10 segundos el resultado fue la inmovilidad sin recuperación posterior. Aun en observaciones de campo en donde la larva capturaba presas tres veces su tamaño, al poco tiempo luego de la captura no se observaba que la presa peleara para



liberarse. Esta arma es muy beneficiosa para una larva ciega y sin patas que captura presas tan móviles. En otros insectos que paralizan a su víctima, el veneno mal inyectado o insuficiente puede provocar movimientos de escape en la víctima, en vez de la parálisis parcial o permanente (Steiner 1984). Además parece que la cabeza es el lugar importante de inyección ya que influye en las neuronas que activan el movimiento de escape rápido (Steiner, 1984). La captura de las moscas se dio por su cabeza en todos los casos observados en *Ocyptamus* sp., sabiendo que la larva no puede ver la cabeza de su presa, el mecanismo de captura (la presa prueba con su proboscis la cabeza de la larva) parece facilitar el efecto de un posible veneno al “desconectar” el movimiento de escape de la presa.

Es importante notar la cantidad mayor de contactos por la presa que se registraron hacia la parte anterior-media del cuerpo de la larva independientemente de los tratamientos. Si este sesgo se debe a que la larva posee un atrayente, se desconoce su origen. Los resultados de las pruebas de azúcares realizados al regurgitado muestran la presencia de azúcar, pero no se sabe si es el mismo azúcar presente en las secreciones de las ninfas y si juega un papel como atrayente.

Ya que en la tinción de azul de las secreciones de las ninfas que fueron consumidas por las larvas no se observó que el color saliera con el regurgitado, quedan en el aire preguntas como cuál es su composición y si tiene más de una función en el mecanismo de captura.

El lobo con piel de oveja es la definición más simple del mimetismo agresivo. Consiste en el uso de mecanismos químicos o físicos por un predador que se sirve de estos para engañar a la presa, haciendo que la presa se aproxime al predador atraída ya

sea por posibilidades de cópula o alimentos. Al observar más la presencia de las moscas en las hojas con larvas que habían tenido previo contacto con las ninfas y sus secreciones, se puede sospechar de la utilización por las larvas de estas secreciones como un señuelo para atraer sus presas. Otro sistema mimético, llamado “enmascaramiento”, consiste en la alteración de la señal química que se emite mediante la adición de señales químicos de otra fuente, así entonces se interfiere en la correcta identificación realizada por una presa o un depredador (Stowe 1988). Si la larva de sírfido produce las secreciones azucaradas similares a las heces de mosca blanca entonces estaríamos hablando de mimetismo agresivo. Si por el contrario, la larva, no produce pero usa las heces de las ninfas se debería considerar llamar este sistema como enmascaramiento.

Otro aspecto que queda por resolver es el efecto que tiene la presencia de la larva en la sobrevivencia de las ninfas. Larvas de Coccinelidos han sido observadas depredando tanto las ninfas como los huevos de sírfido. Qué sucede cuando esta presente una larva? Estos resultados nos dirían si existe o no una relación larva-ninfas más compleja que lo que se sabe hasta el momento.

Los cuerpos grasos blancos de la larva de instar III se concentran en la porción central de la larva, que es muy críptica gracias a su color verde transparente. Vistos a cierta distancia los cuerpos grasos blancos se confunden con las ninfas de mosca blanca, haciendo difícil identificar el borde del cuerpo de la larva (Ureña *et al*, *in prep.*). Es la larva beneficiada por cripsis física de las ninfas de mosca blanca? Cuales son esos beneficios?

El hecho de que la larva no sobrevive al ser alimentada solo con secreciones de ninfas de mosca blanca sugiere que la larva es un depredador obligatorio. Pero también

el hecho de que se registró un crecimiento a base de las secreciones de las ninfas cuando las larvas eran pequeñas sugiere que las larvas se sirven de alimento facultativo de estas secreciones y que es posible que la disponibilidad de estas les ayuden en periodos cortos de hambruna.

La mayoría de las larvas predadoras de la familia Syrphidae se alimentan de áfidos, insectos escamas y moscas blancas. Se supone que esto fue el comportamiento de un ancestro de *O. sp.* en el cual surgió la depredación sobre moscas. El descubrimiento de una especie que no depreda a la mosca blanca, si no mas bien la usa para atraer moscas es nuevo y sorprendente. Aun más sorprendente es que estas larvas ciegas y sin patas son capaces de capturar unas presas tan grandes y móviles. Además esta presa es a veces tres veces más grande que la larva. La evidencia indirecta sugiere que la larva inyecta un veneno en su presa. Si se confirma que la larva inyecta un veneno en su presa sería el primer ejemplo de la presencia de veneno en una larva de Syrphidae.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis tutores Paul Hanson, William Eberhard y Daniel Briceño por sus consejos y comentarios, a Manuel Zumbado, Graham Rotheray, Christian Thompson, Nélica Gómez y William Weislo por sus comentarios. A Vivian Méndez, Patricia Ortiz, Elizabeth Capaldi y Kenji Nishida por su apoyo. A Nelly Rivas y Nyree Abad por realizar los análisis de azúcares en el Laboratorio de Productos Naturales con Actividad Biológica de la Universidad de Panamá.

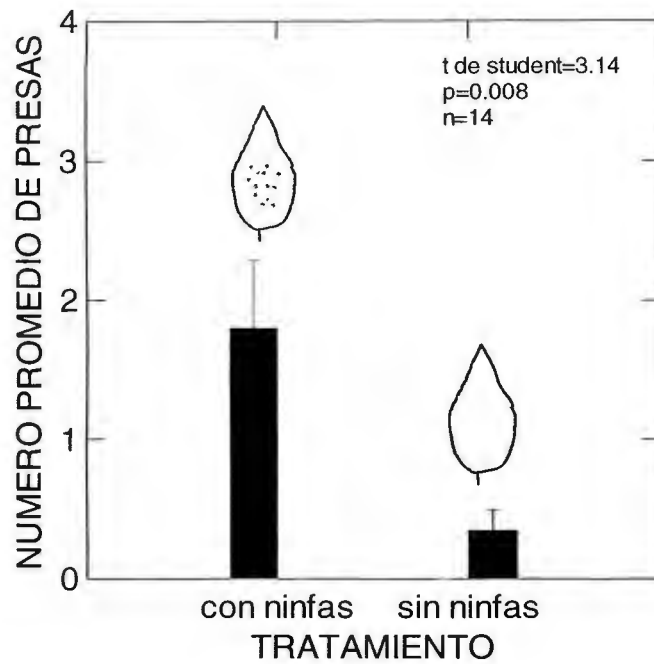
**REFERENCIAS**

- Gilbert, F.S. 1986. Hoverflies. Naturalists' Handbook 5. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gullan, P.J. y Cranston, P.S. 2000. The Insects: an outline of entomology. Blackwell Science Ltd, London.
- Manual Merck 1972, Alemania.
- Rotheray, G.E. 1986. Colour, Shape and Defense in Aphidophagous Syrphid Larvae (Diptera). Zoological Journal of the Linnean Society. 88: 201-216.
- Rotheray, G.E. 1989. Aphid Predator. Naturalists' Handbook 11. The Richmond Publishing Co. Ltd., Slough.
- Steiner, A.L. 1984. Why can Mole Crickets Stung by *Larra* wasps (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae) Resume Normal Activities? The Evolution of Temporary Paralysis and Permanent Deactivation of the Prey. Journal of the Kansas Entomological Society. Vol. 57 (1): 152-154.
- Stowe. M.K. 1988. Chemical Mimicry. In Spencer, K. (ed.), The Chemical Mediation of Coevolution. Pergamon Press, NYC.

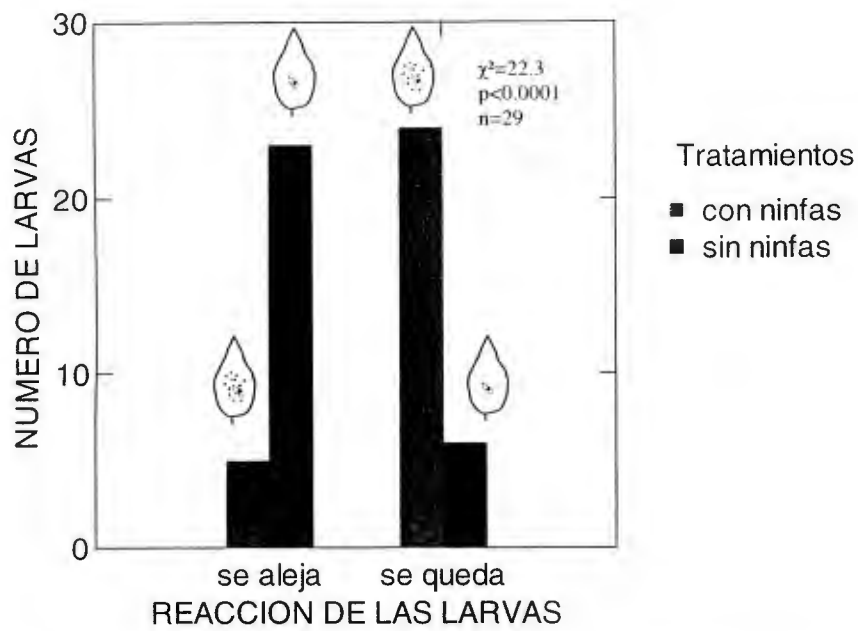
Thompson, F.C. y Zumbado, M. 2000. Flower Flies of the Subgenus *Ocyptamus* (*Mimocalla* Hull) (Diptera: Syrphidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington. Vol. 102 (4): 773-793.

Zabka, H. And Tembrock, G. 1986. Mimicry and Crypsis- A Behavioural Approach to Classification. Behavioural Processes. 13: 159-176.

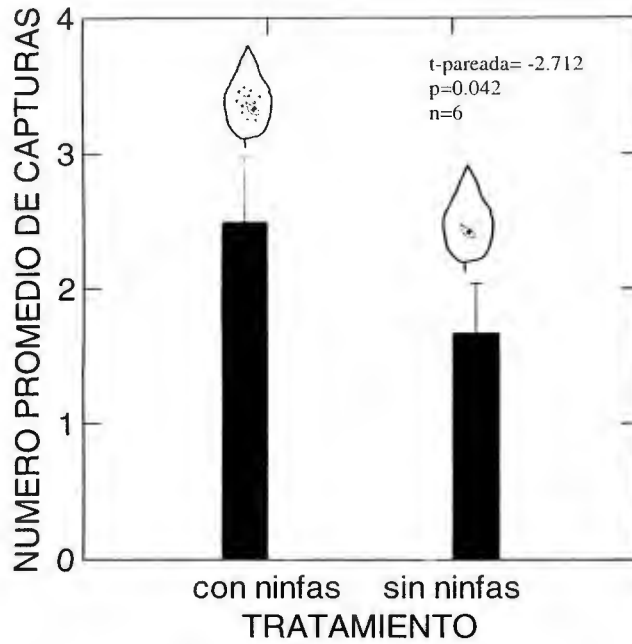
Wickler, W. 1968. Mimicry in Plants and Animals. Wiedenfeld and Nicholson Press, London.



**Fig. 1.** *Experimento I.* Las moscas drosófilas, estuvieron presentes más en las hojas con ninfas. Encima de las barras se da una representación grafica de los tratamientos.

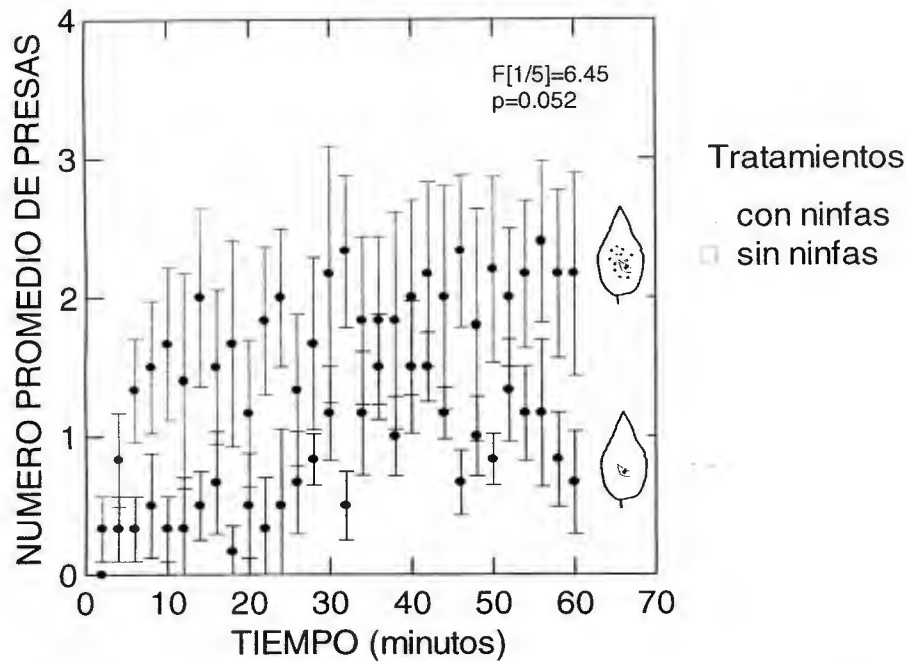


**Fig. 2.** *Experimento II.* Las larvas abandonaron mas las hojas sin ninfas y se quedan en las hojas con ninfas.

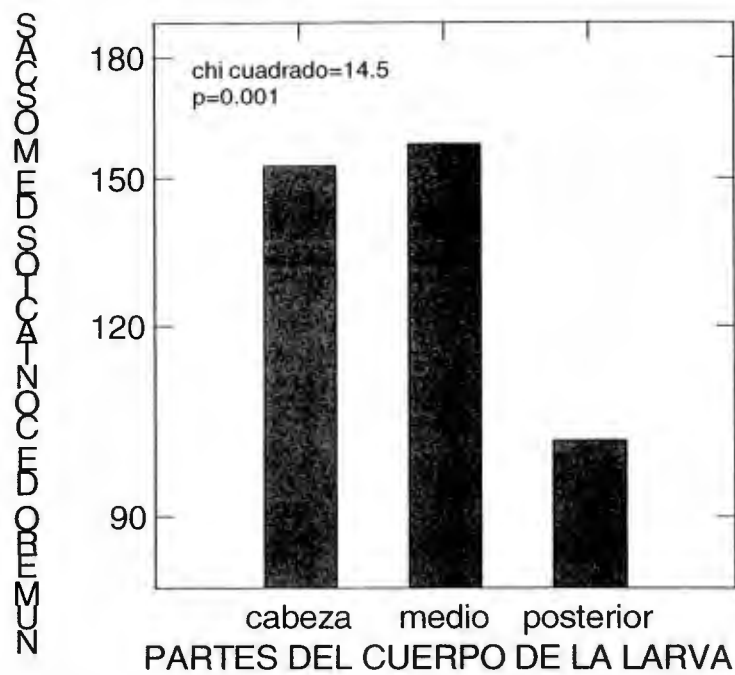


**Fig. 3.** *Experimento II.* Las 6 larvas que experimentaron los dos tratamientos capturan mas presas en hojas con ninfas. Encima de las barras se da una representación grafica de los tratamientos.

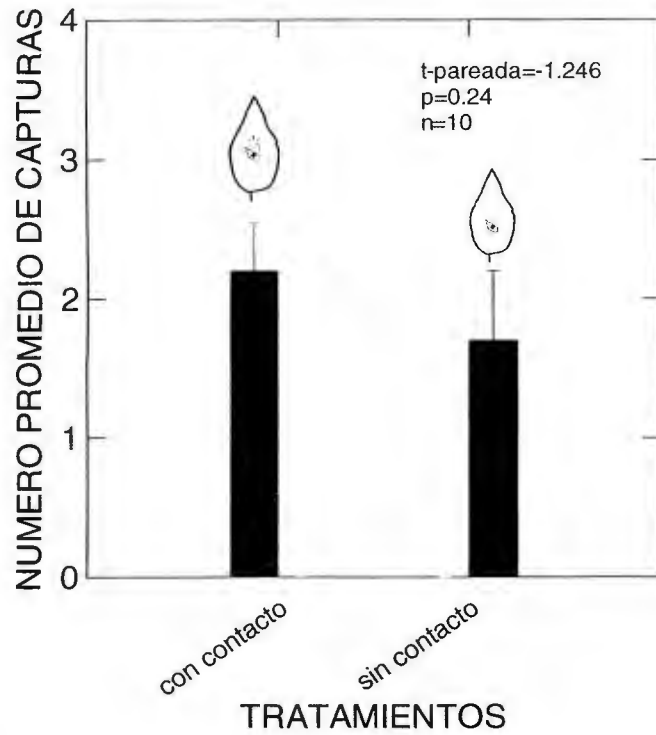




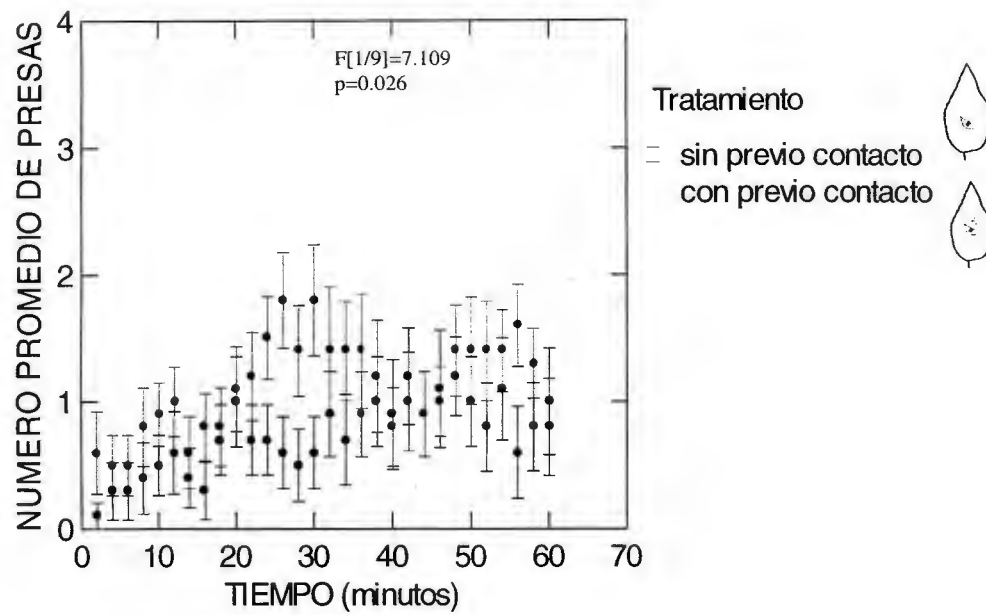
**Fig. 4.** *Experimento II.* Número de presas presentes en las hojas con y sin ninfas pero en presencia de larvas. La diferencia en cuanto al número promedio (promedio  $\pm$  error estándar) de las moscas-presas presentes en las hojas con o sin ninfas es casi significativa. A pesar de esto en la gráfica se observa una tendencia hacia un mayor número de presas presentes en las hojas con ninfas.



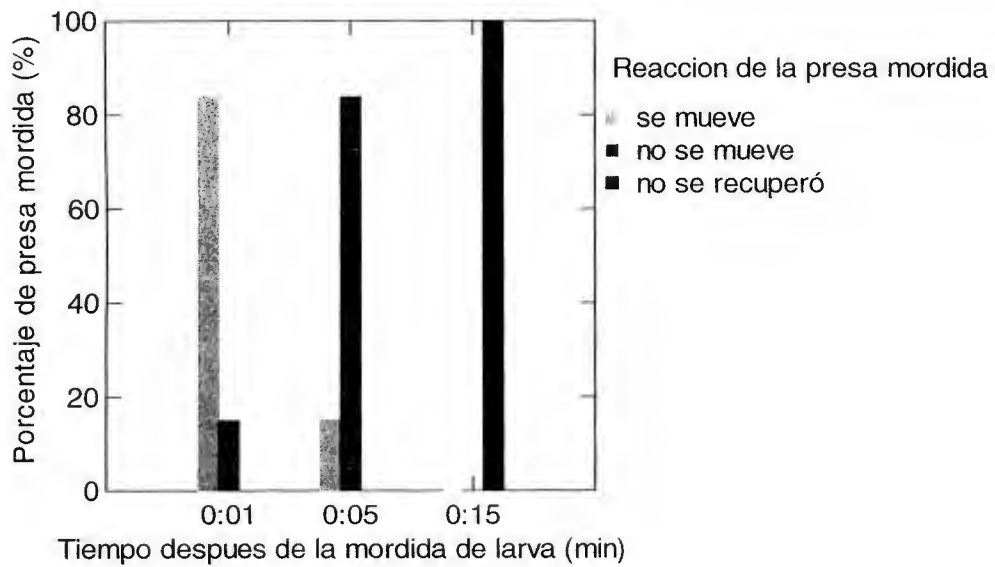
**Fig. 5.** *Experimento II:* Distribución de contactos realizados por las presas en las diferentes partes del cuerpo de la larva de *Ocyptamus* sp.



**Fig. 6.** *Experimento III.* Las larvas con contacto previo reciente con ninfas cazan igual número de presas que las larvas sin contacto previo reciente con ninfas.



**Fig. 7.** *Experimento III.* El número promedio de presas presentes en las hojas + larvas con previo contacto con ninfas es mayor que en las hojas + larvas sin previo contacto con ninfas. Número promedio de presas: promedio  $\pm$  error estándar.



**Fig. 8.** Las moscas-presas mordidas por las larvas gradualmente se inmovilizan (los datos de todas las duraciones de mordidas se combinaron). Tampoco mostraron signos de recuperación al ser monitoreadas hasta el día siguiente.

Situación	Con ninfas en las hojas			Sin ninfas en las hojas		
	#éxitos	#fracasos	Éxito de captura	#éxitos	#fracasos	Éxito de captura
e.c. 1	5	12	29.4%	5	31	13.9%
e.c. 2	10	5	66.7%	5	13	27.8%
e.c. 3	0	0	0%	0	1	0%
e.c. 4	0	12	0%	0	29	0%

**Cuadro 1. Experimento II.** Los 4 éxitos de captura (e.c.) indican situaciones de intentos de captura diferentes : e.c.1= la presa toca parte posterior y media del depredador ; e.c.2 : la presa toca la cabeza del depredador ; e.c.3 : depredador gira cuerpo rápidamente para capturar presa en parte media o posterior de su cuerpo ; e.c.4 : presa toca cuerpo de depredador sin detenerse a probar.

Situación	Con contacto previo con ninfas			Sin contacto previo con ninfas		
	#éxitos	#fracasos	Éxito de captura	#éxitos	#fracasos	Éxito de captura
e.c. 1	9	46	16.4%	5	33	13.2%
e.c. 2	12	20	37.5%	12	15	44.4%
e.c. 3	0	7	0%	0	5	0%
e.c. 4	0	18	0%	0	33	0%

**Cuadro 2. Experimento III.** Los 4 éxitos de captura indican situaciones de intentos de captura diferentes ya descritos en el Cuadro 1.