

LOS BRACONIDOS (HYMENOPTERA: BRACONIDAE) COMO GRUPO PARAMETRO DE BIODIVERSIDAD EN LAS SELVAS DECIDUAS DEL TROPICO: UNA DISCUSION ACERCA DE SU POSIBLE USO

Hugo DELFÍN GONZÁLEZ y David BURGOS RUÍZ

Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia,
Depto. de Zoología. Apdo. Postal 4-116 Itzimmá, C.P. 97000, Mérida, Yucatán, MEXICO

RESUMEN

El objetivo de este ensayo es proponer el uso de una familia de avispas parasitoides (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro útil en el estudio de la diversidad biológica de las selvas tropicales deciduas y en la evaluación y monitoreo de los efectos de las actividades antropogénicas en estos ecosistemas. La importancia del estudio de Braconidae está basada en los efectos reguladores que tienen sobre las poblaciones de hospederos y de las alternativas que ofrecen para el control de plagas mediante enemigos naturales, en lugar de la utilización de agroquímicos. Se discute la aplicabilidad de ocho criterios señalados en la literatura para utilizar a Braconidae como grupo parámetro. Se concluye que los braconidos, en especial los grupos koinobiontes, pueden ser utilizados como parámetro para determinar el efecto que ha tenido la intervención del hombre en las comunidades y para estimar la riqueza de especies existente en una región determinada. Complementariamente se señala que hacen falta estudios sobre la sistemática y la biología de las especies que hay en el trópico con el fin de subsanar las carencias existentes de información, principalmente en lo que se refiere a los gradientes latitudinales que presenta el grupo.

Palabras Clave: Braconidae, grupo parámetro, selvas deciduas tropicales.

ABSTRACT

The aim of this essay is to propose the use of a parasitoid wasp family (Hymenoptera: Braconidae) as a parameter group for describing the biodiversity in tropical deciduous forest in order to evaluate and monitor the effect of anthropogenic activities in this ecosystems. The importance of this group is related to their regulating role on host populations, being an important alternative for biological pest control by natural enemies instead of the application of pesticides. Eight criteria are considered to define them as a parameter group. In conclusion, the braconids, especially the koinobiont species can be used as parameter groups to determine the human impact on the natural communities and to estimate the species richness in a given region. In addition, this study provides information related to the diversity of this group through a latitudinal gradient.

Key Words: Braconidae, parameter group, tropical deciduous forest.

INTRODUCCION

En la década de los 80's tanto entre la comunidad científica como entre el público en general, se comenzó a tomar mayor conciencia del efecto de las actividades humanas sobre la diversidad biológica. Durante el presente siglo, la percepción de la riqueza de especies ha evolucionado de ser considerada como el resultado de un proceso histórico que refleja la acumulación y extinción de especies a través del tiempo, hasta ser estudiada casi exclusivamente, como el resultado de interacciones ecológicas, principalmente de competencia en pequeñas áreas y hábitats (Favila y Halffter, 1997). Así, el análisis de la diversidad puede ser llevado a cabo desde varios puntos de vista. Se puede hacer una interpretación ecológica de la riqueza de especies en un ecosistema dado, como una aproximación al entendimiento de la estructura y función de la comunidad (enfoque ecológico de la diversidad biológica); se puede analizar los factores históricos y geográficos que han dado forma a un grupo de especies a escala regional o de paisaje (enfoque biogeográfico de la diversidad biológica); o se puede analizar la riqueza de una región o paisaje y determinar como se formó, ya sea por la alta diversidad local o a través de un notable recambio en las especies (un estricto análisis de la diversidad biológica) (Favila y Halffter, 1997). De los anteriores, el enfoque a nivel regional o de paisaje es donde mejor se puede analizar la diversidad de especies como función de las actividades humanas (Halffter, 1998).

Sin embargo, cualquiera de estas caracterizaciones y estimaciones del impacto de las actividades antropogénicas resultan especialmente relevantes cuando se trata de selvas tropicales, ya que son los ecosistemas con la mayor diversidad local de especies (diversidad alfa), la estructura ecológica es más compleja y existe una gran heterogeneidad espacial (diversidad beta), aunque también es donde el conocimiento de la diversidad está más limitado que para cualquier otro tipo de hábitat (Longino, 1994). Cuando se trata de los subtipos vegetacionales deciduos, es necesario considerar además los patrones climáticos estacionales que le confieren a las comunidades fenologías contrastantes a lo largo del año (Bullock *et al.*, 1995).

Aunque el tiempo y el financiamiento pueden ser serias limitantes para proyectos que pretendan caracterizaciones y estimaciones del impacto de las actividades humanas, la suma de presiones políticas, sociológicas y culturales hacen de la biología de la conservación una "disciplina de crisis" (Maguire, 1991), donde el problema a resolver es la cuantificación de los cambios que ocurren cuando se modifica el ecosistema. Así, aparece el concepto de grupo indicador o

parámetro como organismos de prueba, el cual permite cuantificar los cambios en la biodiversidad.

Aunque el uso de grupos parámetro en esfuerzos de conservación, desde control de la contaminación hasta la determinación de la diversidad biológica, ha sido un asunto que ha recibido considerable atención (Landres *et al.*, 1988) no se ha alcanzado un acuerdo en cuanto a su definición. Para Noss (1990) los grupos parámetro son sustitutos medibles para cuestiones ambientales tales como biodiversidad, que se asume son de importancia para el público en general. Para New (1995) es un grupo de especies que indican un conjunto particular de condiciones ambientales que mejor se adapta a sus demandas y a su propia forma de vida. Por su parte, para Favila y Halffter (1997) un grupo indicador es un conjunto de organismos que permiten establecer relaciones confiables entre la información obtenida en el campo y la riqueza global de especies, así como entre biodiversidad y alguna otra característica del ecosistema. Es decir, un grupo parámetro puede ser definido como un grupo de especies que permiten medir y monitorear algunas características del ecosistema en distintas escalas de tiempo y espacio, o bien, como propone Sosa-Escalante (1998) el grupo parámetro queda definido a través de los criterios que debe de reunir (ver más adelante).

El objetivo de este trabajo es proponer el uso de una familia de avispas parasitoides (Hymenoptera: Braconidae) como parámetro útil en el estudio de la diversidad biológica de las selvas tropicales deciduas y en la evaluación y monitoreo de los efectos de las actividades antropogénicas en estos ecosistemas. La importancia del estudio de los braconídeos radica, cuando menos, en dos niveles diferentes. A nivel ecológico, tiene importancia por los efectos reguladores que ejerce sobre las poblaciones de insectos herbívoros hospederos (al igual que otros parasitoides) (Matthews, 1974; LaSalle, 1993). La dependencia que muestran los braconídeos por la presencia de hospederos, permite afirmar que son un estimador de la composición de la comunidad de insectos herbívoros, la comunidad más abundante y diversa de la mayoría de los ecosistemas (ver criterios 5 y 7). Adicionalmente, a nivel económico, el grupo ofrece alternativas para el control de plagas mediante enemigos naturales, en lugar de la utilización de agroquímicos.

No se puede esperar que una sola especie o grupo de especies represente o indique patrones para todas las otras especies o grupos existentes en un ecosistema dado. Sin embargo, hay algunos criterios logísticos y biológicos que maximizan la utilidad de un grupo como parámetro (Pearson y Cassola, 1992; Favila y Halffter, 1997). Los criterios a discutir son: La taxonomía del grupo debe ser bien conocida y estable, de modo que las poblaciones puedan ser definidas de manera confiable; la biología e historias de vida deben estar bien comprendidas; el grupo debe estar integrado por un gremio rico, bien definido y debe ser

importante en la estructura y funcionamiento del sistema; el grupo debe estar presente en un amplio rango geográfico y en un gran número de hábitats, de modo que permitan una amplia variedad de diseños experimentales y de comparaciones; las poblaciones o especies deben tender a especializarse en un hábitat particular, de forma que sea sensibles a la degradación y regeneración de dicho hábitat; deben presentar patrones que se reflejen en otros grupos, relacionados con ellos o no; el grupo debe tener especies con importancia económica potencial, tanto para científicos como para políticos. A continuación se discute la aplicabilidad de cada uno de estos criterios para utilizar a Braconidae como grupo parámetro.

DISCUSION

1. La taxonomía del grupo debe ser bien conocida y estable, de modo que las especies puedan ser identificadas de manera confiable (Pearson y Cassola, 1992; Favila y Halffter, 1997). La familia Braconidae es la segunda más grande del Orden Hymenoptera, conteniendo de 10,000 a 40,000 especies conocidas (Sharkey, 1993; Godfray, 1994) algunas de las cuales han sido utilizadas en programas de control biológico, y junto con su familia hermana Ichneumonidae forman la superfamilia más especiosa entre los himenópteros.

Los distintos arreglos de subfamilias que se han realizado, varían mucho en cuanto a los criterios utilizados y al número de subfamilias final. Sin embargo, en la mayoría de las clasificaciones, las estrategias que los braconidos utilizan para parasitar y los grupos de hospederos relacionados tienen gran valor en la definición de los grupos (Matthews, 1974; Quicke y Achterberg, 1990; Wharton *et al.*, 1992; Achterberg, 1976, 1993; Sharkey, 1993). Durante las últimas tres décadas la taxonomía de la familia ha avanzado mucho. Uno de los avances más importantes en la clasificación lo realizó Shenefelt en su obra publicada en el *Hymenopterorum Catalogus* entre 1969 y 1980. La creciente actividad taxonómica en este grupo ha conducido a cambios sustanciales en la clasificación (Marsh *et al.*, 1987; Quicke, 1987; Quicke y van Achterberg, 1990; Shaw y Huddleston, 1991; Wharton *et al.*, 1992), de modo que el número de subfamilias reconocidas varía desde 4 (Telenga, 1952) hasta 45 (Achterberg, 1993). Estas disparidades se deben a las diferentes concepciones filosóficas en que están basadas las clasificaciones (enfatar las diferencias de los grupos por elevación en el rango taxonómico vs. enfatar las relaciones de los grupos uniendo los componentes bajo un mismo grupo) (Wharton *et al.*, 1997). Con todo, en fecha reciente se publicó un trabajo que intenta dirimir estas diferencias en las clasificaciones y propone 34 subfamilias para el Nuevo Mundo (Wharton *et al.*,

1997). Sin embargo, pese a la creciente actividad taxonómica no se ha alcanzado consenso en cuanto al arreglo final. En cambio, la mayoría de los más de 1000 géneros válidos no tienen dificultad para ser reconocidos. Aunque todavía restan aspectos por resolver, y dado que se trabaja activamente en ellos, consideramos que el conocimiento taxonómico actual a nivel genérico es adecuado.

En México, el conocimiento sobre los braconídeos es limitado. El único trabajo general de la familia registra para el país 267 especies de 82 géneros (Labougle, 1980). Recientemente, Sánchez y colaboradores (1998) reportan haber reunido el registro de 544 especies de 217 géneros para México, valores desproporcionados cuando se sabe que para el Nuevo Mundo existen 404 géneros y más de 3,500 especies (Wharton *et al.*, 1997). En fecha próxima deberá aparecer un último listado de braconídeos mexicanos, que incluye registros bibliográficos y de material de colecciones (catálogos no publicados), coordinado por Alejandro González (Universidad Autónoma de Nuevo León) y por Robert A. Wharton (Texas A&M University). Este catálogo contiene más especies de las hasta ahora reportadas, incluso géneros que no se habían reportado para el Nuevo Mundo. La información disponible sobre fauna de braconídeos en selvas tropicales deciduas mexicanas ha sido obtenida en las selvas bajas de la Península de Yucatán (Delfín y Wharton, 1996; Delfín y León, 1997) y en registros aislados por todo el País (Mercado, 1998). Actualmente se tiene conocimiento de más de 100 géneros y cerca de 300 especies y morfoespecies para las selvas deciduas mexicanas. A este punto, la taxonomía hasta nivel genérico se considera suficiente, los posibles problemas se pueden encontrar cuando se pretenda determinar especies de géneros neotropicales no revisados, sin embargo, muchos de los entomólogos que estudian Braconidae aceptan que la separación de las especies se efectúe utilizando el criterio de morfoespecie (cuando no es una especie taxonómicamente descrita), a reserva de validar en el corto plazo las especies. Esta tarea resulta relativamente fácil y permite establecer entidades taxonómicas claramente reconocibles y útiles para evaluaciones de biodiversidad (Delfín y León, 1997).

2. La biología e historias de vida deben estar bien comprendidas (Pearson y Cassola, 1992; Favila y Halffter, 1997). Con pocas especies fitófagas, la gran mayoría de los braconídeos son parasitoides primarios que atacan formas juveniles de otros insectos, principalmente Lepidoptera, Coleoptera y Diptera. Con algunas excepciones, las especies de la misma subfamilia parasitan hospederos de un mismo orden (Shaw y Huddleston, 1991). Es común que parasitoides del mismo género utilicen hospederos de la misma familia.

La obra de Clausen (1940) incluye una detallada revisión de la literatura más antigua de la biología de los braconídeos, todavía sirve como una buena fuente de

información general de himenópteros parásitos. Trabajos más recientes proveen información adicional de la biología de Braconidae e ilustran la diversidad de investigaciones que se están realizando sobre ellos. Actualmente se dispone de una guía completa de la biología de los braconídeos (Shaw y Huddleston, 1991). En general, la familia contiene ectoparasitoides y endoparasitoides. Los primeros son principalmente idiobiontes y están representados por las subfamilias Hormiinae y Doryctinae. Los endoparasitoides son generalmente koinobiontes y están representados por la mayoría de las especies (Wharton, 1993). Uno de los rasgos más distintivos son las dos modalidades que presentan para efectuar la parasitosis: koinobiontes e idiobiontes, dependiendo de si no hay parálisis del hospedero (puede ser temporal) permitiéndole seguir con su vida "normal" después de ser paralizado, o si paralizan permanentemente al hospedero, respectivamente (Askew y Shaw, 1986).

3. El grupo parámetro debe estar integrado por un gremio rico, bien definido y debe ser importante en la estructura y funcionamiento del sistema (Favila y Halfpeter, 1997). Entendiendo gremio como un grupo de organismos taxonómicamente cercanos que utilizan el recurso (hospedero) de manera similar (Mills, 1994), en la literatura se han documentado cuando menos tres posibles clasificaciones de gremios para braconídeos.

Las primeras dos clasificaciones, por su carácter general, no tienen más límites que la biología de cada una de las especies. La primera considera dos modalidades: Ectoparasitoides y endoparasitoides (más especies) (Wharton, 1993). La segunda también considera dos modalidades: Koinobiontes e idiobiontes (Askew y Shaw, 1986). Los koinobiontes paralizan temporalmente a su hospedero al momento de la oviposición, aunque pueden no paralizarlo. En cambio, las especies idiobiontes paralizan definitivamente al hospedero. La mayoría de los endoparasitoides son koinobiontes y la mayoría de los ectoparasitoides son idiobiontes (Wharton, 1997).

La tercera y más detallada clasificación, está basada en tres características: en el estadio atacado del hospedero, en el estadio que muere del hospedero producto de la parasitosis y en el modo de la parasitosis (desarrollo interno o externo) (Mills, 1994). Utilizando la clasificación de gremios de parasitoides de hospederos insectos endopterigotos de Mills (1994), para Braconidae es posible establecer cuatro categorías que llegan a incluir un total de diez diferentes gremios. En la primera categoría (Larva del hospedero como recurso) la larva parásita presenta desarrollo continuo, incluye tres gremios: larvas tempranas de endoparasitoide atacan estadios tempranos del hospedero (*v.g.* Microgastrinae); larvas tardías de endoparasitoide ataca estadios tardíos del hospedero (*v.g.* Macrocentrinae); y, larvas de ectoparasitoide ataca estadios medios o tardíos del hospedero (*v.g.*

Braconinae). La segunda categoría (Prepupa del hospedero como recurso) establece cuatro gremios: un endoparasitoide huevo-prepupa con desarrollo discontinuo ataca huevos del hospedero (v.g. Cheloninae); un endoparasitoide larva-prepupa con desarrollo discontinuo ataca estadios larvales del hospedero (v.g. Homolobinae y Miracinae); un ectoparasitoide larva-prepupa con desarrollo discontinuo ataca estadios tardíos del hospedero (v.g. Rogadinae); y, un ectoparasitoide prepupa-pupa ataca y completa su desarrollo en la prepupa o en la pupa del hospedero (v.g. Hormiinae). La tercera categoría (Pupa del hospedero como recurso) incluye un gremio en el cual un endoparasitoide larva-pupa con desarrollo discontinuo ataca la larva del hospedero y completa su desarrollo cuando éste llega a pupa (v.g. Alysinae). La cuarta categoría (Adulto del hospedero como recurso) incluye dos gremios: un endoparasitoide larva-adulto con desarrollo discontinuo ataca la última larva del hospedero y completa su desarrollo hasta que el hospedero alcanza el estado adulto (v.g. Euphorinae); y, cuando un endoparasitoide ataca y completa su desarrollo atacando al estadio adulto del hospedero (v.g. Neoneurinae). Para mayores detalles de esta clasificación véase Mills (1994). Restaría incluir una quinta categoría no incluida por Mills, que deberá comprender a las pocas especies fitófagas conocidas (Doryctinae: *Allorhogas*; Hormiinae: *Monitoriella*) (Marsh, 1997; Infante *et al.*, 1995).

Estos gremios tienen un papel importante en el ecosistema, directamente en el balance de la comunidad, de manera que la presencia o desaparición de alguno(s) puede reflejarse directamente en el incremento o decremento de las poblaciones de hospederos e indirectamente en la pérdida de otras especies de herbívoros e incluso de especies de plantas (LaSalle, 1993). Mucho se ha documentado sobre la importancia de las comunidades de parasitoides en la estructura de los ecosistemas, en especial se ha privilegiado el estudio de los modelos depredador-presa (v.g. Begon *et al.*, 1995; entre muchos otros) donde se ha probado que los parasitoides matan más fitófagos que cualquier depredador o patógeno (Hawkins *et al.*, 1997).

4. Los organismos deben ser fácilmente capturables, y su estudio debe estar facilitado por manipulaciones y observaciones sencillas, del mismo modo que su estudio no debe poner en peligro la conservación del grupo (Pearson y Cassola, 1992; Favila y Halffter, 1997). Pocos grupos como los braconídeos pueden ser colectados mediante técnicas fácilmente estandarizables. Normalmente el muestreo se realiza mediante trampas pasivas, de modo que los sesgos dados por la habilidad del colector por el uso de redes son minimizados, a la vez que se obtienen muestras que pueden ser fácilmente comparadas (Ludwig y Reynolds, 1988). Se han reportado principalmente tres técnicas como eficaces para la colecta de insectos parasitoides: trampas Malaise, que es el método más efectivo

para capturar grandes cantidades de organismos, y tiene la ventaja de poder modificarse en tamaño y forma para satisfacer necesidades particulares; las trampas amarillas, útiles para capturar las especies que no caen o rara vez son capturadas con otros métodos; y trampas de luz (de cortina) empleadas para capturar las especies nocturnas (Martin, 1977). Existen otros tipos de trampas utilizadas para capturar grupos específicos de parasitoides, incluso pueden ser capturados uno por uno al momento de estar buscando posibles hospederos. Las grandes abundancias, riquezas y la amplia distribución del grupo nos permite afirmar que la recolecta de este grupo mediante las técnicas convencionales no ponen en peligro su conservación.

5. El grupo debe estar presente en un amplio rango geográfico y en un gran número de hábitats, de modo que permitan una amplia variedad de diseños experimentales y de comparaciones (Pearson y Cassola, 1992). Los braconidos son un grupo de organismos que se distribuyen ampliamente en todas las regiones del mundo. De esta forma, lo mismo existen estudios de braconidos de Asia (Tobias, 1986) que de Oceanía (Fisher, 1987), de Europa (Huddleston y Gauld, 1988) o de América (Gauld y Hanson, 1995). De igual manera existen trabajos sobre parasitoides septentrionales (Hawkins *et al.*, 1992; Marsh, 1979), meridionales (De Santis, 1967) o tropicales (De Santis, 1980). Los braconidos también presentan gradientes latitudinales (Janzen, 1981; Quicke y Krufft, 1995) y altitudinales (Noyes, 1989) de distribución. Los braconidos tienen ocurrencia en diferentes tipos de vegetación, naturales o inducidos, y también se distribuyen en sistemas conservados, perturbados o en regeneración (Janzen y Pond, 1975). Esta amplia distribución, permite que se puedan hacer interesantes comparaciones sobre composición, riqueza de especies, equidad o diversidad en diferentes hábitats o regiones. Más aún, si la presencia o ausencia de insectos herbívoros está regulada por la eficiencia de los parasitoides para prevenir la colonización (Price, 1983), estos parasitoides deben formar comunidades diferentes en distintos sistemas productivos (policultivos y monocultivos) y naturales, y por ello, ser un estimador sensible de la composición de la comunidad de herbívoros, esta última no siempre fácilmente caracterizable.

6. Las poblaciones o especies deben tender a especializarse en un hábitat particular, de forma que sea sensibles a la degradación y regeneración de dicho hábitat (Pearson y Cassola, 1992). El Orden Hymenoptera se caracteriza por poseer individuos con menor diversidad genética que cualquier otro orden de insectos, lo cual los hace más sensibles que otros grupos de insectos a perturbaciones ambientales, rasgo que identifica a un grupo indicador (Unruh y Messing, 1993 y referencias; LaSalle y Gauld, 1993).

La mayoría de las subfamilias de braconídeos parasitan a huéspedes de un mismo orden. De forma general se considera que los ectoparasitoides son menos especialistas que los endoparasitoides (Wharton, 1993). Algunas especies de insectos son hospederos de un complejo de 20 o más especies de parasitoides, (v.g. el género *Heliothis* es parasitado por 15 especies de braconídeos; Marsh, 1978), sin embargo un gran número de otras especies son atacadas únicamente por una o dos especies (Askew y Shaw, 1986). De manera similar, se acepta que las formas idiobiontes son más generalistas (una especie ataca a varias especies de hospederos) que las formas koinobiontes (Wharton, 1993; Godfray, 1994) por lo cual es posible suponer que las formas koinobiontes son más adecuadas para la estimación de la composición de la comunidad de hospederos, ya que impactan a la población de forma denso-dependiente. De hecho, el número de especies de parasitoides por especie de hospedero representa una aproximación básica que relaciona los estudios de estructura de las comunidades con los de diversidad (Hawkins *et al.*, 1992).

En lo referente a su sensibilidad a los cambios de hábitat, existe la hipótesis que en hábitats fragmentados e impactados, ya sea por causa del hombre o naturales, la densidad y diversidad de hospederos disminuye y en consecuencia la de especies parasitoides también se ve afectada de forma negativa. Por lo que una estimación de la riqueza de especies de parasitoides puede ser un indicador indirecto del estado de conservación de las comunidades vegetales (Hawkins *et al.*, 1992) o de las comunidades más grandes de insectos, ya que los hospederos primarios de los braconídeos son escarabajos y mariposas, sin duda, de los grupos biológicos más diversos y abundantes en los trópicos.

7. Deben presentar patrones que se reflejen en otros grupos, relacionados con ellos o no (Pearson y Cassola, 1992). El gran número de especies, combinado con su forma de responder denso-dependientemente al tamaño de la población de hospederos, por la necesidad de hospederos para poderse reproducir, los hace un grupo sensible a cambios en la composición de la comunidad de hospederos, de tal manera que fluctuaciones importantes en las especies presentes y en su abundancia pueden estar reflejando cambios, en el mismo sentido, en las poblaciones de sus principales hospederos.

En selvas bajas, los braconídeos muestran un comportamiento fuertemente estacional (datos no publicados) que aparentemente coincide con las variaciones estacionales que muestran las poblaciones de hospederos.

Un ejemplo del nivel de regulación y de la sincronía de patrones que muestran los parasitoides con respecto a las poblaciones de hospederos, se observa cuando insectos fitófagos, introducidos en áreas donde no están presentes sus enemigos naturales, muestran incrementos masivos en el tamaño de su población. En

contraste, los insectos fitófagos no presentan grandes tamaños de población cuando se encuentran en sus ambientes nativos, lo cual indica que se encuentran bajo el efecto de algún tipo de control natural. Por lo tanto, los parasitoides desempeñan un importante papel en el balance de la comunidad (LaSalle, 1993).

8. El grupo debe tener especies con importancia económica potencial, tanto para científicos como para políticos (Pearson y Cassola, 1992). Los himenópteros parasitoides son el grupo más importante de agentes de control biológico, y son también los responsables de la mayor parte de los beneficios económicos y ecológicos derivados de programas de control biológico (LaSalle, 1993). La familia Braconidae es la segunda más grande de Hymenoptera, y es de las que más han sido utilizadas en proyectos de control biológico (Shaw, 1990; Godfray y Waage, 1991). Clausen (1978) compendió un gran número de proyectos de control de plagas, entre los que incluye experiencias con braconídeos. Algunos de los ejemplos que refiere incluyen: el control de la palomilla satinada (*Stilpnotia salicis*) (Lymantriidae) plaga de álamos y sauces en Canadá y Estados Unidos, empleando a *Apanteles solitarius* y a *Meteorus versicolor* que mostraron tasas de parasitosis hasta del 60%; el control del minador del café (*Leucoptera coffeella*) (Lyonetiidae) en Brasil, utilizando a *Mirax insulares* que mostró parasitosis hasta del 85%; y el control del gorgojo de la alfalfa (*Hypera postica*) (Curculionidae) en Estados Unidos, empleando a *Microcnotus aethiops*, observándose parasitosis del 60%, sólo por referir algunos ejemplos. Para México no fue posible documentar ningún ejemplo.

Así, los proyectos de control biológico o de manejo integrado de plagas (MIP) no sólo proveen beneficios económicos y ambientales, sino también dan evidencia de la habilidad de los parasitoides para regular las poblaciones de otros insectos (LaSalle, 1993).

CONCLUSION

Por todo lo anterior, y dadas las relaciones que se establecen entre las poblaciones de braconídeos y las poblaciones de hospederos y la influencia que tienen sobre éstas, los factores climáticos y la intervención del hombre, podemos decir que los braconídeos, en especial los que han desarrollado estrategias especialistas, particularmente koinobiontes (con la mayoría de las especies de 32 subfamilias para el Nuevo Mundo), pueden ser utilizados como parámetro para determinar el efecto que ha tenido la intervención del hombre en las comunidades y para estimar la riqueza de especies existente en una región determinada.

Sobre las estimaciones de la riqueza se han publicado una gran cantidad de trabajos que proponen métodos paramétricos (v.g. Krebs, 1989; Hochberg y Hawkins, 1993) y métodos no paramétricos (Halffter, 1998). De los recursos disponibles y de las preguntas que se deseen contestar, dependerá la elección de los métodos.

Sin embargo, es necesario mencionar que a pesar de la utilización y aceptación del concepto de morfoespecie como unidad taxonómica, hacen falta más estudios sobre la sistemática y la biología de los braconídeos del trópico con el fin de subsanar las carencias existentes de información, principalmente en lo que se refiere a los gradientes latitudinales que presenta el grupo.

AGRADECIMIENTOS

Manifestamos nuestro agradecimiento a Javier Sosa E. por generarnos la inquietud del presente ensayo, a Victor Parra T., y a Pablo Manrique S., y a los dos revisores anónimos de AZM por sus comentarios críticos al documento, y en parte al CONACYT a través del proyecto 25016N.

LITERATURA CITADA

- Achterberg, C. van. 1976. A preliminary key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera). *Tijdschrift v. Entomologie*: 33-78.
- _____. 1993. Illustrated key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zool. Verh. Leiden* 283:1-189.
- Askew, R.R. & M.R. Shaw. 1986. Parasitoid Communities: their Size, Structure and Development. In: Waage, J. y D. Greathead (Eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press. London/Orlando, 8: 225-264.
- Begon, M., Sait, S.M. & D.J. Thompson. 1995. Persistence of a parasitoid-host system: refuges and generation cycles? *Proc. R. Soc. Lond. B* 260:131-137.
- Bullock, S.H., H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). 1995. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge, USA, 450 pp.
- Clausen, C.P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw-Hill. New York, 688 pp.
- _____. (Ed.). 1978. *Introduced parasites and predators of arthropods pests and weeds: A world review*. EUA, USDA, Agriculture Handbook No. 480, 545 pp.
- Delfín G., H. & F. León. 1997. Géneros de Braconidae (Hymenoptera) en Yucatán. Algunos elementos para el planteamiento de patrones de riqueza. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 70: 65-77.
- Delfín, G.H. & R.A. Wharton. 1996. Listado preliminar de géneros de Braconidea (Hymenoptera: Ichneumonoidea) de Yucatán, México. VI Latinoamericano y XXXI Congreso Nacional de Entomología (resúmenes). Mérida Yucatán, México, 214 pp.

- De Santis, L.** 1967. *Catálogo de los Himenópteros Argentinos de la serie Parasítica, incluyendo Bethyloidea*. Provincia de Buenos Aires, Gobernación, Comisión de Investigación Científica, La Plata, Argentina, 337 pp.
- _____. 1980. *Catálogo de los Himenópteros brasileños de la serie parasítica, incluyendo Bethyloidea*. Publicación de la Universidad Federal de Paraná, Brasil, 395 pp.
- Favila, M.E. & G. Halffter.** 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 72: 1-25.
- Fisher, M.** 1987. Hymenoptera: Opiinae III - athiopische, orientalische, australische und ozeanische Region. *Das Tierreich* 104: 1-734.
- Gauld, I.D. & P. Hanson.** 1995. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera. In: Hanson, P. e I.D. Gauld (Eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford. pp. 138-156.
- Godfray, H.C.J.** 1994. *Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton Monographs. U.K. 437 pp.
- Godfray, H.C.J. & J.K. Waage.** 1991. Predictive modelig in biological control: The mango mealybug (*Rastrococcus invadens*) and its parasitoids. *J. Appl. Ecol.* 28: 434-453.
- Halffter, G.** 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International* 36:3-17.
- Hawkins, B.A., M.R. Shaw & R.R. Askew.** 1992. Relations among assemblage size, host specialization, and climatic variability in North American parasitoids communities. *Am. Nat.* 139: 58-79.
- Hawkins, B.A., Cornell, V.H. & M.E. Hochberg.** 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78(7): 2145-2152.
- Hochberg, M.E. & B.A. Hawkins.** 1993. Predicting parasitoid species richness. *Am. Nat.* 142(4):671-693.
- Huddleston, T. & I.D. Gauld.** 1988. Parasitic wasps (Ichneumonoidea) in British light-traps. *Entomologist* 107: 134-154.
- Infante, F., Hanson, P. & R. Wharton.** 1995. Phytophagy in the genus *Monitoriella* (Hymenoptera: Braconidae) with description of new species. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 406-415.
- Janzen, D.H.** 1981. The peak in North American ichneumonid species richness lies between 30° and 42°N. *Ecology* 62: 532-537.
- Jansen, D.H. & C.M. Pond.** 1975. A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 127: 33-50.
- Krebs, C.J.** 1989. *Ecological methodology*. EUA. Harper Collins, 654 pp.
- Labougle, R.J.M.** 1980. *Análisis sobre la sistemática de la familia Braconidae (Ins.Hym.) y su situación actual en México*. Tesis de Licenciatura. UNAM-Fac. de Ciencias, 185 pp.
- Landres, P.B., J. Verner & J.W. Thomas.** 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conserv. Biol.* 2: 316-328.
- LaSalle, J.** 1993. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity. In: LaSalle, J. & I.D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera and Biodiversity*. C.A.B. International. Cap. 8: 197-215.

- LaSalle, J. & I.D. Gauld. 1993. Hymenoptera: Their biodiversity, and their impact on the diversity of other organisms. In: LaSalle, J. & I.D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera and Biodiversity*. C.A.B. International. Cap. 1:1-26.
- Longino, J.T. 1994. How to measure arthropod diversity in a tropical rainforest. *Biology International*. No. 28:3-13.
- Ludwig, F.H. & F.F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology. A primer on methods and computing*. Wiley & Sons. New York. 337 pp.
- Maguire, L.A. 1991. Risk analysis for conservation biologists. *Conserv. Biol.* 5: 123-125.
- Marsh, P. 1978. The braconid parasites (Hymenoptera) of *Heliothis* species (Lepidoptera: Noctuidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 80(1):15-36.
- _____. 1979. Family Braconidae. In: Krombein, K.V., P.D. Hurt, D.R. Smith y B.D. Burks (Eds.). *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 144-295.
- _____. 1997. Subfamily Doryctinae. In: Wharton, R.A., P. Marsh & M.J. Sharkey. (Eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae*. International Society of Hymenopterists, special publication No. 1. 207-235.
- Marsh, P., S.R. Shaw, & R.A. Wharton. 1987. An identification manual for North American genera of the family Braconidae (Hymenoptera). *Mem. Ent. Soc. Wash.* 13: 1-98.
- Martin, J.E.H. 1977. *The insects and arachnids of Canada. Part 1: Collecting, preparing, and preserving insects, mites, and spiders*. Research Branch Canada Department of Agriculture, Publ. 1643. 182 pp.
- Matthews, W. 1974. Biology of Braconidae. *Ann. Rev. Ent.* 19: 15-32.
- Mercado, U.I. 1998. *Revision of the genus Cardiochiles s.l. (Hymenoptera: Braconidae: Cardiochilinae) for Mexico*. Texas A & M University. Thesis of Master of Science, 172 pp.
- Mills, N.J. 1994. Parasitoid guilds: Defining the structure of the parasitoid communities of Endopterygote insect hosts. *Environ. Entomol.* 23(5):1066-1083.
- New, T.R. 1995. *Introduction to invertebrate conservation biology*. Oxford University Press, New York, 195 pp.
- Norrgard, R.B. 1988. Economics of the cassava mealybug (*Phenacoccus maniboti*; Hom.: Pseudococcidae) biological control program in Africa. *Entomophaga*. 33:3-6.
- Noss, R.F. 1990. Indicator for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4: 355-364.
- Pearson, D.L. & F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conserv. Biol.* 6(3): 376-391.
- Price, P.W. 1983. Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities. In: Deno, R.F. y M.S. McClure (Eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York. Cap. 16:559-596.
- Quicke, D.L.J. 1987. The Old World genera of braconine wasps (Hymenoptera: Braconidae). *J. Nat. Hist.* 21: 43-157.
- Quicke, D.L.J. & C. van Achterberg. 1990. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zool. Verh.* 258: 1-95.

- Quicke, D.L.J. & R.A. Kruff.** 1995. Latitudinal gradients in North American braconid wasp species richness and biology. *J Hym. Res.* 4: 194-203.
- Sánchez, G.J.A., J. Romero N., S. Ramírez A., S. Anaya R. & J.L. Carrillo S.** 1998. Géneros de Braconidae del Estado de Guanajuato (Insecta: Hymenoptera). *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 74: 59-137.
- Sharkey, M.J.** 1993. Family Braconidae. In: Goulet, H. y J.T. Huber (Eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Research Branch, Agriculture Canada. 1894(E): 363-395.
- Shaw, M.R.** 1990. Parasitoids of European butterflies and their study. In: Kudrna, O. (Ed.). *Butterflies of Europe, Vol. 2: Introduction to Lepidopterology*. AULA-Verlag Wiesbaden. Pp. 449-479.
- Shaw, M.R. & T. Huddleston.** 1991. Classification and Biology of braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Handb. Identif. Br. Insects.* 7(11): 1-126.
- Sosa-Escalante, J.** 1998. Estudio de la biodiversidad: valoración y medición. Manual de curso. UADY-FMVZ. México. (documento interno). s/ pag.
- Telenga, N.A.** 1952. Origin and evolution of parasitism in hymenopterous insects and formation of their fauna in the USSR. Izdat. *Akad. Nauk Ukr. SSR*, Kiev. (en ruso). 139 pp.
- Tobias, V.I.** 1986. Identification of the Insects of European USSR. Volume III, Part V. Hymenoptera, Braconidae. *Akademia Nauk, Leningrad.* 501 pp.
- Unruh, T.R. & R.H. Messing,** 1993. Intraspecific biodiversity in Hymenoptera: implications for conservation and biological control. In: LaSalle, J. & I.D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera and Biodiversity*. C.A.B. International. Cap. 2:27-52.
- Wharton, R.A.** 1993. Bionomics of the Braconidae. *Ann. Rev. Entomol.* 38: 121-143.
- _____. 1997. Introduction. In: Wharton, R.A., P. Marsh & M.J. Sharkey. (Eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae*. International Society of Hymenopterists, special publication No. 1. 1-18.
- Wharton, R.A., Shaw, S.R., Sharkey, M.J., Whal, D.B. Wooley, J.B. Whitfield, J.B. Marsh, P.M. & W. Johnson.** 1992. Phylogeny of the subfamilies of the Family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea): A reassessment. *Cladistics* 8:199-235.
- Wharton, R.A., P. Marsh & M.J. Sharkey.** (Eds.). 1997. *Manual of the New World genera of the family Braconidae*. International Society of Hymenopterists, special publication No. 1, 439 pp.

Recibido: 4 de enero 1999

Aceptado: 16 de junio 1999