

**UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE**  
**Facultad de Ciencias Agrarias**  
**Escuela de Agronomía**

Comportamiento depredador de *Chiloseius camposi* González y  
Schuster, 1962 (Phytoseiidae) en relación a *Panonychus ulmi*  
(Koch, 1836) (Tetranychidae)

Tesis presentada como parte de  
los requisitos para optar al grado  
de Licenciado en Agronomía.

**Juan Francisco Sepúlveda Márquez**  
**Valdivia Chile 2003**

**PROFESOR PATROCINANTE:**

Sr. Roberto Carrillo Ll.  
Ing. Agr., M. Sc., Ph. D.

---

**PROFESORES INFORMANTES:**

Sr. Miguel Neira C.  
Ing. Agr.

---

Sr. Ricardo Fuentes P.  
Ing. Agr., M. Sc.

---

**INSTITUTO DE PRODUCCIÓN Y SANIDAD VEGETAL.**

**INDICE DE MATERIAS**

Capítulo		Página
1	INTRODUCCIÓN	1
2	REVISIÓN BIBLIOGRAFICA	4
2.1	Aspectos generales de la familia Phytoseiidae Berlese, 1916	4
2.1.1	Ubicación taxonómica	4
2.1.2	Características morfológicas	4
2.1.3	Relaciones tróficas	5
2.2	Características de <i>Chiloseius camposi</i> Gonzalez y Schuster, 1962	6
2.3	Concepto de depredación	7
2.4	Factores que afectan el comportamiento	8
2.5	Tipos de respuestas que presenta un depredador	9
2.5.1	Respuesta funcional	9
2.5.2	Respuesta numérica	10
2.6	Rol de la familia Phytoseiidae en el control biológico	12
2.7	Métodos experimentales de evaluación de los enemigos naturales	12
3	MATERIAL Y MÉTODO	14
3.1	Ubicación de los ensayos	14

Capítulo	Página
3.2	Materiales 14
3.2.1	Materiales biológicos 14
3.2.2	Materiales de vidrio 14
3.2.3	Materiales químicos 14
3.2.4	Equipos ópticos 14
3.2.5	Equipos 15
3.2.6	Otros materiales 15
3.3	Método 15
3.3.1	Condiciones ambientales de los ensayos 15
3.3.2	Arena experimental 15
3.3.3	Comportamiento depredador como efecto de diferentes niveles de ayuno 15
3.3.4	Comportamiento de búsqueda como efecto del consumo de la presa 16
3.3.5	Evaluación de la respuesta funcional 17
3.3.6	Efecto de un alimento alternativo en el comportamiento depredador 19
3.3.7	Diseño experimental y análisis estadístico 20
4	PRESENTACIÓN Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS 21
4.1	Efecto del nivel de ayuno en el comportamiento del depredador 21
4.1.1	Efecto del hambre en el consumo de huevos de <i>P. ulmi</i> 21

Capítulo	Página
4.1.2	Efecto del hambre en el consumo de adultos de <i>P. ulmi</i> 23
4.1.3	Análisis del efecto del ayuno en el comportamiento depredador para dos estados de la presa 25
4.1.4	Efecto de la edad del huevo en el consumo por <i>C. camposi</i> 31
4.2	Efecto del consumo de la presa en el comportamiento de búsqueda 33
4.3	Respuesta funcional al aumento de la densidad de la presa 39
4.4	Efecto del polen como alimento alternativo 46
5	CONCLUSIONES 50
6	RESUMEN 51
	SUMMARY 52
7	BIBLIOGRAFÍA 53
	ANEXOS 61

## INDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Variables estimadoras del comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de huevo, en relación al nivel de ayuno	22
2	Variables estimadoras del comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de adulto, en relación al nivel de ayuno	24
3	Variables estimadoras del comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre distintas edades de presas en estado de huevo ( $n=15$ )	31
4	Comportamiento de búsqueda antes de encontrar y consumir la presa y después de consumirla y abandonarla. Datos según formato $\bar{x} \pm 1\bar{s}$	35
5	Número observado de presas consumidas ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) en 24 horas ( $N_a$ ), número estimado de presas consumidas en base al modelo de Holling ( $N_H$ ), Rogers ( $N_R$ ), Livdahl y Stiven ( $N_{L\&S}$ ) y la transformación de Woolf ( $N_W$ ) en función de la densidad de presas disponibles ( $N_0$ )	40
6	Coeficiente de ataque, tiempo de manipuleo y coeficiente de correlación obtenidos a partir de cuatro modelos de estimación de respuesta funcional	41
7	Variables estimadoras del comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de huevo, en presencia de polen	47
8	Variables estimadoras del comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de adultos, en presencia de polen	47

**INDICE DE FIGURAS**

Figura		Página
1	Modelo esquemático de la placa dorsal de <i>C. camposi</i>	7
2	Tipos de respuesta funcional y curva de porcentaje de depredación a distintas densidades de presa	11
3	Tiempo de primer encuentro ( $T_p$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	27
4	Tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	27
5	Tiempo de consumo ( $T_c$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	28
6	Tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	28
7	Número de encuentros con intento consumo ( $E_i$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	29
8	Número de encuentros de consumo ( $E_c$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	29
9	Número de encuentros ( $E_t$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	30
10	Razón de encuentros exitosos ( $S$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa	30

Figura		Página
11	Cambios de dirección antes y después de consumir la presa	37
12	Cambios de velocidad antes y después de consumir la presa	37
13	Cambios en la relación entre ángulos de giro y distancia recorrida antes y después de consumir la presa.	38
14	Cambios en la relación entre distancia recorrida y distancia lineal antes y después de consumir la presa	38
15	Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según modelo propuesto por Holling	44
16	Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según transformación de Woolf	44
17	Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según modelo propuesto por Rogers	45
18	Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según modelo propuesto por Livdahl y Stiven	45



**INDICE DE ANEXOS**

Anexo		Página
1	Valores de $T_p$ , $T_i$ , $T_c$ , $T_h$ , $E_i$ , $E_c$ , $E_t$ y $S$ , obtenidos con distintos niveles de ayuno (horas) sobre presas en estado de huevo	62
2	Valores de $T_p$ , $T_i$ , $T_c$ , $T_h$ , $E_i$ , $E_c$ , $E_t$ y $S$ , obtenidos con distintos niveles de ayuno (horas) sobre presas en estado adulto	63
3	Valores de $T_p$ , $T_i$ , $T_c$ , $T_h$ , $E_i$ , $E_c$ , $E_t$ y $S$ , obtenidos sobre presas en estado de huevo de distintas edades	64
4	Comportamiento de búsqueda antes y después de consumir presas en estado adulto	65
5	Número de presas consumidas en función de la cantidad de presas disponibles	66
6	Promedio de presas consumidas en función de la cantidad de presas disponibles (valores usados en regresiones)	66
7	Valores de $T_p$ , $T_i$ , $T_c$ , $T_h$ , $E_i$ , $E_c$ , $E_t$ y $S$ , en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a presas en estado de huevo	67
8	Valores de $T_p$ , $T_i$ , $T_c$ , $T_h$ , $E_i$ , $E_c$ , $E_t$ y $S$ , en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a presas en estado adulto	67
9	Análisis de Varianza de $T_p$ para seis períodos de ayuno y huevos como presa	68

Anexo		Página
10	Análisis Kruskal-Wallis de $T_i$ para seis períodos de ayuno y huevos como presa	68
11	Análisis de Varianza de $T_c$ en seis períodos de ayuno y huevos como presa	68
12	Análisis Kruskal-Wallis de $T_h$ en seis períodos de ayuno y huevos como presa	68
13	Análisis de Varianza de $E_i$ en seis períodos de ayuno y huevos como presa	69
14	Análisis de Varianza de $E_i$ en seis períodos de ayuno y huevos como presa	69
15	Análisis de Varianza de $E_t$ en seis períodos de ayuno y huevos como presa	69
16	Análisis de Varianza de $S$ en seis períodos de ayuno y huevos como presa	69
17	Análisis de Varianza de $T_p$ en seis períodos de ayuno y adultos como presa	69
18	Análisis Kruskal-Wallis de $T_i$ en seis períodos de ayuno y adultos como presa	70
19	Análisis de Varianza de $T_c$ en seis períodos de ayuno y adultos como presa	70
20	Análisis de Varianza de $T_h$ para seis períodos de ayuno y adultos como presa	70

Anexo		Página
21	Análisis de Varianza de $E_i$ para seis períodos de ayuno y adultos como presa	70
22	Análisis de Varianza de $E_c$ para seis períodos de ayuno y adultos como presa	70
23	Análisis de Varianza de $E_t$ para seis períodos de ayuno y adultos como presa	71
24	Análisis de Varianza de S para seis períodos de ayuno y adultos como presa	71
25	Análisis de Varianza de $T_p$ en nueve edades de huevos como presa	71
26	Análisis de Varianza de $T_i$ en nueve edades de huevos como presa	71
27	Análisis de Varianza de $T_c$ en nueve edades de huevos como presa	71
28	Análisis de Varianza de $T_h$ en nueve edades de huevos como presa	72
29	Análisis de Varianza de $E_i$ en nueve edades de huevos como presa	72
30	Análisis de Varianza de $E_c$ en nueve edades de huevos como presa	72
31	Análisis de Varianza de $E_t$ en nueve edades de huevos como presa	72
32	Análisis de Varianza de S en nueve edades de huevos como presa	72
33	Análisis de Varianza de ángulo de giro con adultos como presa	73
34	Análisis de Varianza de distancia recorrida con adultos como presa	73
35	Análisis de Varianza de distancia lineal con adultos como presa	73

Anexo		Página
36	Análisis de Varianza de la relación ángulo de giro y distancia recorrida con adultos como presa	73
37	Análisis de Varianza de la relación distancia recorrida y distancia lineal con adultos como presa	73
38	Análisis de Varianza de la respuesta funcional en función de la densidad de presas adultas	73
39	Análisis de Varianza de $T_p$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa	74
40	Análisis de Varianza de $T_i$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa	74
41	Análisis de Varianza de $T_h$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa	74
42	Análisis de Varianza de $E_i$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa	74
43	Análisis de Varianza de $E_t$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa	74
44	Análisis de Varianza de $T_p$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	75
45	Análisis de Varianza de $T_i$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	75
46	Análisis Kruskal-Wallis de $T_c$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	75

Anexo		Página
47	Análisis Kruskal-Wallis de $T_h$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	75
48	Análisis Kruskal-Wallis de $E_i$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	75
49	Análisis Kruskal-Wallis de $E_c$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	76
50	Análisis Kruskal-Wallis de $E_t$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	76
51	Análisis Kruskal-Wallis de $S$ en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa	76

## 1. INTRODUCCION

La familia Phytoseiidae es un grupo de ácaros que cuenta con más de 600 especies descritas, siendo objeto de intensa investigación a través del tiempo, principalmente por su rol como depredadores de ácaros plaga.

Los fitoseidos poseen hábitos alimenticios que van desde la depredación de otros ácaros y pequeños insectos, hasta el consumo de polen y exudados vegetales, pese a lo anterior son considerados los ácaros depredadores más importantes, con un alto potencial para ser utilizados en control biológico, debido a su acción reguladora de poblaciones plagas.

Son múltiples las experiencias que demuestran la importancia de esta familia en aplicaciones de control biológico, pero debe considerarse que este es un grupo muy heterogéneo en cuanto a su acción depredadora y que no se puede dar las características de algunas especies a todo el grupo. Por ello es necesario estudiar detalladamente las características de cada especie, para establecer su rol como antagonista de ciertas plagas.

Si bien en el mundo existe abundante información respecto de las características, sistemática, distribución geográfica, roles ecológicos, ciclo de vida y estudios de comportamiento, en Chile la investigación se ha centrado principalmente en descripciones, recuentos poblacionales en relación a ácaros plagas y distribución geográfica de algunas de las especies de esta familia, además de estudios de susceptibilidad a plaguicidas, existiendo carencia de información relacionada con la evaluación de fitoseidos nativos respecto de su biología, relaciones tróficas, comportamiento depredador.

Estudios efectuados en la Universidad Austral de Chile indican abundante presencia de especies de fitoseidos en huertos de manzano en la Décima Región, con una fuerte predominancia en las comunidades de ácaros depredadores *Chiloseius camposi*

González & Schuster, de la cual se desconocen sus relaciones ecológicas e importancia como depredador.

Investigaciones recientes realizadas en la Universidad de la Frontera confirman lo anteriormente señalado respecto de la abundancia de los fitoseidos en huertos de manzano de la zona sur y agrega información indicando que también en la Novena Región de la Araucanía el fitoseido predominante es *C. camposi*.

A nivel mundial, dentro de las plagas de ácaros fitófagos más importantes y de difícil control en los huertos de manzano, se encuentra el tetraníquido *Panonychus ulmi* (Koch), el cual habitualmente se encuentra en la zona abaxial de la hoja, desde donde ocasiona daño al insertar sus estiletes en el tejido vegetal para alimentarse, extrayendo el contenido celular, provocando disminución de la fotosíntesis y aumento en los procesos respiratorios, lo cual se manifiesta visualmente como follaje de coloración café con aspecto reseco, con los correspondientes perjuicios en el rendimiento.

En Chile, la población de esta especie se distribuye en densidades crecientes hacia la zona sur, siendo la especie de tetraníquidos predominante, a diferencia de la zona central donde es desplazada por *Tetranychus urticae* Koch.

En este contexto ambas poblaciones, la del fitoseido *C. camposi* y la del tetraníquido *P. ulmi*, son importantes en la zona sur de Chile y su condición actual de simpatría podría relacionarse con interacciones tróficas aún desconocidas.

En este marco se propuso una investigación que durante su desarrollo pretendió llevar a término los siguientes objetivos:

- (1) Estudiar empíricamente el comportamiento depredador de *C. camposi*, en relación a huevos y adultos de *P. ulmi*.
- (2) Evaluar la respuesta funcional de *C. camposi*, frente a *P. ulmi*.
- (3) Estudiar en forma empírica las relaciones tróficas de *C. camposi*, con distintas alternativas alimentarias.

HIPOTESIS DE TRABAJO:

Ha: *Chiloseius camposi* González & Schuster, es una especie que presenta un eficiente comportamiento depredador en relación a *Panonychus ulmi* (Koch).



## 2. REVISION BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 Aspectos generales de la familia Phytoseiidae Berlese, 1916.

A partir de su descripción, la familia Phytoseiidae ha sido intensamente estudiada, considerando su sistemática, biología y relaciones ecológicas, dicho interés se justifica por su importancia como depredadores especialmente de ácaros fitófagos, siendo considerados potenciales agentes de control natural y biológico (MUMA y DENMARK, 1970; CHANT, 1985; DORESTE, 1988; McMURTRY y CROFT, 1997).

**2.1.1 Ubicación taxonómica.** La familia Phytoseiidae, descrita por Berlese en 1916, se encuentra ubicada sistemáticamente dentro de la clase Arachnida, orden Parasitiformes, suborden Gamasida, superfamilia Phytoseioidea (CHANT, 1985; DORESTE, 1988).

Existe marcada divergencia entre autores al momento de organizar los integrantes de la familia en los respectivos géneros debido a diferentes criterios sistemáticos, así Chant (1978), citado por DORESTE (1988), indica 15 géneros para esta familia, en contraste con MORAES *et al.* (1986), quienes señalan 64, entre los cuales se encuentra desde 1962, el género *Chiloseius* creado para ubicar la especie *C. camposi* (GONZALEZ y SCHUSTER, 1962). Con posterioridad se describe en 1976 la especie *C. lienii* Tsang y en 1991 *C. paracamposi* Tsang (KOSTIAINEN y HOY, 1996).

**2.1.2 Características morfológicas.** Son ácaros pequeños de entre 300 a 500  $\mu\text{m}$  (MUMA y DENMARK, 1970; DORESTE, 1988), de colores muy variables, según la alimentación que estén ingiriendo.

La sistemática de esta familia se basa fundamentalmente en la placa dorsal de la hembra, considerando su forma, ornamentación, porosidad y principalmente la distribución y longitud de sus setas. Además, se considera la extensión y

correspondientes setas de la placa ventral, esternal, ventrianal y peritremal con su respectivo peritrema (GONZALEZ y SCHUSTER, 1962; MUMA y DENMARK, 1970; CHANT, 1985).

Según MUMA y DENMARK (1970), los fitoseidos se caracterizan por tener un escudo dorsal entero o dividido transversalmente, provisto con menos de 24 pares de setas, quelíceros quelados, apotelo palpal de dos puntas, pata de tipo corredor provista con pretarso y ambulacros, setas hipostomales no diferenciadas, epistoma liso o indistintamente serrado, esterno cuadrado con 2-5 pares de setas laterales y 1-3 pares de poros laterales, peritremas extendidos anteriormente desde los estigmas mesolaterales y ano ventral.

**2.1.3 Relaciones tróficas.** Las complejas relaciones tróficas de los ácaros fitoseidos oscilan entre individuos depredadores altamente especializados en determinados grupos de presas, individuos con hábitos marcadamente polífagos, llegando a casos de alimentación fitófaga (McMURTRY y CROFT, 1997).

En general, los fitoseidos se encuentran asociados a un amplio rango de presas, entre las que es posible identificar ácaros de las familias Tetranychidae, Eriophyiidae, Tenuipalpidae, Tarsonemidae, Tixididae, entre otros; e insectos como Thysanoptera, Psocidae (McMURTRY y CROFT, 1997).

McMURTRY y CROFT (1997), ordenan los fitoseidos según su forma de vida, hábitos alimenticios, relaciones biológicas y características morfológicas de las hembras, en cuatro tipos: *depredadores especializados en el género Tetranychus* (Tipo I), caracterizado por el género *Phytoseiulus*; *depredadores especializados en la familia Tetranychidae* (Tipo II), incluye el género *Galendromus*, algunas especies de *Neoseiulus* y de *Typhlodromus*; *depredadores generalistas* (Tipo III), considera todos los géneros de la familia, a excepción de *Phytoseiulus* y *Galendromus*, en este grupo el rango de alimentación es mucho mayor incluyendo un amplio número de familias de ácaros e insectos de pequeño tamaño, el polen y exudados naturales de plantas son una

importante alternativa alimenticia de este grupo; *depredadores generalistas especializados en alimentación de polen* (Tipo IV), representado por el género *Euseius*, corresponden a especies polífagas, que expresan su mayor potencial reproductivo al consumir polen de ciertas plantas.

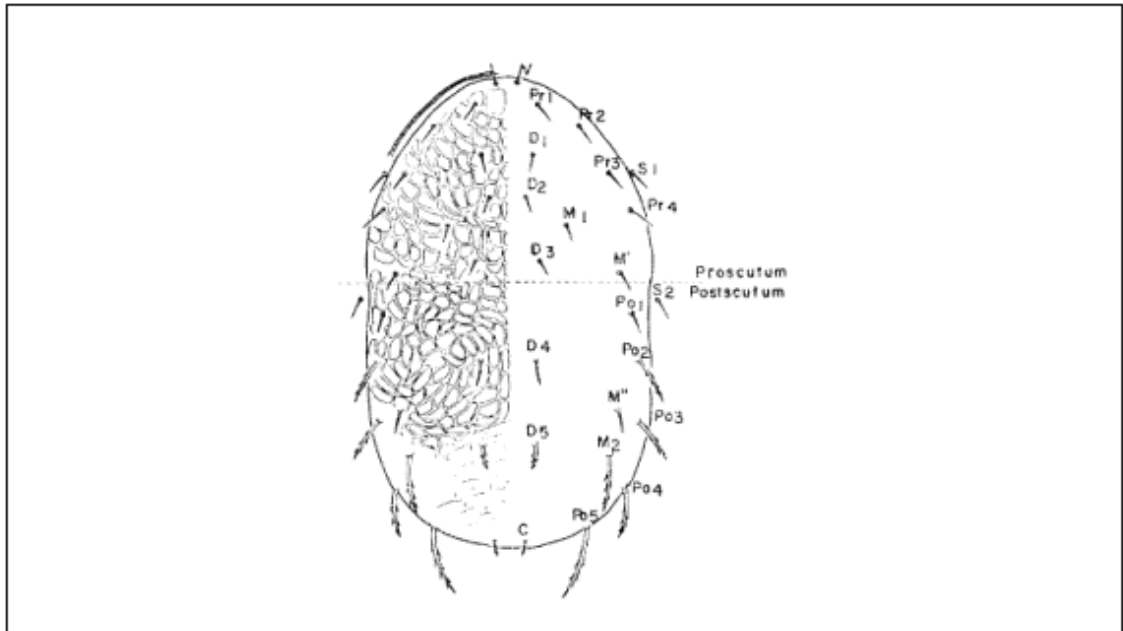
Trabajos como los de RASMY *et al.* (1991); ZHANG *et al.* (1992); ZHANG y SANDERSON (1993a; 1993b; 1995); ZHANG (1995), sirven de base a esta ordenación.

## 2.2 Características de *Chiloseius camposi* Gonzalez y Schuster, 1962.

Usando la nomenclatura propuesta por PRITCHARD y BAKER (1962), que es una simplificación de la planteada anteriormente por Garman, Chant y otros, GONZALEZ y SCHUSTER (1962), describen a *C. camposi* señalando que la hembra posee una placa dorsal de 380  $\mu\text{m}$  de largo por 220  $\mu\text{m}$  de ancho, con una profusa reticulación en los tercios anteriores y ligeramente emarginada a la altura de la seta sublateral (S2). Sobre esta placa dorsal se presentan 20 a 22 pares de setas, distribuidas en: un par de verticales (V); cinco pares de dorsocentrales (D1, D2, D3, D4, y D5); nueve pares de laterales, agrupadas en cuatro pares de prolaterales (Pr1, Pr2, Pr3 y Pr4) y cinco pares de postlaterales (Po1, Po2, Po3, Po4 y Po5); 2 pares de sublaterales, de las cuales, un par se denomina prosublaterales (S1) y el otro par postsublaterales (S2); cuatro pares de mediolaterales, agrupados en dos pares de promediolaterales (M1 y M') y dos pares postmediolaterales (M'' y M2); y un par de clunales (C). De las setas presentes en la placa dorsal, se señala que las postlaterales (Po2, Po3, Po4 y Po5), promediolaterales (M2), dorsocentrales (D5) y clunales (C), se presentan ligeramente anchas, aserradas y nacen de tubérculos (Figura 1).

Pero es la presencia de las setas promediolaterales (M1 y M') y postmediolaterales (M'' y M2), la principal característica que permite diferenciar este género de otros, principalmente de *Amblyseius* Berlese, 1914 (GONZALEZ y SCHUSTER, 1962).

En Chile esta especie se presenta en altas poblaciones hacia la zona sur, siendo la especie de la familia Phytoseiidae predominante en los huertos de manzanos de la Novena y Décima Región (VENEGAS, 1977; GUAJARDO, 1993; MEDEL *et al.*, 2002).



**FIGURA 1** Modelo esquemático de la placa dorsal de *C. camposi*.

FUENTE: GONZALEZ y SCHUSTER (1962).

### 2.3 Concepto de depredación.

El concepto de depredación no tiene un significado único, así TAYLOR (1984), propone cuatro definiciones, ordenadas en orden de generalización: (i) *ocurre cuando un organismo mata a otro para alimentarse*, es la definición más común, aunque podría considerarse restrictiva para depredadores y presas animales, también puede considerar procesos entre plantas, sin embargo para su comprensión se necesita conocer aspectos de comportamiento y muerte de la presa, excluye el parasitismo; (ii) *ocurre cuando individuos de una especie se alimentan y viven a expensas de individuos de otras*

*especies*, incluye lo señalado en (i) y suma en el concepto la herbivoría y todo tipo de parasitismo, asumiendo una división arbitraria entre parasitismo y depredación, diferenciándolos por un proceso de virulencia en el parasitismo que no existe en la depredación; (iii) *proceso por el cual una población se beneficia de otra*, esta definición difiere de las anteriores al no considerar los tipos de comportamiento involucrados en el proceso de depredación, enfocando al resultado ecológico del proceso; (iv) *proceso ecológico donde la energía y la materia fluyen de una especie a otra*, esta definición tiene la ventaja de no excluir ningún evento de depredación incluyendo todos los organismos heterótrofos y todos los procesos de biotransformación energética.

Para el propósito de esta investigación en torno a aspectos del comportamiento depredador, se emplearan las dos primeras definiciones, *i* e *ii*, como concepto de depredación.

#### **2.4 Factores que afectan el comportamiento.**

Según WYATT (1997), al investigar en aspectos del comportamiento, es necesario conocer y entender los múltiples factores que lo influyen directa o indirectamente. Dentro de estos factores los más importantes y destacables son el estado interno, el componente genético y los estímulos externos.

Refiriéndose al estado interno, WYATT (1997), señala que las respuestas de un individuo no solamente están determinadas por los estímulos a los que está sometido, sino que también expresan el estado fisiológico en que se encuentra el individuo, lo cual es muy difícil de controlar por el investigador. En una larga escala de tiempo, factores como: estado de desarrollo, edad, nutrición, ayunos, experiencias de vida, entre otros, pueden afectar el comportamiento profundamente (BARTON, 1993). Todos estos factores están ligados de una u otra forma a un componente genético que determina el ritmo del estado fisiológico e interacciona con los distintos factores mencionados, modificando el comportamiento del individuo (Hoffmann, 1994 citado por WYATT, 1997)

Los estímulos externos como son los visuales, auditivos, olfatorios son obviamente los más fuertes modificadores del comportamiento y de más fácil manipulación experimental. Las distintas formas de percepción de los estímulos periféricos determinan distintos tipos de comportamiento, así olfato y gusto son mucho más importantes y familiares en los insectos, que la visión donde se presentan diferentes espectros de sensibilidad y acuciosidad (ATKINS, 1980; WYATT, 1997).

## 2.5 Tipos de respuestas que presenta un depredador.

En lo referente a la respuesta depredadora, HASSELL (1978), señala que las principales son la respuesta funcional y la respuesta numérica.

**2.5.1 Respuesta funcional.** Se define como la relación que se establece entre la densidad de la población de la presa y la tasa de depredación por depredador (HOLLING, 1966; HASSELL, 1978; TAYLOR, 1984). La función general que describe esta definición es:

$$\left[ \frac{dH}{dt} = Hg(H) - f(P, H) \right] \quad (2.1)$$

Donde el tamaño de la población del depredador está representado por  $P$ , el tamaño de la población de la presa por  $H$ , la tasa de crecimiento por individuo de la población de presas en ausencia de depredación por la función  $g(H)$ , los términos que aparecen negativos en la ecuación representan la tasa de depredación, la función  $f(P, H)$  describe la dependencia de la tasa de mortalidad por depredador producida sobre la densidad de presas, esta función tiende a incrementar hasta un valor máximo para un tiempo determinado, que puede explicarse como consecuencia de la tasa máxima de digestión, o bien, por la tasa de mortalidad por los depredadores. Por tanto, la tasa de crecimiento de la población de presas es la diferencia entre el primer termino, que es usualmente positivo, y el segundo termino que es negativo o cero (TAYLOR, 1984).

HOLLING (1966), estableció cuatro curvas de respuesta funcional que concuerdan en presentar un punto máximo de tasa de depredación en algún punto del incremento de la densidad de presas. A diferencia del modelo de Lotka y Volterra que asume una relación lineal entre la densidad de la presa y la tasa de depredación, sobre la totalidad de la densidad de presas (HASSELL, 1976, 1978).

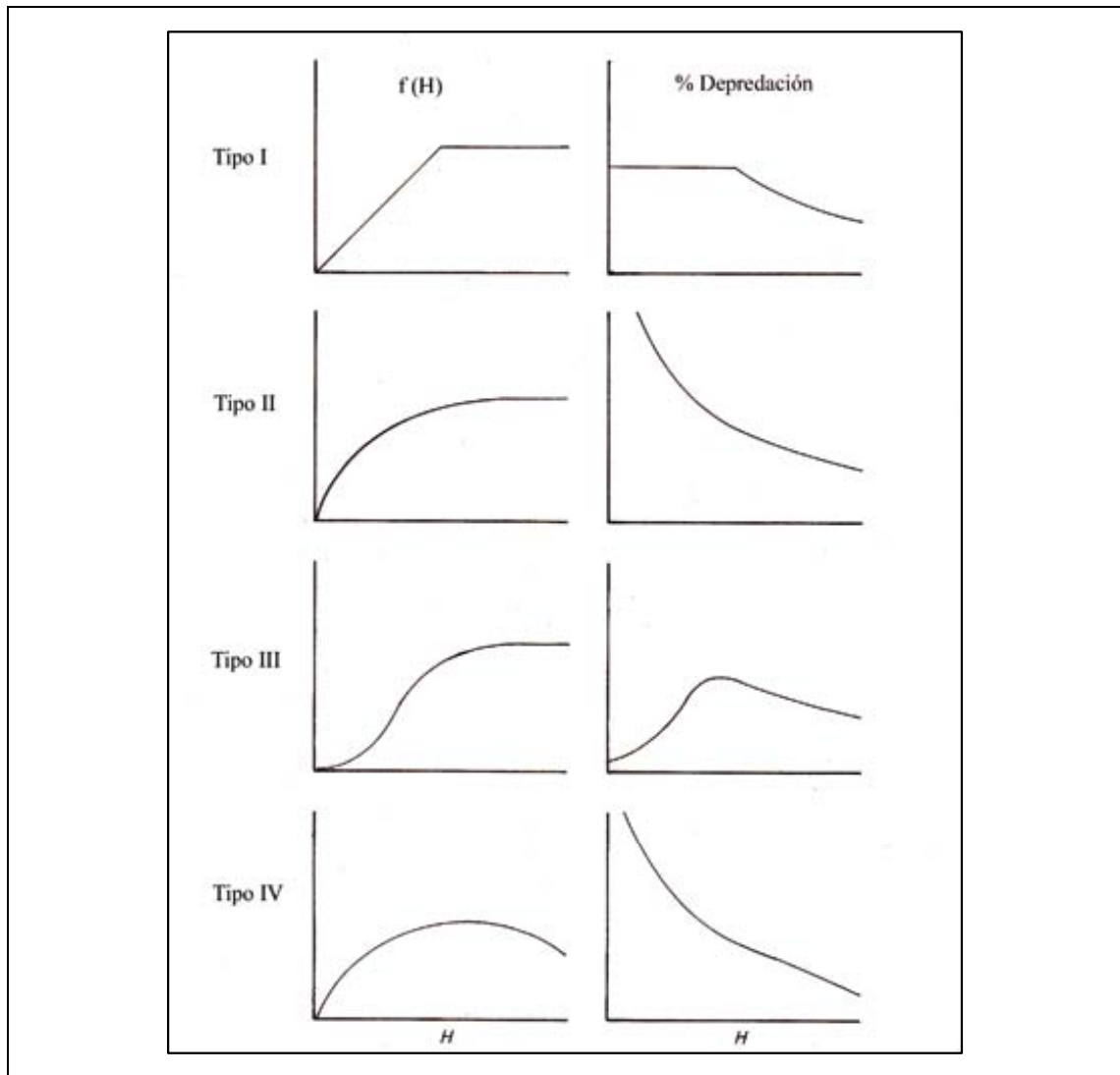
La curva *Tipo I* es típica de invertebrados acuáticos filtradores, que realizan un cese abrupto de la tasa de consumo lo que se ve reflejado como una relación lineal y directa, que luego forma una brusca plataforma plana; la curva *Tipo II* se presenta en artrópodos depredadores y parasitoides, que al aumentar el número de presas tienen una mayor tasa de consumo, pero de una menor proporción de la población, reflejándose en una curva que se desacelera a medida que va en aumento para tomar un sentido asintótico; el *Tipo III*, es considerado el ideal para control biológico, debido a que a mayor densidad de presas existe una mayor tasa de consumo, esta representado con una curva sigmoídea, y; el *Tipo IV* aplicado a comportamiento de acción defensiva de las presas debido a que a mayor tamaño de la población de presas se reduce la tasa de captura y consumo (Figura 2) (HOLLING, 1961; 1965; 1966; HASSELL, 1978).

**2.5.2 Respuesta numérica.** Definida como la respuesta de los depredadores a los cambios en la densidad de la presa, expresada como cambio numérico de la densidad de cada depredador (HASSELL, 1978; TAYLOR, 1984). La función general que define este tipo de respuesta es:

$$\left[ \frac{dP}{dt} = k[P, f(P, H)] \right] \quad (2.2)$$

Donde la *tasa de crecimiento de la población del depredador* esta representada por la expresión  $k[P, f(P, H)]$ , y la aparición en forma separada de los términos  $P$  y  $f(P, H)$  indica que el *crecimiento de la población del depredador* depende de la

densidad de los depredadores y de la tasa de disponibilidad de alimentos (TAYLOR, 1984).



**FIGURA 2** Tipos de respuesta funcional y curva de porcentaje de depredación a distintas densidades de presa.

FUENTE: TAYLOR (1984).

La respuesta numérica puede estar expresada en el largo plazo por alteraciones de la tasa de sobrevivencia y reproducción, o bien, en el corto plazo reflejar



comportamientos de agregación de los depredadores en áreas de alta densidad de presas (TAYLOR, 1984). Por otra parte, HASSELL y MAY (1974), señalan que en el corto plazo la respuesta numérica es parte de la respuesta funcional.

## **2.6 Rol de la familia Phytoseiidae en el control biológico.**

El control biológico, definido como la reducción de la población plaga a través de parásitoides, depredadores o patógenos, puede subdividirse en *Clásico*, *Aumentativo* y *Conservacionista* (HUFFAKER *et al.*, 1971; VAN DRIESCHE y BELLOWS, 1996). Usando estos tres criterios, McMURTRY y CROFT (1997), realizan una detallada revisión del potencial de los fitoseidos en el control biológico.

Desde los años 1960 que se hace referencia en publicaciones de la importancia de los fitoseidos como depredadores de ácaros plaga McMURTRY *et al.* (1971); JEPPSON *et al.* (1975); DORESTE (1988), sustentado en un principio en la disminución de los daños causados a los cultivos al estar estos presentes y luego por investigaciones biológicas más acabadas.

En Chile, a pesar de existir trabajos en relación a la sistemática, biología y relaciones ecológicas en torno a los fitoseidos nativos, no existen estudios acabados de evaluación de estos como controladores biológicos, de hecho, las investigaciones se han centrado en la búsqueda de nuevas especies, estudios de diversidad y densidades poblacionales, y principalmente evaluaciones del efecto de tratamientos químicos sobre los fitoseidos.

## **2.7 Métodos experimentales de evaluación de los enemigos naturales.**

La dificultad de realizar estudios relacionados con depredación se basa en que la interacción entre el depredador y la presa es muy breve, lo que reduce las posibilidades de detección y observación, además que frecuentemente son pocos los remanentes de la presa que se pueden detectar en el depredador (MILLS, 1997).

Según señala LUCK *et al.* (1988), para poder evaluar un enemigo natural es necesario plantear y responder a las siguientes preguntas: ¿la presencia o ausencia de entomófagos afecta la densidad de la población a estudiar?; ¿cuál entomófago mata a cuál plaga?; ¿cómo y a qué velocidad el entomófago mata a la presa?; ¿cuál es la respuesta de los entomófagos a cambios en la densidad de la presa en campo?; ¿cuál es la estrategia de búsqueda de presas del entomófago?; ¿cuál es el efecto de los cambios ambientales en las interacciones depredador – presa / parasitoide – huésped?

Para responder a estas preguntas se han desarrollado una serie de técnicas, que tienen como objetivo la evaluación de enemigos naturales. Así LUCK *et al.* (1988), señalan seis métodos que permiten la evaluación de enemigos naturales: introducción y aumento; uso de jaulas y barreras de exclusión; técnicas de remoción de enemigos naturales; enriquecimiento de presas; observación directa; evidencias químicas de la alimentación de los enemigos naturales.

Por otra parte MILLS (1997), agrupa una serie de técnicas de evaluación de enemigos naturales en dos grandes grupos, las de (i) *estimación directa* que incluye las técnicas de estimación en laboratorio del potencial del depredador, observación directa en campo, marcaje de presas, detección de remanentes de presas en intestinos del depredador, cuantificación del impacto de la depredación, y; (ii) *estimación indirecta*, incluyendo técnicas de exclusión con barreras físicas, barreras químicas, remoción manual de enemigos naturales.

Finalmente se puede señalar que dentro de los principales objetivos que se plantean con la evaluación de las poblaciones de enemigos naturales se encuentra estudiar los cambios en la población plaga debido a la acción de los depredadores o parasitoides; cuantificar su impacto en la entomofauna de los ecosistemas donde habitan y donde pudieran ser introducidos; establecer sus interacciones con plagas y el hábitat; y estudiar el comportamiento, distribución y agregación de los enemigos naturales respecto de la presa (LUCK *et al.*, 1988).

### 3. MATERIAL Y METODO

#### 3.1 Ubicación de los ensayos.

Los ensayos se realizaron en el Laboratorio de Entomología, del Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, de la Universidad Austral de Chile, en Valdivia, Décima Región de los Lagos, Chile.

#### 3.2 Materiales.

Los materiales utilizados en la investigación se agruparon en:

**3.2.1 Materiales biológicos.** El material animal utilizado fue el ácaro depredador de la familia Phytoseiidae, *C. camposi* y como presa el ácaro de la familia Tetranychidae, *P. ulmi*, en estados de huevo y adulto. Por otra parte, el material vegetal que se utilizó fue polen y hojas de manzano, *Malus sylvestris* Mill. Este material fue colectado en diferentes huertos de manzano en producción comercial o abandonados, de la zona.

**3.2.2 Materiales de vidrio.** Placas Petri de 6 cm de diámetro y 1,5 cm de altura y de 3,5 cm de diámetro y 1 cm de altura, porta objetos y cubre objetos.

**3.2.3 Materiales químicos.** Medio Hoyer, usado en el montaje de algunos ácaros para su posterior conservación e identificación, preparado con 50 cc de agua destilada, 30 g de goma arábica, 200 g de hidrato de cloral y 20 cc de glicerina (BORROR y DeLONG, 1964; DORESTE, 1988).

**3.2.4 Equipos ópticos.** Microscopio estereoscópico Zeiss (1000x), lupa estereoscópica Zeiss (20x) y lupa estereoscópica Zeiss (20x) con conexión para cámara de video, ambas con sistema de iluminación Zeiss KL 1500 LCD.

**3.2.5 Equipos.** Cámara de video Sony DXC-C1 (0,63x), monitor color Sony Trinitron modelo PVM-20M2U de 19'', equipos de temperatura y luz controlada, luxímetro, termómetro, y cronómetros.

**3.2.6 Otros materiales.** Discos de poliéster transparente de 2 cm de diámetro y 100  $\mu\text{m}$  de espesor, rectángulos de polietileno de alto grosor, pinzas, lápices para transparencia, regla graduada en mm, transportador en grados sexagesimales, medidor de líneas curvas, alfileres, pincel, tijera, toalla de papel absorbente, bolsas plásticas para trasladar el material del campo al laboratorio.

### **3.3 Método.**

A continuación se detalla el método usado para llevar a termino esta investigación.

**3.3.1 Condiciones ambientales de los ensayos.** Los ensayos se realizaron bajo condiciones ambientales controladas, con temperatura de  $20\pm 2^{\circ}\text{C}$ , humedad ambiente de  $75\pm 15\%\text{H.R.}$ , fotoperíodo de 16:8 (L:O) y luminosidad sobre la arena experimental de  $1300\pm 50\text{ lux}$ .

**3.3.2 Arena experimental.** En una placa Petri, con el fondo cubierto de agua, se mantuvo un depredador sobre un disco de poliéster hasta completar el período de ayuno, luego en la misma placa se introdujo un disco de hoja de manzano, sobre el cual se encontraba la presa, acto seguido se puso en contacto ambos discos lo que permitió el movimiento del depredador al disco de hoja y se comenzó con la evaluación de las variables a estudiar, durante el tiempo estipulado para cada experimento.

**3.3.3 Comportamiento depredador como efecto de diferentes niveles de ayuno.** Para llevar a termino este ensayo se usó la arena experimental descrita en el punto (3.3.2), manteniendo un depredador sobre un disco de poliéster, durante seis tiempos de ayuno de 6, 24, 48, 72, 96 y 120 horas, tiempo tras el cual se los enfrentó, en un disco de hoja de manzano, a dos tipos de presas separadamente: en una densidad de 5 por disco,

huevos o adultos de *P. ulmi*. Las variables evaluadas fueron:

- (a) *Tiempo hasta el primer encuentro* ( $T_p$ ), tiempo desde que el depredador entra en la arena experimental, hasta que tiene el primer contacto con la presa.
- (b) *Tiempo de intento de consumo* ( $T_i$ ), tiempo que el depredador tarda en atrapar y reducir la presa, hasta que se inicia el consumo, o bien hasta liberarla si no tiene éxito en consumirla.
- (c) *Tiempo de consumo* ( $T_c$ ), tiempo que le toma al depredador consumir la presa. El indicador usado es el movimiento de fluidos desde la presa al depredador, observado a través del cuerpo translucido.
- (d) *Tiempo de manipuleo* ( $T_h$ ), tiempo que el depredador ocupa en atrapar, reducir y consumir la presa, hasta que la abandona. Corresponde a la suma entre  $T_i$  y  $T_c$ .
- (e) *Número de encuentros con intento de consumo* ( $E_i$ ), número de encuentros en que el depredador intento atrapar y reducir a la presa, sin llegar al consumo.
- (f) *Número de encuentros de consumo* ( $E_c$ ), número de encuentros que terminaron en consumo.
- (f) *Número total de encuentros* ( $E_t$ ), número total de contactos entre el depredador y la presa.
- (h) *Porcentaje de encuentros exitosos* ( $S$ ), obtenido a partir de  $E_c$  en relación a  $E_t$  entre el depredador y la presa.

Las 25 repeticiones por cada variable estudiada, fueron obtenidas mediante el uso de una lupa estereoscópica (20x), midiendo los tiempos, por medio de cronómetros.

**3.3.4 Comportamiento de búsqueda como efecto del consumo de la presa.** Con el objetivo de medir el efecto del consumo de la presa por parte del depredador, se evaluó el comportamiento del depredador antes de encontrar y consumir la presa, y después de consumirla y abandonarla mediante la medición de los cambios de velocidad (ortocinesis) y del ángulo de desplazamiento (clinocinesis), distancia lineal y total recorrida.

Previamente los depredadores fueron sometidos a un período de ayuno de 48 horas, tras lo cual la evaluación de las variables se inició 5 min después de ingresar el depredador a la arena. La primera medición se realizó durante 10 s antes de ingresar la presa a la arena, luego una vez que el depredador consumió y abandonó la presa se midió durante 10 s a intervalos de tiempo de 1 minuto, durante 10 minutos.

Las observaciones se realizaron captando con una cámara de video la imagen proveniente desde la lupa, siendo proyectada al monitor con una ampliación final de 25x. Sobre el monitor se ubicó, en cada una de las 15 repeticiones, un rectángulo de polietileno sobre el cual se registró por medio de lápices para transparencia, las variables evaluadas para luego ser medidos y transformados al tamaño real, datos sobre los cuales se realizaron los análisis.

**3.3.5 Evaluación de la respuesta funcional.** Con el objetivo de evaluar la respuesta funcional de *C. camposi* frente a *P. ulmi*, se les enfrentó en la arena señalada en el punto (3.3.2), sometiendo previamente al depredador a un período de ayuno de 24 horas. Cumplido el tiempo de ayuno se enfrentó un depredador por disco de hoja, durante 24 horas, a seis densidades de presa de 1, 5, 10, 20, 30 y 50 individuos por disco. Pasadas las 24 horas los depredadores fueron retirados, procediéndose a registrar el total de presas consumidas por los depredadores, para cada nivel de densidad. La respuesta funcional fue evaluada por medio de cuatro modelos de regresión lineal basados en las ecuaciones de linealización ( $[y = Ax + B]$ ; donde A es el coeficiente de regresión o pendiente de la recta; B intercepto con eje X; x variable independiente e y variable dependiente), propuesta por HOLLING (1959b), ROGERS (1972); LIVHDAHL y STIVEN (1983) y transformación de Woolf (FAN y PETITT, 1994). El detalle de estos modelos se presenta en los cuatro puntos que siguen.

La descripción de la nomenclatura usada para cada uno de los factores involucrados, se señalan en la página 19.

- (a) HOLLING (1959b), basada en el modelo de linealización (3.2) de la ecuación del disco (3.1):

$$\left[ \frac{N_a}{P} = \frac{aT_t N}{1 + aT_h N} \right] \quad (3.3)$$

$$\left[ \frac{N_a}{N} = -aT_h N + a \right] \quad (3.4)$$

donde:

$$a = (B) \quad (3.5)$$

$$T_h = \left( -\frac{A}{a} \right) \quad (3.6)$$

- (b) Transformación de Woolf, basada en la ecuación del disco de Holling (3.1), usando el modelo de linealización (3.5)

$$\left[ \frac{N}{N_a} = T_h N + \frac{1}{a} \right] \quad (3.7)$$

donde:

$$a = \left( \frac{1}{B} \right) \quad (3.8)$$

$$T_h = (A) \quad (3.9)$$

- (c) ROGERS (1972), basada en la ecuación de búsqueda aleatoria (3.8) usando el modelo de linealización (3.9)

$$\left[ N_a = N(1 - e^{(-aT_t + aT_h N)}) \right] \quad (3.10)$$

$$\left[ \ln\left(\frac{S}{N}\right) = aT_h N_a - a \right] \quad (3.11)$$

donde:

$$a = (-B) \quad (3.12)$$

$$T_h = \left( \frac{A}{a} \right) \quad (3.13)$$

(d) LIVHDAHL y STIVEN (1983), basada en la ecuación del disco de Holling (3.2), usando el modelo de linealización (3.12)

$$\left[ \frac{1}{N_a} = \frac{1}{aN} + T_h \right] \quad (3.14)$$

donde:

$$a = \left( \frac{1}{A} \right) \quad (3.15)$$

$$T_h = (B) \quad (3.16)$$

Donde  $N_a$  representa el número de presas encontradas por el depredador  $P$ ,  $P$  el número de depredadores (1 depredador),  $a$  coeficiente de ataque o tasa de búsqueda por depredador,  $T_i$  el tiempo experimental (24 horas),  $T_h$  el tiempo de manipuleo,  $N$  el número de presas ofrecidas,  $S$  número de presas sobrevivientes,  $A$  es la pendiente y  $B$  el intercepto con el eje  $X$ , obtenidos del análisis de regresión.

Cada regresión se realizó en base a 25 repeticiones para cada densidad de la presa, cada una de estas repeticiones fue obtenida a partir de 3 replicas, realizadas simultáneamente, de esta forma cada regresión contó con un total de 150 datos.

**3.3.6 Efecto de un alimento alternativo en el comportamiento depredador.** Con el afán de evaluar el efecto de un alimento alternativo en el comportamiento depredador de *C. camposi*, se dispuso del método descrito en el punto (3.3.3) incluyendo en este sistema depredador - presa una alternativa alimentaria correspondiente a polen de manzano. El método y las variables evaluadas fueron idénticos a los señalados en el punto (3.3.3), modificado solamente por la inclusión de polen de manzano en la arena experimental, por medio de un pincel antes de iniciar la evaluación, registrando 25 repeticiones por variable estudiada.



**3.3.7 Diseño experimental y análisis estadístico.** En todos los ensayos la obtención de los datos se obtuvo por medio de un diseño experimental completamente aleatorio.

Las diferentes lecturas de las variables evaluadas fueron analizadas a través de un análisis de varianza (ANDEVA) y en los casos donde se detectó diferencia de promedios se procedió a diferenciarlos por medio de la prueba de diferencia de medias de Tukey (al 5% de significancia). Los grupos de datos que no cumplieron con los supuestos de aleatoriedad, normalidad del error y homogeneidad de varianzas, que exige este tipo de análisis, fueron transformados mediante alguna de las ecuaciones pertinentes. Si aun así, los datos no cumplían los requisitos para realizar el análisis de varianza, se realizó la prueba no paramétrica de diferencia de medias de Kruskal–Wallis (SIEGEL, 1956; SOKAL y ROHLF, 1971).

El desarrollo del análisis de los datos se realizó por medio de la planilla electrónica Excel y el programa estadístico Statgraphics Plus 5.0.

## 4. PRESENTACIÓN Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS

### 4.1 Efecto del nivel de ayuno en el comportamiento del depredador.

El proceso de alimentación para un depredador incluye localizar la presa, someterla, matarla, ingerirla y digerirla, estos procesos son profundamente influenciados por el grado de saciedad o hambre que presenta el depredador al momento del consumo (CARACO *et al.*, 1980; CARACO, 1982; GODIN y CROSSMAN, 1994). Se ha demostrado experimentalmente que el nivel de hambre de un depredador produce cambios en sus patrones locomotores CARTER y DIXON (1982); BELL *et al.* (1985), selectividad entre distintos tipos de alimentos ELNER y HUGHES (1978), capacidad de evitar depredadores competidores LIMA *et al.* (1985); GODIN y CROSSMAN (1994), selección del área de búsqueda y tiempo de permanencia en ella (CARACO, 1983).

También en estudios relacionados se ha observado efecto del hambre en el balance energético del depredador, tiempo de búsqueda, tiempo de manipulación, cambios en la capacidad de detección de la presa, cambios en los umbrales sensoriales de respuesta a la proximidad de la presa (HASSKELL *et al.*, 1962). En base a estos y otros estudios, se ha afirmado que el nivel de respuesta al estímulo provocado por la presa se incrementa con el nivel de hambre, por una disminución en el umbral de respuesta de los canales sensoriales usados para la detección de la presa (PERSONS, 1999).

**4.1.1 Efecto del hambre en el consumo de huevos de *P. ulmi*.** A pesar de lo señalado por los trabajos anteriormente citados, se apreció que en el ensayo con huevos de *P. ulmi* como presa, en general, las pruebas estadísticas no detectaron diferencia significativa como efecto del nivel de ayuno en las variables estudiadas, a excepción, de tiempo de primer encuentro y encuentros totales los que si presentaron efecto en función del nivel de hambre (Anexos del 9 al 16).

**CUADRO 1 Variables consideradas para estimar el comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de huevo, en relación al nivel de ayuno.**

Ayuno (horas)	$T_p$ <sup>1</sup> (min)	$T_i$ <sup>2</sup> (min)	$T_c$ (min)	$T_h$ <sup>2</sup> (min)	$E_i$ <sup>1</sup>	$E_c$	$E_t$ <sup>1</sup>	$S$
6	3,48±3,06 a	0.14±0,26	0,00±0,00	0.13±0,26	1.00±1,70	0,00±0,00	6.52±6,59 a	0,00±0,00
24	4,74±4,75 ab	0.58±1,08	0,00±0,00	0.58±1,08	1.32±1,70	0,00±0,00	4.52±3,11 ab	0,00±0,00
48	5,24±5,11 ab	1.76±3,00	0,00±0,00	1.75±3,00	2.68±3,13	0,00±0,00	6.24±5,27 ab	0,00±0,00
72	6,96±6,06 ab	1.02±1,79	0.74±3,72	1.77±4,02	2.08±2,87	0.04±0,20	4.04±3,74 ab	2.00±10,0
96	7,22±4,71 b	1.00±1,89	0.72±2,61	1.71±3,82	1.64±2,79	0.08±0,28	3.32±2,32 b	3.33±11,7
120	7,42±2,94 b	1.12±2,59	0,00±0,00	1.12±2,59	1.52±3,41	0,00±0,00	2.60±3,41 b	0,00±0,00

<sup>1</sup> ANDEVA en base a transformación de  $\log_{10}(X+1)$ ; <sup>2</sup> prueba de Kruskal-Wallis.

Valores con letras diferente en la columna son significativos a la prueba estadística de Tukey ( $\alpha=0.05$ )

Respecto del tiempo de primer encuentro ( $T_p$ ), se observó que el depredador ocupó más tiempo en encontrar la presa a medida que se incrementaba el nivel de ayuno, hasta el máximo tiempo medido (120 horas), sin embargo, sólo los períodos máximos de ayuno (96 y 120 horas) fueron diferentes estadísticamente al período de menor ayuno (6 horas) (Cuadro 1; Figura 3). Es necesario señalar que el tiempo de primer encuentro aumento en un 100% entre el mínimo tiempo de ayuno (6 horas) y el máximo (120 horas).

En el caso de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) y número de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ), se observó un aumento en los valores numéricos, pero estos no fueron estadísticamente significativos.

Para tiempo de consumo ( $T_c$ ) y número de encuentros de consumo ( $E_c$ ), se aprecia que las presas en estado de huevo realmente no pudieron ser consumidas a pesar del alto número de intentos de consumo, pudiendo explicar los tres eventos de  $E_c$ , entre los niveles de ayuno de 72 a 96 horas, como un artificio provocado probablemente por

error experimental (Cuadro 1; Figura 5 y 8). Sin embargo, en observaciones paralelas se observó que al dañar la cubierta del huevo este era consumido en su totalidad, tardando aproximadamente un minuto en este proceso, lo que hace presumir que la superficie del huevo actúa como protección mecánica. Ello podría haber ocurrido en los casos en que se observó consumo, al manipular el huevo.

En relación al tiempo de manipuleo ( $T_h$ ), al igual que  $T_i$  y  $E_i$ , se observó aumento en los valores numéricos, pero sin diferencia significativa, hacia el nivel de ayuno de 48 horas, y luego permanecer estable hasta las 96 horas. Es importante destacar la apreciable insistencia en la manipulación de la presa en estado de huevo, en especial entre 48 y 96 horas de ayuno, lo que implica un cambio en el comportamiento, que no se ve reflejado en consumo de presas en estado de huevo, ya que este ácaro sería incapaz normalmente de consumir esta presa al estado de huevo (Cuadro 1; Figura 6). Esto se ratifica al observar los resultados de la razón de encuentros exitosos ( $S$ ), donde se observó que no superó el 3,33% (Cuadro 1; Figura 10).

El número de encuentros totales ( $E_t$ ) presenta una disminución numérica a medida que se incrementa el nivel de ayuno, pero sin diferencia significativa, lo que puede estar relacionado con el aumento de  $T_p$  y  $T_h$ . Sin embargo, debe ponerse atención en el alto valor de  $E_t$ , siendo superior durante todos los niveles de ayuno, a excepción de 72 horas. Este dato es importante porque muestra una activa de búsqueda de presa, a pesar de no existir consumo de huevos. Si bien al incrementar el hambre disminuye el número de encuentros totales, solamente los mayores niveles de ayuno (96 y 120 horas) fueron diferentes al menor nivel (6 horas) (Cuadro 1; Figura 9).

**4.1.2 Efecto del hambre en el consumo de adultos de *P. ulmi*.** En relación a los resultados obtenidos usando adultos de *P. ulmi* como presa, se apreció que para las variables estimadoras de comportamiento depredador, las pruebas estadísticas no detectaron diferencia significativa como efecto del nivel de ayuno, a excepción, de tiempo de primer encuentro y encuentros totales las que si presentaron efecto en función del hambre, situación similar al observado para los huevos (Anexos del 17 al 24).

**CUADRO 2** Variables consideradas para estimar el comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1s$ ) evaluados sobre presas en estado de adulto, en relación al nivel de ayuno.

Ayuno (horas)	$T_p$ (min)	$T_i^3$ (min)	$T_c$ (min)	$T_h$ (min)	$E_i^2$	$E_c$	$E_t^1$	$S$
6±	3,88±5,04 a	0,20±1,22	1,71±4,77	1,91±5,21	0,32±0,55	0,12±0,33	3,52±3,80 ab	2,46±6,92
24±	4,16±3,13 a	0,26±4,61	2,88±7,98	3,14±8,35	0,44±1,04	0,12±0,33	1,96±2,22 a	6,00±23,6
48±	4,97±4,21 a	1,08±9,40	2,31±5,78	3,40±6,53	0,64±1,22	0,16±0,37	3,60±3,65 ab	6,06±20,4
72±	5,79±3,51 ab	0,38±13,8	2,25±6,45	2,63±6,73	0,48±0,82	0,16±0,47	4,32±3,46 b	4,32±7,50
96±	8,90±4,95 b	0,41±18,4	2,28±6,70	2,69±7,09	0,40±0,86	0,16±0,47	2,92±2,08 ab	5,80±20,5
120±	5,54±3,79 ab	0,32±23,0	2,10±5,90	2,42±6,47	0,16±0,37	0,16±0,37	1,88±0,97 a	6,33±15,4

ANDEVA en base a: <sup>1</sup> transformación de  $\log_{10}(X+1)$ , <sup>2</sup> transformación arcoseno; <sup>3</sup> prueba de Kruskal-Wallis. Valores con letras diferente son significativos a la prueba estadística de Tukey ( $\alpha=0.05$ )

En el caso de tiempo de primer encuentro ( $T_p$ ), se observó que el depredador también ocupó más tiempo en encontrar una presa móvil al incrementar el nivel de ayuno hasta las 96 horas, sin embargo solo el nivel de ayuno de 96 horas fue diferente de los nivel de 6, 24 y 48 horas (Cuadro 2; Figura 3).

En el caso de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) y número de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ), a pesar de no presentar diferencia significativa al incremento del nivel de ayuno, se apreció un aumento numérico en ambas variables, incremento que alcanzó su punto máximo con 48 horas de ayuno. Cabe destacar la similitud de las curvas de  $T_i$  y  $E_i$ , donde se puede apreciar que el depredador intenta consumir la presa, principalmente en el nivel de ayuno de 48 horas, sin reflejarse esto en un mayor consumo (Cuadro 2; Figura 4 y 7).

En relación a tiempo de consumo ( $T_c$ ) y número de encuentros de consumo ( $E_c$ ), se observó que las presas adultas fueron consumidas durante todo el rango de ayuno a un

nivel parcialmente estable, que no superó los cuatro encuentros de consumo en cada nivel de ayuno de 25 enfrentamientos, lo que puede considerarse un valor muy menor y que no es afectado con el incremento del hambre, como podría esperarse (Cuadro 2; Figura 5 y 8).

Respecto del tiempo de manipuleo ( $T_h$ ), se observó un incremento hacia el nivel de ayuno de 48 horas, tendencia también observada en el caso del consumo de huevos. Es importante destacar la insistencia en la manipulación de la presa en estado adulto, superior a la ocurrida con el estado de huevo, en especial entre 24 y 48 horas de ayuno, comportamiento que se ve reflejado en mayor consumo de presas (Cuadro 2; Figura 6). Esto se ratifica al observar los resultados de la razón de encuentros exitosos ( $S$ ), el que no superó el 6,33% promedio (Cuadro 2; Figura 10).

En el número de encuentros totales ( $E_t$ ) se produjo un incremento en el nivel de 72 horas de ayuno el que resultó ser superior y el único diferente de los niveles de 24 y 120 horas. Esta información puede resultar importante porque muestra la búsqueda de la presa, a pesar de no existir un consumo importante de adultos, lo que podría relacionarse con la razón de tamaño depredador presa que es cercana a uno, o bien, la búsqueda que realiza el ácaro de otros alimentos (Cuadro 2; Figura 9).

**4.1.3 Análisis del efecto del ayuno en el comportamiento depredador para dos estados de la presa.** Estos resultados se contraponen a los planteamientos teóricos y empíricos de HASKELL *et al.* (1962), HOLLING (1966), HASSELL (1978) y PERSONS (1999), entre otros autores, quienes señalan que a medida que el nivel de hambre del depredador se incrementa la capacidad de búsqueda y detección de la presa aumenta, disminuyendo el tiempo de primer encuentro. Este aumento puede deberse presumiblemente a una estrategia de ahorro de energía, apoyado en las observaciones visuales realizadas, donde se apreció una reducción de la velocidad y distancia recorrida, permaneciendo más tiempo estacionario a medida que se aumentaba el tiempo de ayuno.

Tanto en el caso de presas en estado de huevos como en estado adulto, al comienzo de la búsqueda se observó que *C. camposi* a pesar de desplazarse muy cercano e incluso tomando contacto con la presa ignoraba la presencia de esta, incluso en algunos casos en que la presa era adulta, escapando ambos rápidamente en la mayor parte de los primeros encuentros.

Existe un importante factor que puede haber influido fuertemente en el bajo nivel de consumo de adultos, este factor dice relación con la razón de tamaño depredador-presa, la que según estudios realizados por EVANS (1976b) afecta la capacidad de atrapar, reducir y lograr el consumo de la presa. En este mismo trabajo se presenta información que señala que razones de tamaño depredador-presa cercanas a uno favorecen el escape de la presa, tal vez por la dificultad que involucra reducir una presa del mismo tamaño del depredador, lo que podría explicar en parte el bajo consumo de adultos de *P. ulmi*, considerando que la razón de tamaño entre *C. camposi* y *P. ulmi* es muy próxima a uno, existiendo dificultad para atrapar, reducir y llegar a consumir la presa. Esto es apoyado por las observaciones realizadas durante los enfrentamientos, donde se apreciaba la dificultad para lograr reducir la presa y luego consumirla, observando habitualmente como la presa lograba escapar al consumo con movimientos fuertes y rápidos hasta liberarse.

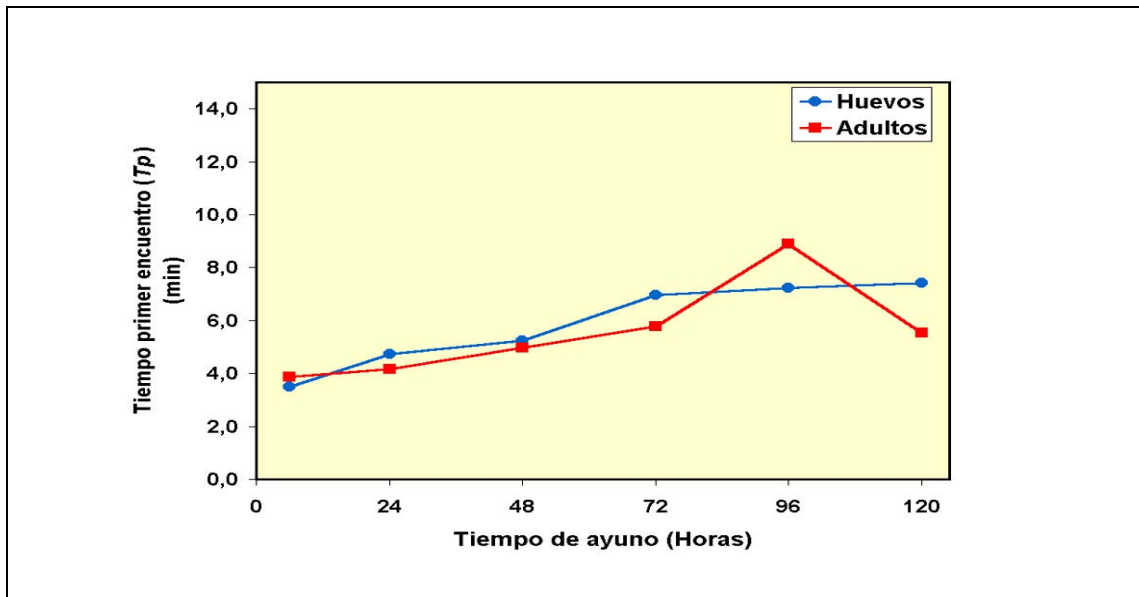


FIGURA 3 Tiempo de primer encuentro ( $T_p$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.

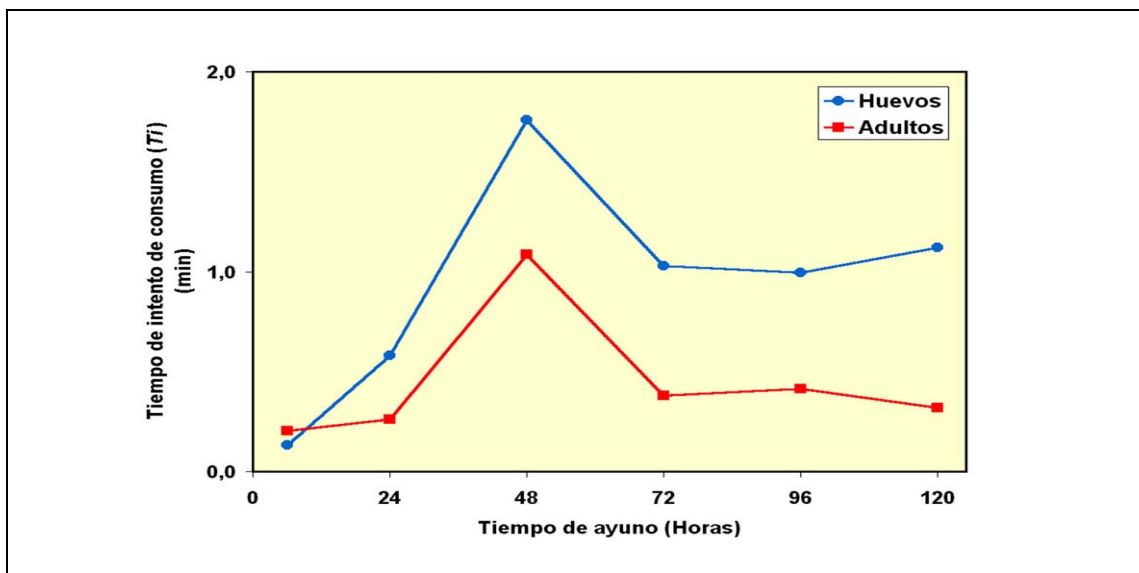


FIGURA 4 Tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.



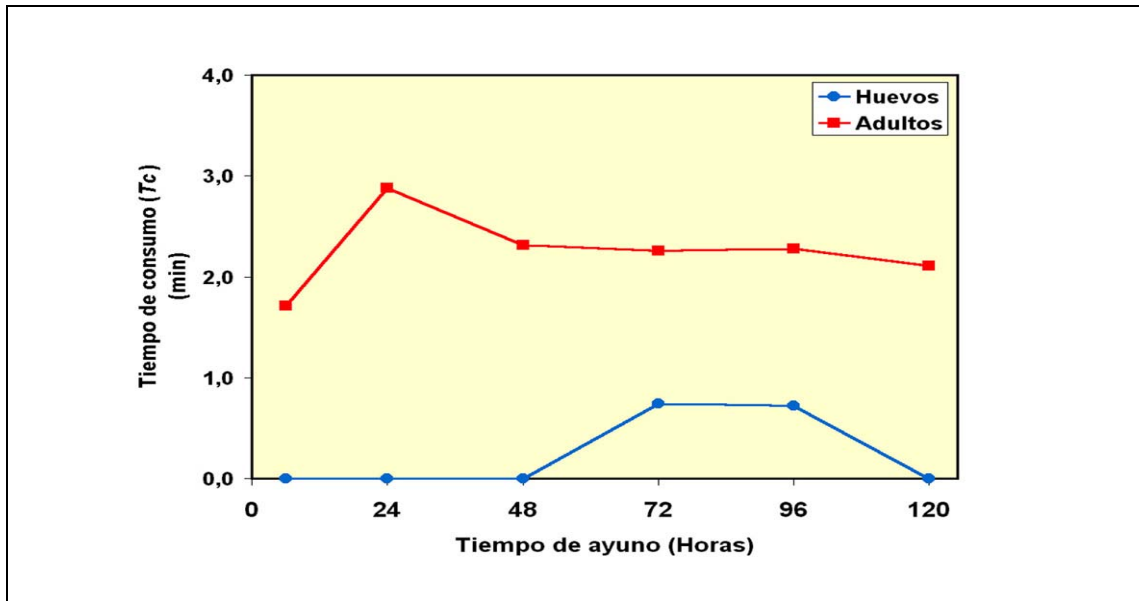


FIGURA 5 Tiempo de consumo ( $T_c$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.

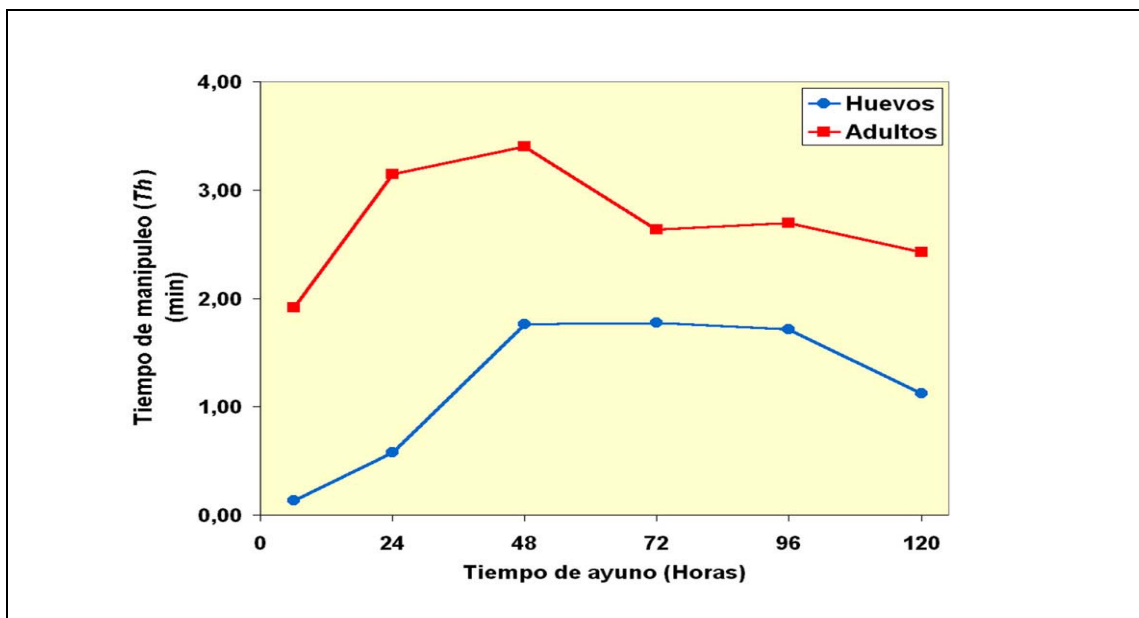


FIGURA 6 Tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.

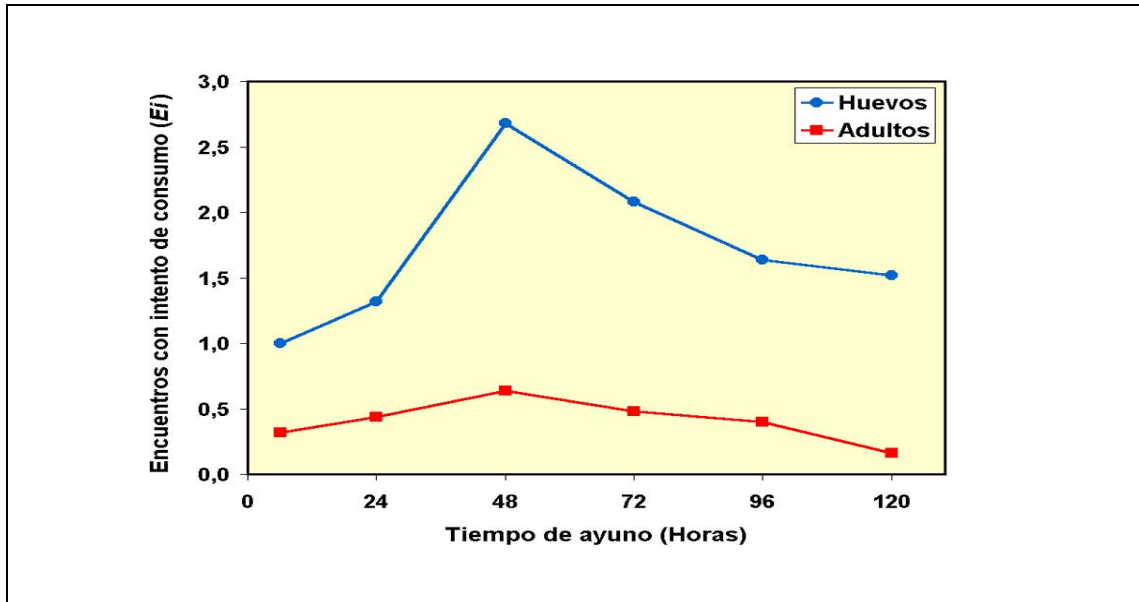
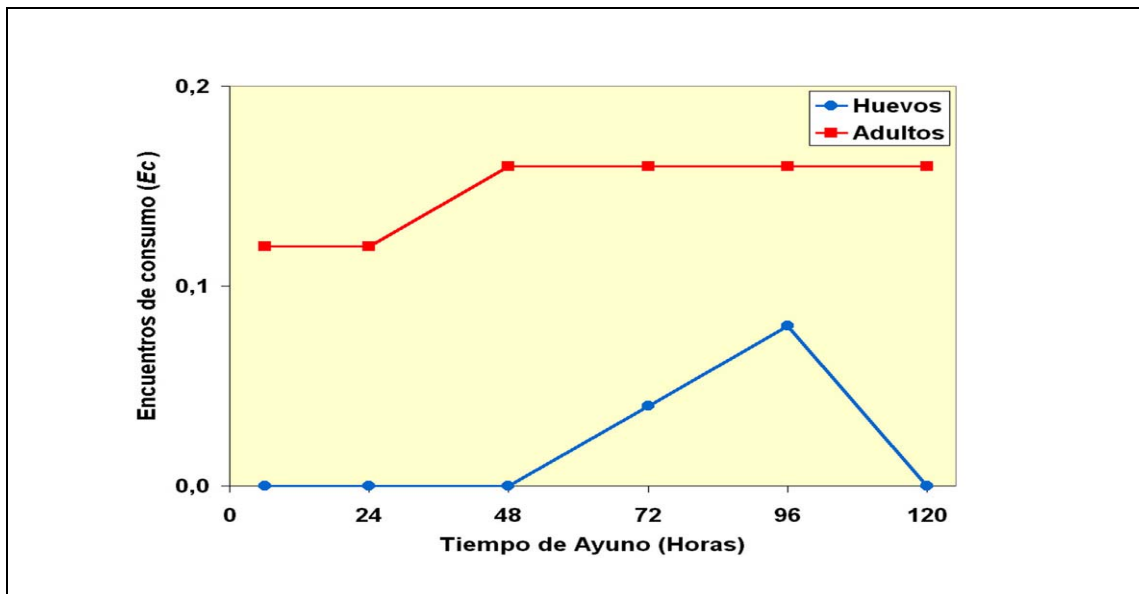
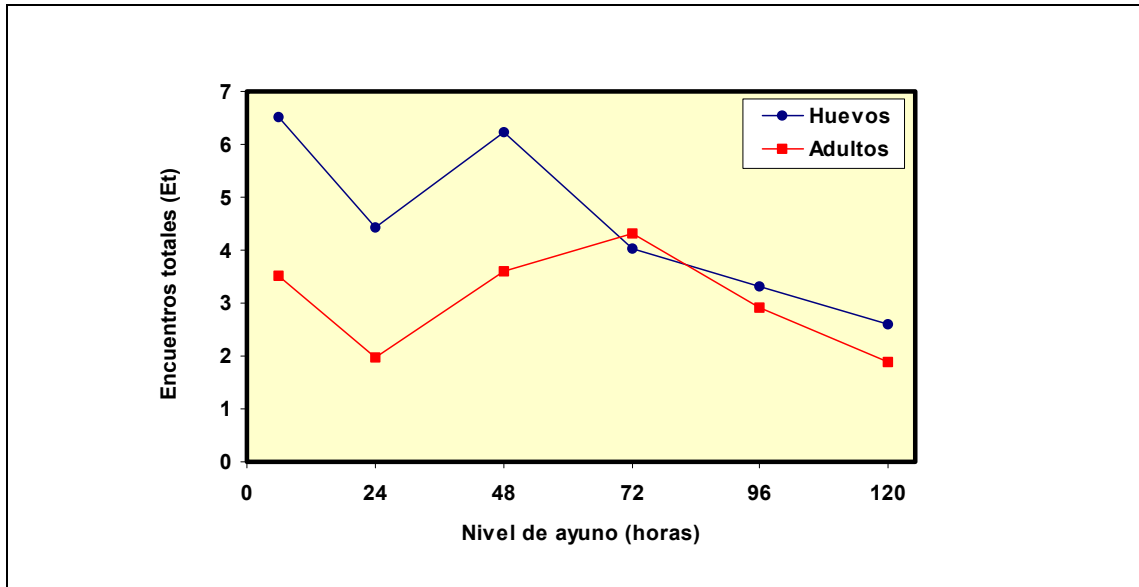


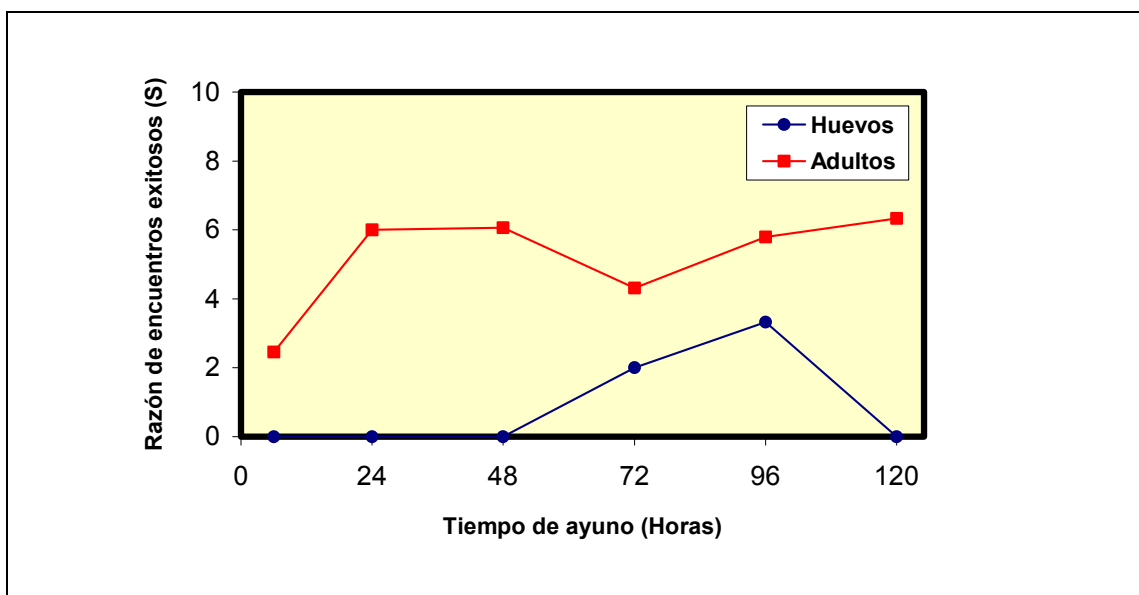
FIGURA 7 Número de encuentros con intento consumo ( $E_i$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.



**FIGURA 8** Número de encuentros de consumo ( $E_c$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.



**FIGURA 9** Número de encuentros ( $E_i$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.



**FIGURA 10 Razón de encuentros exitosos ( $S$ ) en relación al nivel de ayuno, para dos estados de la presa.**

**4.1.4 Efecto de la edad del huevo en el consumo por *C. camposi*.** La contradicción producida por los resultados que indicaron un marcado intento de consumo y manipuleo, en relación al bajo consumo de presas en estado de huevo, llevo a plantear un ensayo con el objetivo de dilucidar un posible efecto de la edad del huevo en el consumo de éste, para ello se midió las variables antes señaladas en nueve edades del huevo (0-2-4-6-8-10-12-14-16 días), en un rango desde recién ovipuestos hasta un día antes de la eclosión. Analizados los datos obtenidos no fue posible encontrar diferencia significativa en las variables evaluadas a medida que se incrementó la edad del huevo. Esto permitió estimar que es la estructura externa del huevo la que impide la depredación (defensa mecánica) manteniéndose durante todo el desarrollo del huevo y explicando de ésta forma el bajo consumo de este estado de la presa (Cuadro 3).

**CUADRO 3 Variables consideradas para estimar el comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1s$ ) evaluados sobre distintas edades de presas en estado de huevo.**

Edad (días)	$T_p$ (min)	$T_i$ (min)	$T_c$ (min)	$T_h$ (min)	$E_i$	$E_c$	$E_t$	$S^1$
0±	4,84±3,19	0,30±0,77	0,00±0,00	0,30±0,77	0,80±1,93	0,00±0,00	4,53±5,90	0,00±0,00
2±	4,74±3,69	0,32±0,85	1,22±4,73	1,54±4,71	0,86±2,23	0,06±0,26	5,40±6,82	3,33±0,13
4±	5,06±3,45	0,31±1,08	1,02±3,95	1,33±4,01	0,73±2,34	0,06±0,26	6,00±6,87	0,32±0,01
6±	5,19±5,30	0,48±1,15	0,00±0,00	0,48±1,15	0,93±2,15	0,00±0,00	4,80±6,54	0,00±0,00
8±	4,80±2,74	0,32±0,83	0,00±0,00	0,32±0,83	0,93±2,46	0,00±0,00	4,33±4,61	0,00±0,00
10±	5,17±3,56	0,42±0,99	0,00±0,00	0,42±0,99	0,86±2,00	0,00±0,00	5,73±5,79	0,00±0,00
12±	4,90±3,11	0,43±1,15	1,49±4,22	1,92±4,21	0,33±0,90	0,13±0,35	5,80±8,05	6,67±0,18
14±	4,75±4,19	0,41±1,13	0,00±0,00	0,41±1,13	0,73±2,02	0,00±0,00	5,53±8,46	0,00±0,00
16±	4,84±5,27	0,47±1,34	1,35±5,24	1,82±5,28	0,86±2,13	0,06±0,26	6,46±8,23	3,33±0,13

<sup>1</sup> ANDEVA en base a transformación arcoseno.

Finalmente se propone una hipótesis especulativa alternativa referente a la ausencia de efecto del nivel de ayuno o hambre sobre el comportamiento depredador de *C. camposi*, la que se considera pertinente para intentar explicar lo que podría haber ocurrido.

*C. camposi* es un fitoseido endémico en la zona austral de la región Neotropical, en contraste con *P. ulmi* que corresponde a una especie originaria de la región Paleártica, presentándose en América recién en el principio del 1900s, en Estados Unidos. De esta forma la evolución de ambas especies ha transcurrido en alopatria y recientemente, en el contexto del tiempo histórico, probablemente comienzan un desarrollo en simpatria. La implicancia de todos estos argumentos está en el corto proceso coevolutivo que han desarrollado depredador y presa, pudiendo por esta causa no ser tan estrechas las relaciones ecológicas que ambas especies presentan. En este contexto, no debería esperarse una estrecha relación con *P. ulmi*, considerando que lleva cientos de años interaccionando con otras especies endémicas, con las cuales sí se pudiese esperar esté más ligado. Su condición de consumidor de *P. ulmi* estaría relacionado con su característica de depredador generalista (Tipo III, según McMURTRY y CROFT, 1997, por su cercanía morfológica con el género *Amblyseius*), lo que provocaría que al no detectar otra presa disponible intente consumir, sin mucho éxito, las arañas rojas europeas presentes a su alrededor. Esto se apoya en las observaciones de la conducta de búsqueda, donde se apreció que lejos de intentar atacar rápidamente la presa al ser detectada, continuó con su actividad de búsqueda intensamente hasta un punto en que aparentemente percibe que no hay más presas disponibles y se decide consumir lo que tiene a disposición. Esta reducida interrelación puede estar ligada también a que la presa transcurre más de dos tercios del año en estado de huevo, el cual como ya se mostró es poco consumido por ser difícil de romper para el depredador. En definitiva se estima más probable una interacción más estrecha entre *C. camposi* y presas endémicas con la cual o las cuales se haya desarrollado una mayor coevolución a través de su filogenia.

#### **4.2 Efecto del consumo de la presa en el comportamiento de búsqueda.**

El comportamiento de búsqueda del depredador se comenzó a estudiar adoptando modelos de tipo aleatorio ROGERS (1972) y EVANS (1976a), para luego adoptar modelos de tipo no aleatorio en los que se asume un comportamiento de agregación del depredador en relación a la densidad de la presa (HASSELL y MAY, 1974; HASSELL, 1978).

Actualmente se señala que el comportamiento de un buen depredador responde a la distribución espacial de la presa, expresado como permanencia en el área de encuentro, mayor tiempo de búsqueda y agregación en áreas de mayor densidad de presas. La agregación puede ser producto de atracción a larga distancia, por acción de feromonas, señales olfativas, visuales, etc., o por encuentros con la presa determinando cambios de clinocinesis y ortocinesis. La agregación en relación a la densidad de la presa se logra luego del consumo por una modificación de la frecuencia de movimientos de búsqueda, ya sea en el ángulo de giro, movimientos concéntricos, modificación en el área recorrida y tiempo de búsqueda, cambios de velocidad (HASSELL, 1976; ROGERS, 1972; HASSELL y MAY, 1974; EVANS, 1976a; GRIFFITHS, 1992).

Respecto de los resultados, el análisis de varianza reveló la existencia de diferencia estadísticamente significativa entre el comportamiento de búsqueda del depredador antes de encontrar la presa y después de consumirla, en todas las variables estudiadas: ángulo de desplazamiento, velocidad de desplazamiento, distancia recorrida, distancia lineal, relación entre el ángulo de desplazamiento y distancia recorrida y relación distancia recorrida y distancia lineal (Cuadro 4; Anexo 33 al 37). En base a lo anterior, se puede inferir que *C. camposi* presenta un comportamiento de búsqueda después encontrar y consumir la presa, similar al que presentan enemigos naturales eficientes, lo que le permite concentrarse en áreas donde existe mayor concentración de presas.

En relación a la dirección de desplazamiento (clinocinesis) se observó marcada diferencia entre el comportamiento antes de encontrar y consumir la presa y luego de consumirla y abandonarla, representado como aumento sostenido del ángulo de desplazamiento desde minuto cero o antes del encuentro y consumo con la presa ( $0,00\pm 0,00$ ) al minuto uno ( $36,1\pm 75,3$ ), para luego disminuir lentamente hasta el minuto cinco ( $6,00\pm 23,2$ ), pero sin presentar diferencia significativa a esta disminución, y luego un brusco incremento hasta el minuto diez ( $172,8\pm 30,6$ ) (Figura 11). Estos cambios en la tendencia de la curva fueron evaluados con la prueba de Tukey, presentándose cinco grupos de homogeneidad (Cuadro 4).

Respecto de la distancia recorrida en 10 s, lo cuales igual a su velocidad de desplazamiento (ortocinesis), también se presentaron amplias diferencias estadísticamente significativas, se observó que la curva obtenida muestra un patrón inverso al obtenido para la clinocinesis, con declinación sostenida de la velocidad de desplazamiento desde el minuto cero ( $0,32\pm 1,44$ ) al minuto cinco ( $0,00\pm 0,00$ ), para luego incrementarse lentamente hasta el minuto nueve ( $0,04\pm 0,73$ ) y disminuir bruscamente en el minuto diez ( $0,00\pm 0,00$ ).

La relación ángulo de desplazamiento y distancia recorrida (ángulo/Dr), no presentó una tendencia clara, sin embargo se observó un aumento en esta variable, en general en aquellos casos que esto no ocurrió se debió a que la distancia se acercó a valores ceros (Figura 13). La prueba de Tukey reveló diferencia significativa formando tres grupos de homogeneidad (Cuadro 4).

En general, a través de las sucesivas observaciones se fué testigo de una muy escasa actividad de búsqueda, por parte del depredador, después del consumo y abandono de la presa. Se apreció que, de una conducta de desplazamiento activo se sucedió drásticamente un comportamiento más bien estacionario, luego del consumo de la presa, donde el depredador realizó movimientos cortos y lentos alrededor del sitio donde fue consumida la presa, o bien, movimientos en los que se alejó del sitio de consumo para ubicarse al lado de alguna nervadura de la hoja o al borde de la arena.

Durante los períodos estacionarios se observó una posible conducta de aseo de patas, palpos y quelíceros, estos se realizaron con más frecuencia y por mayor tiempo luego del proceso de alimentación, a pesar de observarse también antes del consumo. Estas observaciones concuerdan con las realizadas por WIEDENMANN y O'NEIL (1991), quienes indican que los depredadores luego de comer empleaban más tiempo en permanecer en un lugar que en buscar y atacar a nuevas presas, lo que explicaron como una conducta de conservación de energía por parte de los pentatómidos depredadores estudiados.

**CUADRO 4 Comportamiento de búsqueda antes de encontrar y consumir la presa y después de consumirla y abandonarla. Datos según formato  $\bar{x} \pm 1s$ .**

Tiempo (min)	Ángulo (°en 10 s)	D. recorrida (Dr) (mm en 10 s)	D. lineal (DI) (mm en 10 s)	Relación (ángulo/Dr)	Relación (Dr/DI)
0 <sup>1</sup>	0,0±0,0 d <sup>1</sup>	0,32±0,14 a	0,28±0,11 a	0,00±0,00 a	1,14±4,23
1 <sup>2</sup>	36,1±75,3 cd	0,11±0,10 b	0,09±0,08 b	101,5±393,1 ab	1,26±1,03
2	35,1±72,7 cd	0,09±0,10 bc	0,07±0,07 bc	145,7±391,3 b	1,31±1,01
3	27,6±75,4 cd	0,04±0,09 bcd	0,03±0,08 bcd	0,00±0,00 a	1,17±0,96
4	15,1±58,7 cd	0,01±0,05 cd	0,00±0,02 d	0,00±0,00 a	*
5	6,0±23,2 cd	0,00±0,01 d	0,00±0,02 d	0,00±0,00 a	*
6	13,3±51,6 cd	0,01±0,04 cd	0,00±0,03 cd	0,00±0,00 a	1,38±1,80
7	28,5±59,3 cd	0,02±0,06 cd	0,02±0,05 bcd	0,00±0,00 a	1,18±1,05
8	79,2±86,5 bc	0,02±0,05 cd	0,02±0,05 bcd	151,6±423,0 b	0,83±1,80
9	119,8±82,6 ab	0,04±0,07 bcd	0,03±0,06 bcd	175,7±463,8 b	1,17±1,50
10	172,8±30,6 a	0,00±0,02 d	0,00±0,02 d	153,7±595,4 b	*

<sup>1</sup> Antes de consumir la presa; <sup>2</sup> Después de consumir la presa.

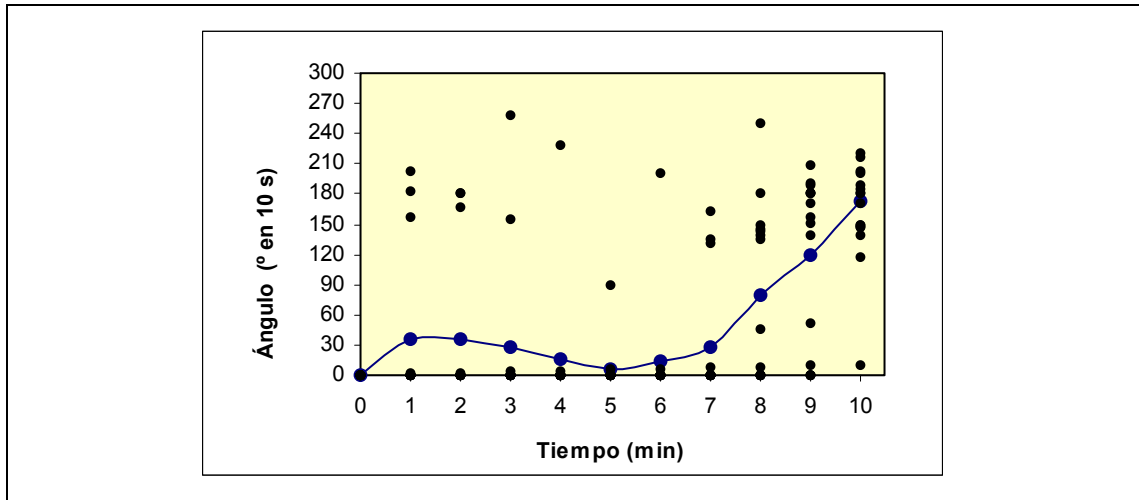
\* Valores no calculables por tener denominador 0.

Valores con letras diferente son significativos a la prueba estadística de Tukey ( $\alpha=0.05$ ).

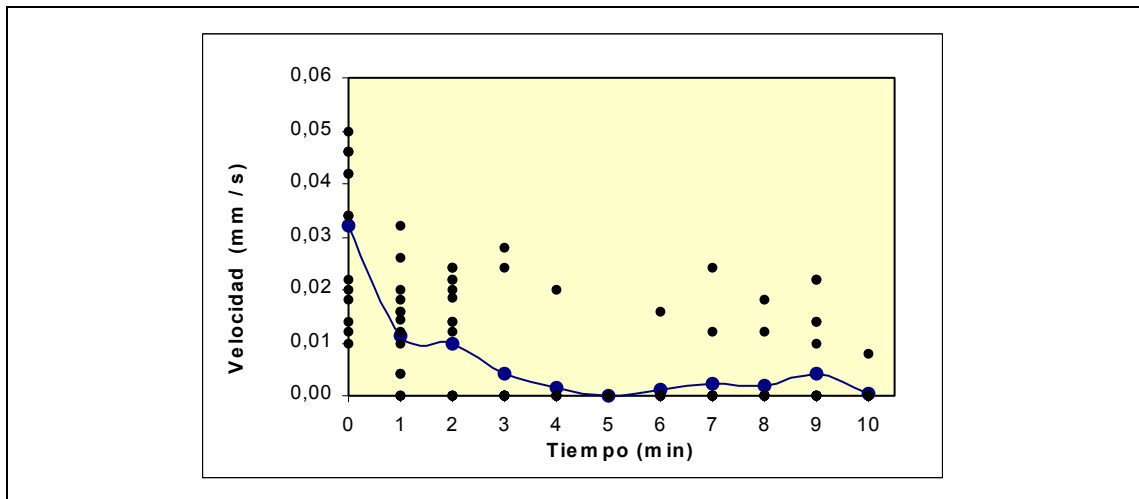


Todos los resultados obtenidos de este ensayo avalan la hipótesis de que *C. camposi* presenta un comportamiento de búsqueda diferente antes y después de consumir la presa, esto podría indicar que el depredador al saciarse luego del consumo tiende a mantenerse estacionario disminuyendo su actividad de búsqueda, mientras realiza procesos de digestión, comportamiento que podría permitir a estos depredadores concentrarse en áreas donde existe mayor cantidad de presas disponibles. Resultados como estos son presentados por WALLIN y EKBON (1994), para depredadores coccinelidos, señalando que individuos con hambre se mueven distinto a aquellos saciados lo que se refleja en cambios de clinocinesis y ortocinesis, permitiendo al depredador permanecer en la zona de mayor disponibilidad de presas.

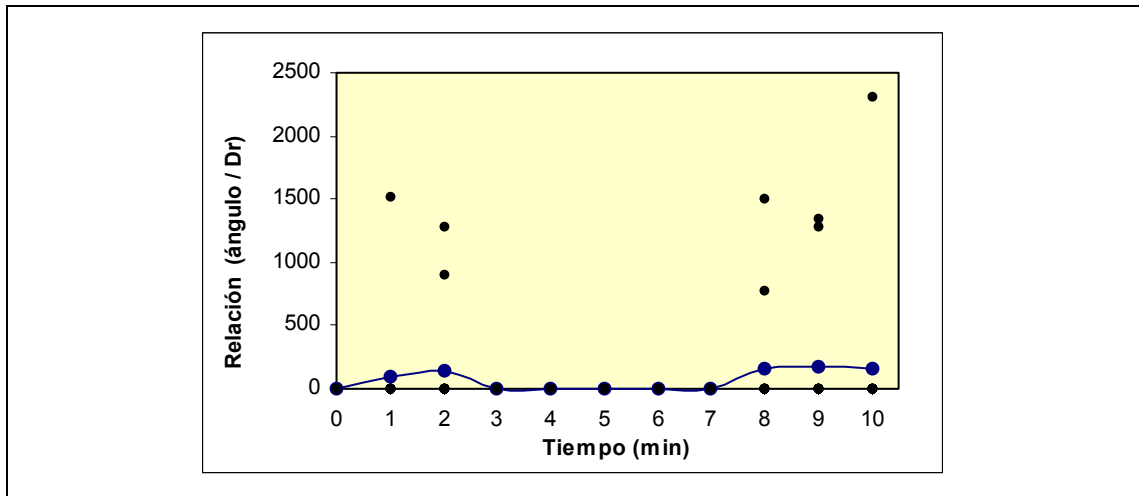
A pesar de ser considerada una especie generalista, *C. camposi* presenta un comportamiento que según CHANDLER (1969), es más común en individuos oligófagos que en polífagos, ya que en estos últimos la presa consumida es un factor menos importante. En el terreno especulativo, es posible que la conducta presentada se deba a que no es suficiente una presa para saciar el hambre de este fitoseido, a causa del período de ayuno al que fue sometido cada depredador (48 horas) y producto de esto se mantenga cercano al sitio donde consumió la presa, para luego consumir otra y lograr llegar a un nivel bajo el umbral del hambre, o bien, a una conducta de permanecer cercano al lugar del consumo de la presa hasta que ésta no esté disponible y luego se lance nuevamente a la actividad de búsqueda, o bien a que los procesos de manipuleo y digestión de la presa reduzcan la capacidad de desplazamiento del depredador.



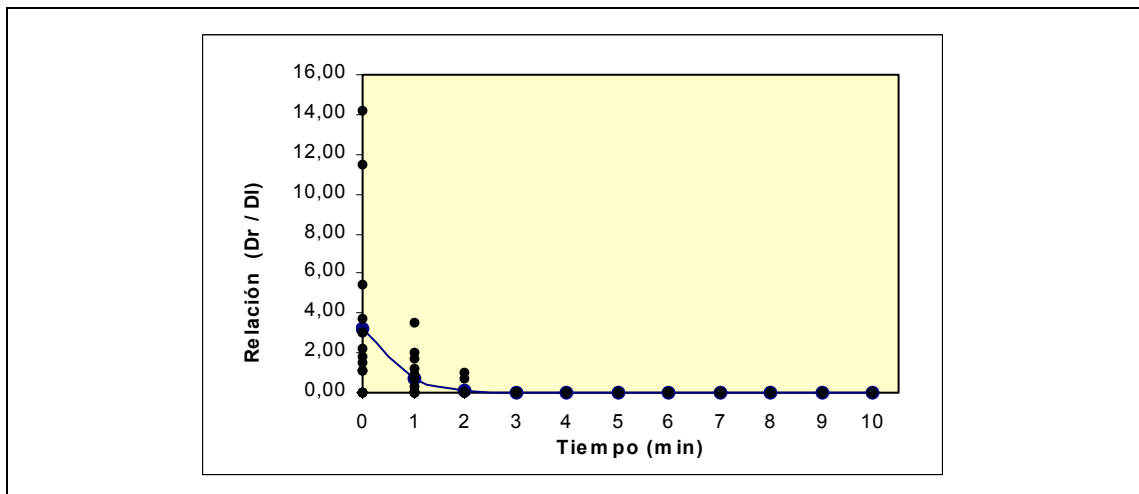
**FIGURA 11** Cambios de dirección antes y después de consumir la presa.



**FIGURA 12** Cambios de velocidad de desplazamiento antes y después de consumir la presa.



**FIGURA 13** Cambios en la relación entre ángulos de giro y distancia recorrida antes y después de consumir la presa.



**FIGURA 14** Cambios en la relación entre distancia recorrida y distancia lineal antes y después de consumir la presa.

### 4.3 Respuesta funcional al aumento de la densidad de la presa.

El estudio de la relación entre la tasa de depredación y la densidad de la presa, comienza aproximadamente en el año 1920, con los trabajos de investigadores como Lotka, Thompson, Volterra, Gause, Nicholson y Bailey (HOLLING, 1966). Pero no fué sino hasta 1949 que se acuñó el concepto "respuesta funcional" (SOLOMON, 1949). Luego HOLLING (1959a), diferenció la respuesta funcional en Tipo I, II y III. Posteriormente MORI y CHANT (1966), plantean una nueva respuesta, Tipo IV. Sin embargo, la discusión se ha centrado principalmente en la respuesta funcional Tipo II, por ser la mas frecuentemente observada en los sistemas depredador-presa (HASSELL, 1976). Entre los atributos de un depredador que pueden ser estudiados por medio de la respuesta funcional, se encuentra su habilidad para buscar, detectar y atacar a la presa, cuestión de gran importancia, en especial, al incrementar la densidad de la presa (HOLLING, 1959b).

En relación a los resultados obtenidos de los experimentos de respuesta funcional, se apreció un rápido incremento en la tasa de consumo al aumentar la densidad de presas disponibles, incremento que resultó significativo según el análisis de varianza, para luego estabilizarse formando un plateau, correspondiente al modelo típico de respuesta funcional Tipo II, según lo descrito por HOLLING (1966).

Al someter los datos a la prueba de diferencia de medias de Tukey esta reveló significancia para cuatro grupos de homogeneidad, explicado como un aumento significativo en la tasa de consumo para las densidades de 1 ( $0,34 \pm 0,06$ ), 5 ( $1,04 \pm 0,30$ ) y 10 ( $1,49 \pm 0,46$ ) presas disponibles y un grupo de homogeneidad desde las densidades de 20 a 50 ( $2,80 \pm 1,10$  a  $3,38 \pm 1,04$ ), correspondiente al plateau de la curva (Cuadro 5).

A pesar del incremento en el consumo de presas observado (desde  $0,34 \pm 0,06$  a  $3,38 \pm 1,04$ ), este aparece reducido al contrastarlo con la tasa de consumo de *Amblyseius longispinosus* los cuales llegan a consumos de 6 a 8 presas en 24 horas con igual y menor cantidad de presas disponibles ZHANG *et al.* (1998); ZHANG *et al.* (1999b),

pero más o menos similares a los observados para *Typhlodromus bambusae* ZHANG *et al.* (1999a) y *A. idaeus* (CEDOLA y BOTTO, 1996).

**CUADRO 5** Número observado de presas consumidas ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) en 24 horas ( $N_a$ ), número estimado de presas consumidas en base al modelo de Holling ( $N_H$ ), Rogers ( $N_R$ ), Livdahl y Stiven ( $N_{L\&S}$ ) y la transformación de Woolf ( $N_W$ ) en función de la densidad de presas disponibles ( $N_0$ ).

$N_0$	$N_a$ <sup>1</sup>	$N_H$	$N_R$	$N_{L\&S}$	$N_W$
1	0,34±0,06 a <sup>2</sup>	0,24	0,26	0,34	0,25
5	1,04±0,30 b	1,03	1,12	1,12	1,00
10	1,49±0,46 c	1,75	1,91	1,59	1,59
20	2,80±1,10 d	2,70	2,98	2,00	2,26
30	3,09±1,08 d	3,30	3,66	2,19	2,62
50	3,38±1,04 d	4,00	4,47	2,37	3,02
Prueba de $\chi^2$		0,1982	0,3044	0,4915	1,1347

<sup>1</sup> ANDEVA en base a transformación de  $\log_{10}(X+1)$ .

<sup>2</sup> Valores con letras diferente en la columna son significativos a la prueba estadística de Tukey ( $\alpha=0.05$ ).

<sup>3</sup> No existe diferencia significativa entre los valores observados y esperados, según prueba de  $\chi^2$  ( $\alpha=0.05$ ).

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis que motivó la realización de éste experimento, donde se pensó que *C. camposi* responde aumentando su consumo en función de la cantidad de presas disponibles hasta un valor máximo, para luego mantener un incremento asintótico. El que éste valor máximo sea comparativamente bajo, puede ser explicado por la relación del tamaño entre depredador y presa, la cual es menor a uno, lo que hace que con el nivel de consumo observado el depredador se sacie más rápidamente que si fuera una presa más pequeña y ocupe el resto del tiempo en procesos de digestión sin mayor respuesta a consumir otras presas. Debe considerarse

que el tamaño reducido de la arena experimental y la alta densidad de presas por unidad de superficie, es una situación que hace que el depredador gaste muy poca energía en la búsqueda de alimento, concentrándose este gasto en el proceso de reducción y consumo de la presa, de esta forma requiere menor consumo de alimento para satisfacer sus necesidades diarias de energía.

Para una estimación más representativa y precisa de  $a$  y  $T_h$  se utilizó cuatro modelos de linealización de la curva de respuesta funcional, correspondientes a las transformaciones de HOLLING (1959b), ROGERS (1972), LIVDAHL y STIVEN (1983) y la transformación de Woolf FAN y PETITT (1994), siendo luego estos valores utilizados como iniciales para el ajuste de los datos por mínimos cuadrados. Los resultados del coeficiente de ataque o tasa instantánea de búsqueda ( $a$ ), en unidades de proporción del número total de presas atacadas o el área total de búsqueda; el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ), en unidades de proporción de las 24 horas de exposición; y, el coeficiente de determinación ( $r^2$ ), de cada modelo de regresión obtenido a partir de los datos obtenidos de la depredación de *C. camposi* sobre la arañita roja europea *P. ulmi*, se encuentran en el Cuadro 6.

**CUADRO 6 Coeficiente de ataque, tiempo de manipuleo y coeficiente de correlación obtenidos a partir de cuatro modelos de estimación de respuesta funcional.**

<b>Modelo</b>	<b><math>a</math></b>	<b><math>T_h</math></b>	<b><math>r^2</math></b>
Holling (1959)	0,2483	0,1692	0,5629
Transformación de Woolf (Fan y Petitt, 1994)	0,2674	0,2564	0,5375
Rogers (1972)	0,2676	0,1487	0,2208
Livdahl y Stiven (1983)	0,3835	0,3693	0,9271

Todos estos modelos de estimación de depredación presentaron igual número de presas atacadas, siendo esta conclusión apoyada al no registrarse diferencia significativa entre los valores de consumo observados y los esperados al ser evaluados por medio de la prueba estadística de Chi-Cuadrado, al contrastarlos con el valor crítico de  $\chi^2=11,07$  para una probabilidad de 0,05 y 5 grados de libertad, en base a lo que se puede concluir que existe un buen ajuste de los modelos utilizados para la estimación de  $a$  y  $T_h$ , así como también un buen ajuste de predicción, sin embargo el  $r^2$  del modelo de Rogers (1972) es claramente poco apropiado. Estos cuatro modelos de comportamiento depredador describen una curva de respuesta funcional Tipo II, confirmando lo señalado anteriormente, en este trabajo, para el fitoseido depredador *C. camposi*. Los valores de consumo, para los cuatro modelos estudiados, se presentan en el Cuadro 5.

Para los datos de consumo de presas ( $N_a$ ) obtenidos en función de la densidad de presas disponibles ( $N_0$ ), el modelo que mejor se adaptó fue el de la transformación recíproca propuesta por LIVDAHL Y STIVEN (1983), para la cual se obtuvo un  $r^2=0,9271$  (Figura 18), el que se puede considerar bastante alto en contraste a los demás, donde según el mismo criterio le siguió el modelo de HOLLING (1959b), con un  $r^2=0,5629$  (Figura 15), la transformación de Woolf con  $r^2=0,5375$  (Figura 16) y finalmente ROGERS (1972), con  $r^2=0,2208$  (Figura 17). El que el modelo de ROGERS (1972), entregue un coeficiente de determinación mucho más bajo y diferente a los demás puede deberse a que utiliza una ecuación inicial diferente, ecuación de la búsqueda aleatoria, de las otras tres que usan la ecuación del disco de Holling.

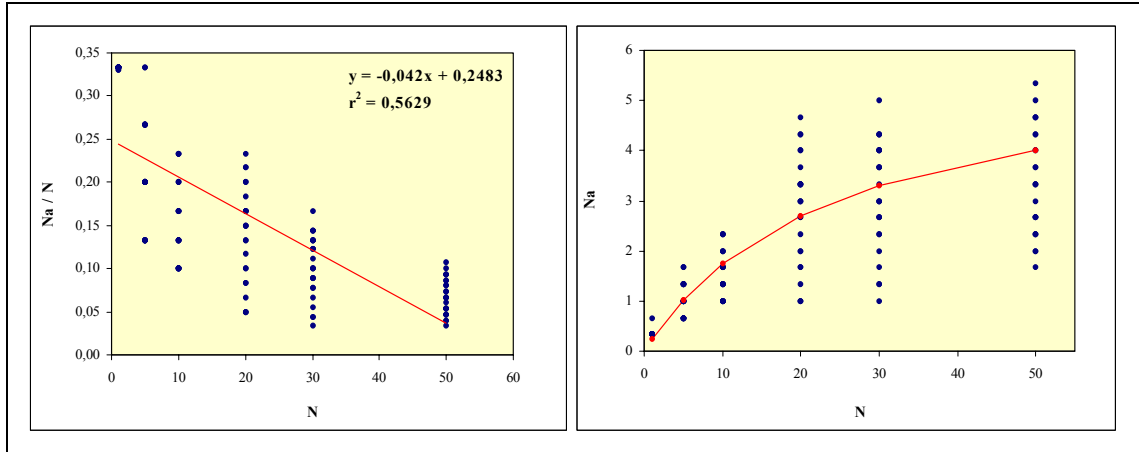
A pesar que se afirma que la transformación de Woolf propuesta por FAN y PETITT (1994), en base a la linealización de la ecuación del disco de Holling, reduce considerablemente la heterogeneidad de la varianza y se aconseja como el mejor modelo para la estimación de  $a$  y  $T_h$ , para las condiciones de este experimento no se ajusto estrechamente a los datos, superando tan solo el modelo de ROGERS (1972). De los demás modelos la literatura apunta, partiendo por el de ROGERS (1972), que es un método que sobrestima los valores del coeficiente de ataque y tiempo de manipulación, a diferencia de las linealizaciones propuestas por HOLLING (1959b), y

LIVDAHL y STIVEN (1983), para quienes se señala entregan subestimaciones de los valores de estimación de respuesta funcional JULIANO y WILLIAMS (1985); FAN y PETITT (1994), estas afirmaciones aparecen respaldadas por los resultados presentados por BADI *et al.* (1999), para los estados de protoninfa y deutoninfa de *Phytoseiulus longipes* Evans sobre el *Tetranychus pacificus* McGregor.

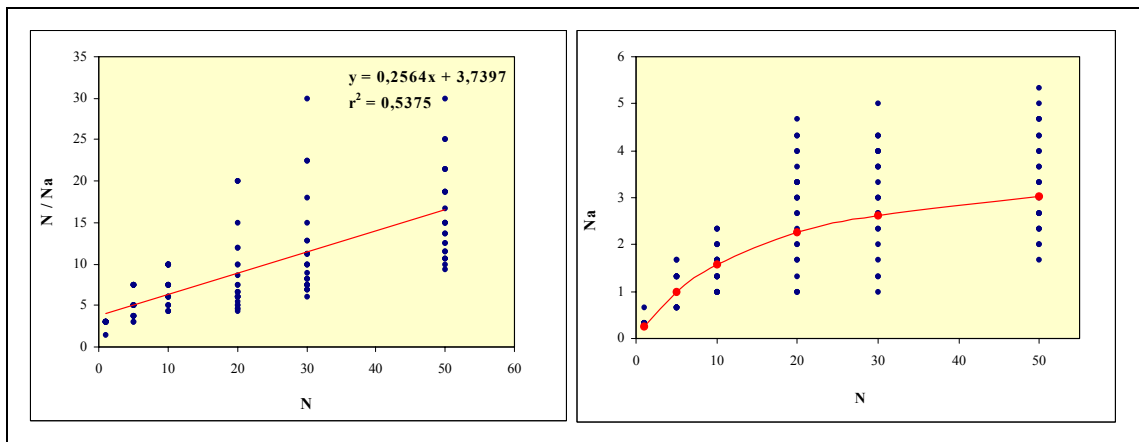
Todos estos modelos son particularmente apropiados para experimentos de corta duración y usados habitualmente en evaluación de enemigos naturales, de acuerdo a esto, algunos valores que pueden usarse como contraste para los resultados obtenidos de  $a$  y  $T_h$ , con diferentes presa son 3,44 y 0,19 para *A. longispinosus* ZHANG *et al.* (1998); 0,39 y 0,20 para *T. bambusae* ZHANG *et al.* (1999a); 1,07 y 0,12 para *A. cucumeris* ZHANG *et al.* (1999b), respectivamente. Obviamente gran parte de la diferencia observada entre los resultados presentados en este experimento y los de otros autores se debe a la variación ocasionada por los diferentes diseños experimentales y especies utilizadas para los experimentos. Los valores de coeficiente de ataque son mucho menores a los que presentan otras especies de ácaros depredadores, sin embargo a pesar del tamaño de la presa el tiempo de manipuleo fue similar al que presentan otros ácaros depredadores.

Debe destacarse que el énfasis de la estimación de los parámetros  $a$  y  $T_h$  está dado principalmente como un parámetro de comparación para la calificación de la especie en estudio, y no en el contexto del análisis de la dinámica poblacional que requeriría otro tipo de experimentos. Bajo este concepto se emplearon los datos obtenidos del análisis de respuesta funcional, junto con el resto de información que se obtuvo en la serie de experimentos realizados, para intentar conocer preliminarmente frente a que tipo de fitoseido se está presente.

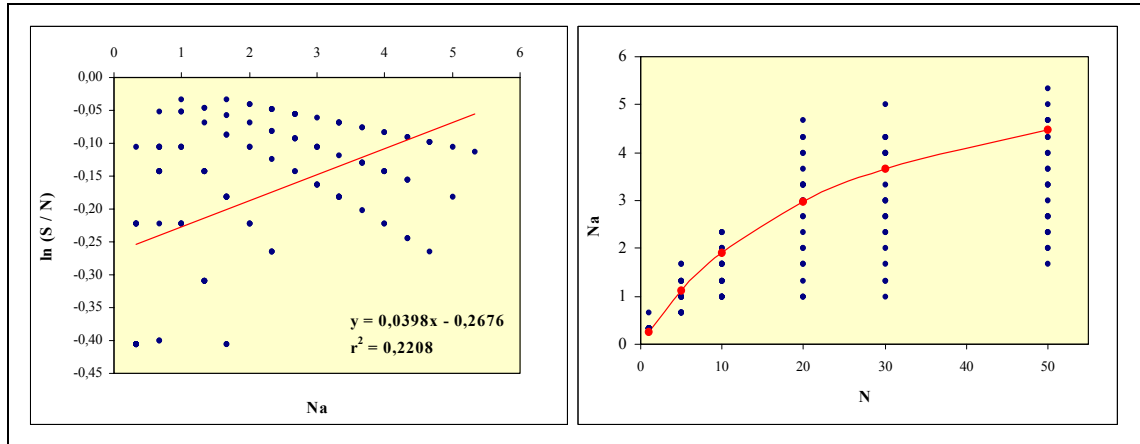




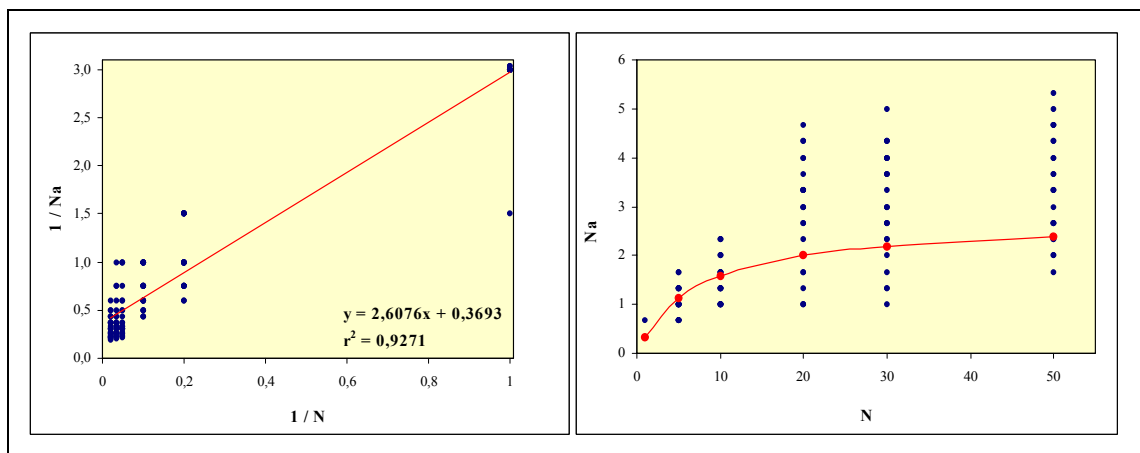
**FIGURA 15** Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según modelo propuesto por Holling.



**FIGURA 16** Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según transformación de Woolf.



**FIGURA 17** Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según modelo propuesto por Rogers.



**FIGURA 18** Curva de regresión (izquierda) y curva de respuesta funcional tipo II (derecha), según modelo propuesto por Livdahl y Stiven.

#### 4.4 Efecto del polen como alimento alternativo.

La importancia del polen como alimento suplementario o alternativo fué demostrada estudiando el depredador *A. hibisci* (Chant), sobre *Oligonychus punicae* (Hirst) en arboles de palto (McMURTRY y JOHNSON, 1965). Posteriormente ELBADRY y ELBENHAWY (1968), demostraron la importancia del polen como alimento alternativo fácil de obtener en ausencia de presas y que en su presencia modifica el comportamiento del depredador. Luego KENNETT y FLAHERTY (1979), alimentan a *A. hibisci* con polen de 23 especies diferentes logrando que se alimenten y reproduzcan con 11 de ellos, indicando además que se producía un incremento notable en la densidad del depredador al ser alimentado con polen de *Typha latifolia* L. cuando la densidad de la presa era baja. Se ha reconocido ampliamente a este alimento alternativo como un factor de éxito en control biológico de plagas de arañitas rojas, al favorecer respuestas numéricas (McMURTRY y SCRIVEN, 1964; McMURTRY y JOHNSON, 1965; McMURTRY y FLAHERTY, 1977; KENNETT y FLAHERTY, 1979; McMURTRY, 1992).

Para detectar experimentalmente, pero en forma preliminar, la existencia de alguna interacción depredador-presa-polen (alimento alternativo) en esta especie, se planteó una experiencia en la que se evaluó las variables estimadoras de comportamiento depredador ya señaladas, con los dos diferentes estados de la presas por separado, y en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo. Los resultados mostraron que la presencia de polen en el sistema produce la disminución en la eficiencia de la conducta del depredador como resultado del cambio negativo, en el contexto de la depredación, en base a los valores numéricos de las variables  $T_p$ ,  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$ ,  $E_t$  y  $S$ , a pesar de no presentar diferencia estadísticamente significativa en los casos de  $T_c$ ,  $E_c$  y  $S$ , para presas en estado de huevo, y  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$  y  $S$ , para presas adultas (Cuadro 7 y 8; Anexos del 38 al 50).

En general, las variables estimadoras de la conducta del depredador, en ambos estados de la presa mostraron que la presencia de polen afecta negativamente las características del comportamiento depredador, expresado como un aumento de tiempo de primer encuentro ( $T_p$ ), disminución del tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ), no consumo de la presa ( $T_c$  y  $E_c$ ) en estado adulto, disminución de la manipulación de la presa ( $T_h$ ), disminución de los intentos de consumo ( $E_i$ ), disminución de los encuentros entre depredador y presa ( $E_t$ ) y disminución de encuentros exitosos ( $S$ ).

**CUADRO 7 Variables consideradas para estimar el comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de huevo, en presencia de polen.**

Polen	$T_p$ (min)	$T_i^1$ (min)	$T_c$ (min)	$T_h^1$ (min)	$E_i^1$	$E_c$	$E_t^1$	$S$
Presencia	10,90±5,84 b	0,07±0,29 a	0,00±0,00	0,07±0,29 a	0,05±0,22 a	0,00±0,00	1,35±0,67 a	0,00±0,00
Ausencia	4,73±4,59 a	0,59±1,18 b	0,00±0,00	0,59±1,18 b	1,35±1,81 b	0,00±0,00	4,45±3,30 b	0,00±0,00

<sup>1</sup> ANDEVA en base a transformación de  $\log_{10}(X+1)$ .

Valores con letras diferente en la columna son significativos a la prueba estadística de Tukey ( $\alpha=0.05$ )

Estos resultados difieren de los obtenidos por ELBADRY y ELBENHAWY (1968), quienes al estudiar a *Amblyseius gossipi* Elbadry, no encontraron efecto en el consumo de presas al incorporar polen de *Zea spp.* como alimento alternativo. Por otra parte KENNETT y FLAHERTY (1979), señalan que el consumo de polen está relacionado inversamente con el aumento en la presencia de la presa.

**CUADRO 8 Variables consideradas para estimar el comportamiento depredador ( $\bar{x} \pm 1\bar{s}$ ) evaluados sobre presas en estado de adultos, en presencia de polen.**

Polen	$T_p^1$ (min)	$T_i^1$ (min)	$T_c^2$ (min)	$T_h^2$ (min)	$E_i^2$	$E_c^2$	$E_t^1$	$S^2$
Presencia	12,30±6,94 a	0,13±0,58	0,00±0,00	0,13±0,58	0,05±0,22	0,00±0,00	0,15±0,49 a	0,00±0,00
Ausencia	3,83±3,22 b	0,19±0,69	4,46±11,40	4,64±11,80	0,30±0,92	0,15±0,37	1,95±2,37 b	0,10±0,36

<sup>1</sup> ANDEVA en base a transformación de  $\log_{10}(X+1)$ ; <sup>2</sup> prueba de Kruskal-Wallis.

Valores con letras diferente en la columna son significativos a la prueba estadística de Tukey ( $\alpha=0.05$ )

Los resultados obtenidos a partir de este experimento concuerdan con la información existente de otros fitoseidos, de los cuales se argumenta que incrementan su eficiencia al disponer de polen como alimento alternativo durante algún período en su ciclo de vida, como efecto de respuesta numérica al consumo de polen, explicado como un incremento en la densidad del depredador al existir polen de manzano como fuente alimenticia, lo que llevaría posteriormente a incrementar el consumo de presas por aumento en el número de depredadores presentes.

Esta situación podría relacionarse con el amplio grado de polifagia que presenta en teoría esta especie, que se encuentra muy cercana al tipo *Amblyseius* (Tipo III de la clasificación de McMURTRY y CROFT (1997) por la disposición y tamaño de las setas principalmente de las hembras. Considerando esta premisa, tanto el polen como los diferentes estados de *P. ulmi* son alimentos alternativos y tomando en cuenta que el consumo de polen no requiere de mayor esfuerzo por parte del depredador, es natural que *C. camposi* prefiera un alimento de fácil y rápida obtención y que presenta alto valor nutritivo.

Otra posibilidad es que además de la forma de vida de depredador generalista (Tipo III), se estuviera insinuando una relación trófica mucho más estrecha entre *C. camposi* y el polen de las plantas, en este caso de árboles de *Malus sylvestris* Mill., a pesar del desarrollo en alopatria que han presentado estas especies, relacionándose mucho más con la forma de vida Tipo IV según lo descrito para los fitoseidos por los autores antes mencionados, es decir, un depredador generalista con especialización en consumo de polen.

Si esta especulación fuera verdadera podría inferirse, según lo indicado para fitoseidos especializados en consumo de polen (Tipo IV), que la disminución en la eficiencia de las variables estimadoras del comportamiento depredador se debe a que durante el período de abundancia de polen en los árboles de manzano (período de floración) aumentan el consumo de este alimento y con ello disminuye la atracción y el consumo de presas alternativas como lo sería en este caso *P. ulmi*. Bajo un análisis poco

detallado esta idea podría servir como argumento para descalificar la función depredadora de *C. camposi*, pero desde el punto de vista de la dinámica poblacional de depredadores y presas podría presentarse una perspectiva diferente, considerando que la disminución temporal (durante el período de floración) de la depredación se compensaría con el aumento poblacional de *C. camposi* a causa de la relación trófica Tipo IV, aumentando el consumo de presas por efecto del aumento en número de los depredadores, luego cuando no exista en el ambiente polen de manzano.

Finalmente estos resultados apoyan lo planteado anteriormente, en relación a que *C. camposi* presenta un comportamiento depredador más bien generalista y posiblemente más cercana a la especialización en consumo de polen que al consumo de tetraníquidos, sin descartar la posibilidad de una relación más estrecha con otra presa, o bien, simplemente una amplia polifagia sin mayor especialización en algún tipo de alimento.

## 5. CONCLUSIONES

En función de la metodología y condiciones predominantes durante el transcurso de la investigación, las conclusiones obtenidas fueron:

*C. camposi*, depredó adultos de *P. ulmi*, sin embargo puede ser considerado un depredador ineficiente atendiendo al alto número de encuentros en que la presa es ignorada finalmente.

*C. camposi* depredó huevos de *P. ulmi* en un 0,44% del total de los encuentros, por lo que no puede ser considerado un depredador de este estado de desarrollo del ácaro.

La incapacidad de *C. camposi* para depredar huevos de *P. ulmi*, fue independiente de la edad de estos.

El consumo de la presa produjo un cambio en el comportamiento depredador de *C. camposi*, aumentando la clinocinesis y reduciendo la ortocinesis.

Los cambios en el comportamiento de *C. camposi*, después de consumir la presa, permiten la agregación de este depredador en áreas abundantes en presas.

La respuesta funcional de *C. camposi* en relación a adultos de *P. ulmi* corresponde al tipo II de Holling.

El tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) de adultos de *P. ulmi* fue similar al que presentan otras especies de fitoseidos depredadores, en contraste a la razón de ataque ( $a$ ) que fue inferior.

El polen de manzano es un alimento alternativo en la dieta de *C. camposi*, capaz de modificar su comportamiento depredador.

## 6. RESUMEN

En el Laboratorio de Entomología del Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, de la Universidad Austral de Chile, se realizaron ensayos con el objetivo de evaluar el comportamiento depredador del fitoseido *Chiloseius camposi* Gonzalez y Schuster sobre el ácaro tetraniquido *Panonychus ulmi* (Koch), a través del efecto del hambre, respuesta al consumo de la presa, tipo de respuesta funcional y efecto de polen como alimento alternativo.

Al estudiar el comportamiento depredador se determinó que *C. camposi* consume *P. ulmi* en estado adulto, pero es generalmente incapaz de consumir el estado de huevo, independientemente del estado de desarrollo de estos. Al modificar la condición de hambre del depredador aumentándola se determinó un aumento en el tiempo de primer encuentro con la presa y una disminución en el número de encuentros.

Se determinó una respuesta funcional tipo II de Holling entre *C. camposi* y adultos de *P. ulmi*, con valores de razón de ataque ( $a$ ) entre 0,24 y 0,38, y de tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) entre 0,14 y 0,36, lo cual se acerca a los valores que presentan los ácaros fitoseidos generalistas.

Al medir la respuesta del depredador después de consumida la presa se determinó un marcado cambio en la clinocinesis y ortocinesis con un aumento en la primera y disminución en la segunda, lo que permitiría una respuesta de agregación en áreas con presencia de presas.

Se determinó que el polen de manzano es un importante alimento alternativo en la dieta de *C. camposi*, ya que el ácaro modificó su comportamiento depredador al encontrarse este presente.



## SUMMARY

Laboratory tests were carried at the Laboratorio de Entomología, del Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, Universidad Austral de Chile, in order to measure predator behaviour of the phytoseiid *Chiloseius camposi* González y Schuster on the european red mite *Panonychus ulmi* (Koch). Predatory tests measured the effect of hunger, response to prey consumption, type of functional response and pollen as alternative food.

Predator behaviour of *C. camposi* on *P. ulmi*, showed that the predator consumes *P. ulmi* in adult stage, but it was unable incapable to consume the egg stage, independently the development stage of the egg. Modification of hunger condition of the predator through starvation, increased the time of first prey encounter and decreased the number of prey encounters.

A type II of Holling, functional response was determined between *C. camposi* and *P. ulmi* adults, attack rate ( $a$ ) values between 0.24 and 0.38, and of handling time ( $T_h$ ) between 0.14 and 0.36, which are similar to those present phytoseiid generalists.

Prey consumption modify the orthokinesis and klinokinesis of the predator mite, increasing the second and reducing the first respectively. This kind of behaviour might increase the phytoseiid aggregation in patches of high prey density.

The apple pollen showed to be an important alternative food for *C. camposi*, since the mite modify its response to *P. ulmi* adults in presence of pollen.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- ATKINS, M. 1980. Introduction to insect behavior. New York, Macmillan. 237 p.
- BADII, M.; McMURTRY, J. y FLORES, A. 1999. Rates of development, survival and predation of immature stages of *Phytoseiulus longipes* (Acari: Phytoseiidae). Experimental and Applied Acarology (Holanda) 23:611-621.
- BARTON, L. 1993. Physiologically induced changes in resource-oriented behaviour. Annual Review Entomology (USA) 38:1-25.
- BELL, W.; TORTORICI, C.; ROGGERO, R. KIPP, L. y TOBIN, T. 1985. Sucrose-stimulated searching behavior in *Drosophila melanogaster* in a uniform habitat: modulation by period of deprivation. Animal Behaviour (Reino Unido) 33:436-448.
- BORROR, D. y DeLONG, D. 1964. An introduction to the study of insects. Revised edition. United States of America, Holt Rinehart Winston. 819p.
- CARACO, T. 1982. Aspects of risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). Animal Behaviour (Reino Unido) 30:719-727.
- CARACO, T. 1983. White crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*): foraging preferences in a environment. Behavioral Ecology and Sociobiology (USA) 12:63-69.
- CARACO, T.; MARTINDALE, T. y WHITMAN, T. 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging presences. Animal Behaviour (Reino Unido) 28:820-830.
- CARTER, T. y DIXON, A. 1982. Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. Journal of Animal Ecology (Reino Unido) 51:865-878.

- CEDOLA, C. y BOTTO, E. 1996. Evaluación de la respuesta funcional de *Amblyseius idaeus* Moraes y McMurtry, 1983 y *Phytoseiulus macropilis* (Banks, 1905) (Acarina: Phytoseiidae) en condiciones de laboratorio. Revista Chilena de Entomología 23:15-18.
- CHANDLER, A. 1969. Locomotory behavior of first instar larvae of aphidophagous Syrphidae (Diptera) after contact with aphids. Animal Behaviour (Reino Unido) 17:673-678.
- CHANT, D. 1985. Systematics and taxonomy. In: HELLE, W. y SABELIS; M. (eds.). Spider mites. Their biology, natural enemies and control. Amsterdam, Elsevier Science Publishers. V. 1B. pp. 17-29.
- DORESTE, E. 1988. Acarología. 2° ed. San José, IICA. 410p.
- ELBADRY, E. y ELBENHAWY, E. 1968. The effects of pollen feeding on the predatory efficiency of *Amblyseius gossipi* (Acarina: Phytoseiidae). Entomologia Experimentalis et Applicata (Holanda) 11:273-276.
- ELNER, R. y HUGHES, R. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenus*. Journal of Animal Ecology (Reino Unido) 47:103-116.
- EVANS, H. 1976a. The searching behaviour of *Anthocoris confusus* (Reuter) in relation to prey density and plant surface topography. Ecological Entomology (Reino Unido) 1:163-169.
- EVANS, H. 1976b. The role of predator-prey size ratio in determining the efficiency of capture by *Anthocoris nemorum* and the escape reactions of its prey, *Acyrtosiphon pisum*. Ecological Entomology (Reino Unido) 1:85-90.
- FAN, Y. y PETITT, F. 1994. Parameter estimation of the functional response. Environmental Entomology (USA) 23:785-791.

- GODIN, J. y CROSSMAN, S. 1994. Hunger-dependent predator inspection and foraging behaviours in the threepine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) under predation risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology (USA)* 34:359-366.
- GONZALEZ, R. y SCHUSTER, R. 1962. Especies de la familia Phytoseiidae en Chile I. (Acarina: Mesostigmata). Universidad de Chile. Facultad de Agronomía. Boletín técnico N° 16. 56p.
- GRIFFITHS, D. 1992. Interference competition in ant-lion (*Macroleon quinquemaculatus*) larvae. *Ecological Entomology (Reino Unido)* 17:219-226.
- GUAJARDO, M. 1993. Ácaros asociados a un huerto de manzanos de la Décima Región y su respuesta a diferentes insecticidas con distinto sitio de acción. Tesis Lic. Agr. Valdivia. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias. 110p.
- HASSELL, M. 1976. Arthropod predator - prey systems. *In: MAY, R. (eds.). Theoretical ecology. Principles and Applications. 2° ed. Oxford. Blackwell Scientific Publications. 489p.*
- HASSELL, M. 1978. The dynamics of arthropod predator - prey systems. Princeton, Princeton University Press. 237p.
- HASSELL, M. y MAY, R. 1974. Agregation of predator and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology (Reino Unido)* 43:567-591.
- HASKELL, P.; PASKIN, M. y MOORHOUSE, J. 1962. Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the desert locust. *Journal of Insect Physiology (Holanda)* 8:53-78.
- HOLLING, C. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91:293-320.

- HOLLING, C. 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91:385–398.
- HOLLING, C. 1961. Principles of insect predation. *Annual Review Entomology (USA)* 6:163-182.
- HOLLING, C. 1965. The functional response of predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* N° 48. 86p.
- HOLLING, C. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* N° 45. 60p.
- HUFFAKER, C.; MESSENGER, P. y DE BACH, P. 1971. The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. *In*: Huffaker, C. (ed.). *Biological control*. United State of America, Plenum Publishing. 560p.
- JEPPSON, L.; KEIFER, H. y BAKER, E. 1975. *Mites injurious to economic plant*. California, University of California. 614p.
- JULIANO, S. y WILLIAMS, F. 1985. On the evolution of handling time. *Evolution (USA)* 39:212-215.
- KENNETT, C. y FLAHERTY, D. 1979. Effect of wind-borne pollens on the population dynamics of the *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga (Francia)* 24:83-98.
- KOSTIAINEN, T. y HOY, M. 1996. *The Phytoseiidae as Biological Control Agents of Pest Mites and Insects: A Bibliography [1960-1994]*. Univ. Florida, Inst. Food and Agric. Sci. Monograph N° 17. 360 p.
- LIMA, S.; VALONE, T. y CARACO, T. 1985. Foraging efficiency: predation risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour (Reino Unido)* 33:155-165.

- LIVDAHL, T. y STIVEN, A. 1983. Statistical difficulties in the analysis of predator functional response data. *Canadian Entomologist* 115: 1365-1370.
- LUCK, R.; SHEPARD, B, y KERMORE, P. 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. *Annual Review Entomology (USA)* 33:367-391.
- McMURTRY, J. y SCRIVEN, G. 1964. Studies on the feeding, reproduction and development of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae) on various food substances. *Annals of the Entomological Society of America* 57: 649-655.
- McMURTRY, J. y JOHNSON, 1965. Some factors affecting the abundance of the predaceous mite *Amblyseius hibisci* in southern California (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 58:49-56.
- McMURTRY, J.; HUFFAKER, C. y VAN DE VRIE. 1971. Tetranychid enemies: Their biological character and the impact of spray practices. *Hilgardia (USA)* 40:331-390.
- McMURTRY, J. y FLAHERTY, D. 1977. An ecological study of phytoseiid and tetranychid mites on walnut in Tulare County, California. *Environmental Entomology (USA)* 6:287-292.
- McMURTRY, J. 1992. Dynamics and potential impact of 'generalist' phytoseiids in agroecosystems and possibilities for establishment of exotic species. *Experimental and Applied Acarology (Holanda)* 14:371-382.
- McMURTRY, J. y CROFT, B. 1997. Life of styles of Phytoseiidae mites and their roles as biological control agent. *Annual Review of Entomology (USA)* 42:291-321.
- MEDEL, V.; REBOLLEDO, R.; AGUILERA, A.; KLEIN, C.; SAEZ, P. y RIOS, M. 2002. Diversidad de ácaros (Acari: Phytoseiidae y Tetranychidae) en el follaje de manzanos y perales en el llano central de la IX Región de la Araucanía. XXIV Congreso Nacional de Entomología. Santiago, Chile. Sociedad Chilena de Entomología. 60 p.

- MILLS, N. 1997. Techniques to evaluate the efficacy of natural enemies. *In*: Dent, D. y Walton, M. (eds.). *Methods in ecological & agricultural entomology*. Cambridge, University Press. CAB International. pp.271-291.
- MORAES, G.; McMURTRY, J. y DENMARK, H. 1986. A catalog of the mites Phytoseiidae: referens to taxonomy, synonyme, distributions, distribution and habitat. Brasilia, EMBRAPA-DDT. 353p.
- MORI, H. y CHANT, D. 1966. The influence of prey density, relative humedity and starvation on the predaceous behavior of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal Zoology* 44:483-491.
- MUMA, M. y DENMARK, H. 1970. Arthropods of Florida and neighboring land areas. Phytoseiidae of Florida. Florida, United Stated American. Florida Departament of Agriculture and Consumer Services. Division of Plant Industry Library. 150p.
- PERSONS, M. 1999. Hunger effect on foraging responses to perceptual cues in immature and adult wolf spiders (Lycosidae). *Animal Behaviour* (Reino Unido) 57:81-88.
- PRITCHARD, A. y BAKER, E. 1962. Mites of the family Phytoseiidae from central america, with remarks on the genera of the world. *Hilgardia* (USA) 33:205-309.
- RASMY, A.; ABDEL-RAHMAN, H.; ABDEL-KADER, M. y HUSSEIN, H. 1991. Different responses of three predatory mite species to *Tetranychus urticae*, *Eriophyes dioscoridis* and *Brevipalpus pulcher*: evidence for the existence of kairomones and allomones. *Entomophaga* (Francia) 36(1):131-137.
- ROGERS, D. 1972. Random search and insect population models. *Journal of Animal Ecology* (Reino Unido) 41:369-383.
- SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavior sciences*. Tokyo, McGraw-Hill. 312p.

- SOKAL, R. y ROHLF, J. 1979. Biometría: principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. España, Blume ediciones. 832p.
- SOLOMON, M. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* (Reino Unido) 18:1–35.
- TAYLOR, R. 1984. Predation. *Population and community biology*. Reino Unido, Arrowsmith. 166p.
- VAN DRIESCHE, R. y BELLOWS, T. 1996. *Biological control*. New York, Chapman & Hall. 539p.
- VENEGAS, C. 1977. Biología, dinámica poblacional y antagonistas de algunos insectos y ácaros fitófagos del manzano (*Malus pumila* Mill.) en Valdivia. Tesis Ing. Agr. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias. 52p.
- WALLIN, A. y EKBON, B. 1994. Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology* (USA) 23:1171-1181.
- WIEDENMANN, R. y O'NEIL, R. 1991. Searching behaviour and time budgets of predator *Podisus maculiventris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (Holanda) 60:83-93.
- WYATT, T. 1997. Methods in studying insect behaviour. *In*: Dent, D. y Walton, M. (eds.). *Methods in ecological & agricultural entomology*. Cambridge, University Press. CAB International. pp.271-291.
- ZHANG, Z.; SANDERSON, J. y NYROP, J. 1992. Foraging time and spatial patterns of predation in experimental populations. A comparative study of three mite predator-prey systems (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Oecología* (Alemania) 90:185-196.



- ZHANG, Z. y SANDERSON, J. 1993a. Spatial scale of aggregation in three acarine predator species with different degrees of polyphagy. *Oecologia* (Alemania) 96:24-31.
- ZHANG, Z. y SANDERSON, J. 1993b. Behavioral responses to prey density by three acarine predator species with different degrees of polyphagy. *Oecologia* (Alemania) 96:147-156.
- ZHANG, Z. 1995. Variance and covariance of ovipositional rates and developmental rates in the Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata): a phylogenetic consideration. *Experimental and Applied Acarology* (Holanda) 19:139-146.
- ZHANG, Z. y SANDERSON, J. 1995. Twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on greenhouse roses: spatial distribution and predator efficacy. *Journal Economic Entomology* (USA) 88:352-357.
- ZHANG, Y.; ZHANG, Z.; LIN, J. y LIU, Q. 1998. Predation of *Amblyseius longispinosus* (Acari: Phytoseiidae) on *Aponuchus corpuzae* (Acari: Tetranychidae). *Systematic and Applied Acarology* (China) 3:53-58.
- ZHANG, Y.; ZHANG, Z.; LIN, J. y LIU, Q. 1999a. Biology of *Typhlodromus bambusae* (Acari: Phytoseiidae) a predator of *Schizotetranychus nanjingensis* (Acari: Tetranychidae) injurious to bamboo in Fujian, China. *Systematic and Applied Acarology* (China) 4:57-62.
- ZHANG, Y.; ZHANG, Z.; LIN, J. y LIU, Q. 1999b. Predation of *Amblyseius longispinosus* (Acari: Phytoseiidae) on *Schizotetranychus nanjingensis* (Acari: Tetranychidae), a spider mite injurious to bamboo in Fujian, China. *Systematic and Applied Acarology* (China) 4:63-68.

**ANEXOS**

**ANEXO 1 Valores de  $T_p$ ,  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$ ,  $E_t$  y  $S$ , obtenidos con distintos niveles de ayuno (horas) sobre presas en estado de huevo.**

$T_p$						$T_i$						$T_c$						$T_h$					
6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120
8,1	10,0	0,5	3,1	16,3	10,3	0,0	0,0	2,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	5,0	0,0	0,0
1,3	14,0	15,1	15,3	2,1	5,6	0,0	0,0	0,0	6,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,0	0,1	0,0
3,8	3,0	4,9	14,1	1,3	9,7	0,0	0,1	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	2,2	0,0	0,0	0,0
0,5	5,0	2,3	25,2	10,4	2,5	0,4	0,2	0,5	0,0	0,0	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,2	0,5	0,0	0,0	3,6
9,2	5,0	1,2	0,1	12,1	8,7	0,0	0,4	3,8	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	3,8	2,4	0,0	0,0
5,0	1,0	0,5	10,6	12,6	7,5	1,2	0,0	4,8	0,4	4,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	4,8	0,4	4,6	0,0
8,5	1,0	0,3	0,5	6,1	6,8	0,4	0,0	0,2	0,4	4,1	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	6,3	0,0	0,4	0,0	0,2	0,4	10,4	1,3
0,2	2,0	2,0	6,2	10,3	1,1	0,0	5,0	0,8	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	0,8	0,1	0,0	0,0
1,0	6,0	4,5	2,0	8,6	5,6	0,0	2,0	0,3	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,3	3,2	0,0	0,0
1,0	3,0	1,0	3,5	2,3	12,6	0,2	0,0	0,2	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,8	0,0	0,0
0,1	18,0	2,0	6,8	1,3	6,1	0,3	0,5	0,3	0,1	4,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,5	0,3	0,1	4,4	0,0
7,0	1,0	1,0	0,5	13,3	7,6	0,0	0,0	10,8	0,5	6,2	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,8	0,5	6,2	7,5
0,5	0,5	3,5	4,0	10,7	8,7	0,0	0,5	3,2	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	3,2	0,4	0,0	0,0
0,8	5,0	1,0	6,2	2,1	10,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	7,0	4,6	11,2	2,6	6,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	8,7
1,0	1,0	1,0	1,7	4,2	9,8	0,3	1,6	10,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	1,6	10,1	0,0	0,0	0,0
2,0	2,0	12,8	6,8	1,2	10,6	0,0	0,0	0,0	0,5	3,7	0,0	0,0	0,0	18,6	11,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,1	15,4	0,0
3,0	4,0	13,6	5,1	2,1	4,8	0,0	0,1	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,8	0,0	0,0
0,4	2,0	8,0	11,8	1,9	8,9	0,0	1,1	0,1	0,2	0,4	6,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,1	0,2	0,4	6,8
8,0	4,0	1,3	10,9	10,3	5,3	0,0	0,3	0,6	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,6	0,0	1,4	0,0
1,6	15,3	13,5	1,6	9,6	10,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3,9	1,3	10,6	3,7	7,3	5,6	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0
4,7	1,0	12,9	0,5	8,6	7,6	0,0	0,0	4,1	4,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1	4,9	0,0	0,0
6,3	3,9	2,6	14,3	12,6	1,9	0,3	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0
7,2	2,6	10,3	8,5	10,8	10,5	0,3	0,6	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,6	0,0	0,0	0,0	0,1

$E_i$						$E_c$						$E_t$						$S$					
6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120
0,0	0,0	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	2,0	8,0	10,0	3,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	4,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,0	1,0	1,0	5,0	6,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	1,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	4,0	5,0	1,0	1,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	2,0	3,0	0,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	27,0	6,0	4,0	1,0	3,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	2,0	12,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	5,0	19,0	4,0	2,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5,0	0,0	5,0	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,0	10,0	7,0	7,0	4,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	0,0	1,0	1,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	2,0	1,0	3,0	2,0	3,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	33,3	0,0
0,0	3,0	7,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	4,0	17,0	2,0	2,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	1,0	3,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	5,0	7,0	12,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	0,0	1,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	2,0	2,0	10,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6,0	1,0	3,0	1,0	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,0	1,0	5,0	1,0	10,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	1,0	3,0	8,0	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	2,0	4,0	2,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	3,0	8,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	5,0	14,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,0	4,0	2,0	2,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	13,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,0	1,0	2,0	2,0	3,0	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,0	12,0	4,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	1,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	0,0	5,0	4,0	1,0	2,0	2,0	1,0	0,0	0,0	0,0	50,0	50,0	0,0
0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	5,0	2,0	3,0	8,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	7,0	1,0	2,0	4,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	11,0	2,0	5,0	5,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	2,0	5,0	0,0	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	5,0	11,0	1,0	6,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	2,0	2,0	2,0	5,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	6,0	4,0	3,0	3,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	6,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	3,0	15,0	14,0	4,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,0	8,0	3,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,0	3,0	3,0	5,0	4,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

**ANEXO 2 Valores de  $T_p$ ,  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$ ,  $E_t$  y  $S$ , obtenidos con distintos niveles de ayuno (horas) sobre presas en estado adulto.**

$T_p$						$T_i$						$T_c$						$T_h$					
6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120
0,5	0,5	0,0	9,2	6,2	0,5	2,1	0,0	0,0	0,4	1,3	0,2	14,2	22,0	0,0	0,0	28,1	0,0	16,3	22,0	0,0	0,4	29,4	0,2
2,0	4,1	5,1	5,1	12,0	7,5	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,3	0,0	0,0	0,0
1,5	13,6	7,6	4,0	15,6	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,6	2,5	1,0	5,1	5,3	5,6	0,0	0,0	0,0	0,6	3,1	0,0	0,0	0,0	20,4	0,0	13,5	0,0	0,0	0,0	20,4	0,6	16,6	0,0
5,2	2,1	4,2	3,5	10,4	2,5	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	23,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	26,1
1,0	4,5	17,2	3,1	12,6	3,5	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	8,9	0,5	6,8	5,6	4,5	0,0	3,1	12,0	0,2	0,0	0,0	0,0	24,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	27,9	12,0	0,2	0,0	0,0
2,7	1,0	1,0	9,3	4,6	11,5	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	2,6	4,3	6,5	13,2	0,5	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,5	1,8	4,0	10,8	16,2	10,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,2	4,3	3,0	10,1	1,9	6,8	0,0	0,0	0,6	6,2	0,0	0,0	0,0	0,0	6,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,2	6,2	0,0	0,0
0,7	7,8	1,0	0,5	5,6	5,4	0,2	0,0	0,0	0,5	1,3	1,2	0,0	0,0	15,6	0,0	15,9	0,2	0,0	0,0	16,1	1,3	17,1	0,0
0,4	5,1	10,1	1,1	12,3	7,3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	3,6	0,0	25,3	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	25,6	0,0	0,0	4,7	0,0
14,0	3,0	1,0	3,6	4,6	8,7	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	14,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0
13,6	0,5	8,6	5,8	5,8	12,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	15,4	0,0	0,0
0,5	7,0	12,4	12,6	3,1	4,8	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,8	0,0	0,0	0,0	0,0	13,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
19,0	3,2	7,0	5,2	5,6	10,6	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	7,1	4,2	1,2	11,5	1,1	0,2	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,6	0,2	0,0	0,0	0,0	2,1	12,6	0,0
1,0	1,0	8,6	0,3	14,3	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5,1	1,0	3,4	8,9	6,7	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6,2	3,2	2,6	2,7	12,6	4,6	0,0	1,6	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,3	0,0	0,0	0,0	1,6	2,6	15,3	0,0	0,0
1,3	6,4	8,4	3,6	15,7	1,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,8	2,1	5,9	5,9	1,8	4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	3,8	1,0	10,2	16,8	12,6	0,0	1,2	0,0	1,5	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	25,5	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	27,0	2,6	0,0
10,3	7,1	2,3	9,7	2,6	1,5	0,0	0,0	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0

$E_i$						$E_c$						$E_t$						$S$					
6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120	6	24	48	72	96	120
1,0	0,0	0,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	2,0	0,0	5,0	1,0	0,0	1,0	2,0	2,0	20,0	100,0	0,0	0,0	100,0	0,0
0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	18,0	2,0	6,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	1,0	1,0	3,0	1,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	1,0	3,0	1,0	8,0	5,0	4,0	0,0	0,0	100,0	0,0	20,0	0,0
0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	1,0	6,0	1,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0
0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	11,0	3,0	4,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	1,0	1,0	2,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	2,0	11,0	5,0	1,0	3,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	1,0	13,0	6,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,0	1,0	2,0	4,0	3,0	1,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	1,0	5,0	3,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	3,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	4,0	4,0	4,0	1,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	2,0	2,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	7,0	1,0	2,0	15,0	7,0	2,0	0,0	0,0	0,0	6,7	0,0	50,0
0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	2,0	1,0	1,0	1,0	3,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	33,3
0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	10,0	1,0	2,0	1,0	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0	2,0	4,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0
2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	5,0	3,0	2,0	3,0	2,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	2,0	5,0	10,0	4,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	2,0	1,0	2,0	3,0	7,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0	1,0	5,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	0,0	2,0	3,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	2,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	6,0	5,0	8,0	3,0	4,0	2,0	0,0	0,0	0,0	33,3	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	1,0	1,0	3,0	3,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	1,0	1,0	2,0	1,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	3,0	0,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	3,0	2,0	1,0	11,0	8,0	1,0	0,0	0,0	0,0	18,2	0,0	0,0
0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	1,0	7,0	3,0	3,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

**ANEXO 3 Valores de  $T_p$ ,  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$ ,  $E_t$  y  $S$ , obtenidos sobre presas en estado de huevo de distintas edades.**

$T_p$									$T_i$									$T_c$								
0	2	4	6	8	10	12	14	16	0	2	4	6	8	10	12	14	16	0	2	4	6	8	10	12	14	16
8,2	4,6	5,0	1,3	2,3	2,3	0,3	16,8	18,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
1,3	1,3	4,3	10,3	1,3	5,6	4,5	4,5	0,3	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
5,6	0,6	10,3	1,2	4,6	4,3	7,6	0,9	5,4	2,1	1,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
4,6	8,3	1,3	5,6	4,5	8,9	9,1	2,6	2,6	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	18,3	0,0	0,0	0,0	0,0	15,2	0,0	
8,9	9,4	0,6	7,3	4,3	7,2	7,6	5,4	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	3,6	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
6,4	0,3	7,3	1,3	5,0	2,3	9,5	5,6	12,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
8,3	0,8	9,0	4,6	5,3	9,8	7,8	8,7	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	3,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,3	
7,2	0,6	9,5	13,0	6,1	8,1	0,3	0,5	4,6	0,0	3,2	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
9,4	5,4	1,3	0,5	4,1	0,3	4,3	4,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
2,3	6,4	2,0	16,0	2,0	4,6	0,9	0,2	10,5	0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	3,4	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
4,2	7,5	9,0	12,2	5,0	2,5	2,3	5,6	0,3	2,3	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,3	8,3	5,8	0,6	8,9	9,2	5,6	4,5	6,4	0,0	0,0	0,0	1,6	0,0	0,6	0,0	2,3	5,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
4,5	9,4	6,1	1,3	9,7	1,3	5,9	0,2	1,3	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,6	8,0	4,3	2,3	8,7	10,6	2,3	4,9	2,3	0,0	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,9	0,3	0,2	0,4	0,3	0,6	5,6	6,7	5,4	0,2	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,2	0,0	0,0	

$T_h$									$E_i$									$E_c$								
0	2	4	6	8	10	12	14	16	0	2	4	6	8	10	12	14	16	0	2	4	6	8	10	12	14	16
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
2,1	1,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	5,0	4,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	18,3	0,0	0,4	0,0	0,0	15,2	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	3,6	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	3,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	3,9	20,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	
0,0	3,2	15,3	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	3,4	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	0,0	0,0	7,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
2,3	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,4	6,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	1,6	0,0	0,6	0,0	2,3	5,2	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	1,0	0,0	4,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,2	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	7,2	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	

$E_t$									$S$								
0	2	4	6	8	10	12	14	16	0	2	4	6	8	10	12	14	16
1,0	10,0	1,0	24,0	1,0	7,0	11,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	1,0	3,0	1,0	10,0	19,0	1,0	1,0	17,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6,0	5,0	1,0	1,0	1,0	6,0	11,0	20,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	2,0	16,0	2,0	1,0	8,0	2,0	1,0	2,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0
9,0	1,0	1,0	1,0	5,0	1,0	4,0	1,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	24,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	29,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	1,0	1,0	1,0	6,0	5,0	27,0	8,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0
1,0	9,0	21,0	3,0	1,0	8,0	1,0	1,0	9,0	0,0	0,0	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	1,0	1,0	1,0	9,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	16,0	10,0	1,0	1,0	8,0	3,0	1,0	27,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7,0	6,0	1,0	13,0	2,0	1,0	1,0	1,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
19,0	1,0	7,0	4,0	1,0	2,0	1,0	5,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	2,0	16,0	1,0	15,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
16,0	1,0	1,0	9,0	1,0	17,0	20,0	11,0	19,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	1,0	9,0	9,0	10,0	1,0	2,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0

#### ANEXO 4 Comportamiento de búsqueda antes y después de consumir presas en estado adulto.

Angulo (°) (en 10 s)											Distancia lineal (mm en 10 s)										Distancia recorrida (mm en 10 s)											
0 <sup>1</sup>	1 <sup>2</sup>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0,0	202,5	166,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	184,5	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,8	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,8	
0,0	182,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	189,0	2,2	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	2,2	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	200,0	0,0	0,0	0,0	147,6	1,0	0,0	0,0	0,09	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,05	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	180,0	4,1	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,6	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	45,0	0,0	138,6	1,2	0,4	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	1,6	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	157,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	148,5	0,0	200,7	3,2	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	3,4	0,0	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	162,0	0,0	0,0	189,0	4,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,4	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	180,0	0,0	0,0	0,0	0,0	135,0	139,5	0,0	148,5	3,4	1,4	1,7	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	4,2	1,6	2,0	2,4	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	180,0	3,7	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,6	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	145,8	0,0	180,0	1,2	1,3	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	1,4	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	259,2	0,0	0,0	0,0	0,0	250,2	0,0	180,0	1,6	1,7	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,0	1,8	2,0	2,4	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	154,8	0,0	0,0	0,0	0,0	135,9	0,0	149,4	3,7	2,8	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	4,2	3,2	1,2	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	227,7	90,0	0,0	0,0	0,0	0,0	202,5	4,1	2,1	0,0	0,0	0,09	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	4,6	2,6	0,0	0,0	0,05	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	130,5	144,0	0,0	216,9	2,9	0,2	1,4	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	3,4	0,4	1,8	2,8	2,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	
0,0	0,0	180,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	180,0	171,0	117,0	4,1	1,4	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,09	5,0	1,8	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,05	

ggg

Relación (ángulo / Dr)											Relación (Dr / DI)										Velocidad (mm / s)											
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
92,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	202,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1		
77,7	157,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	130,5	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0		
147,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
30,1	180,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
150,0	32,6	32,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
59,0	0,0	67,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	71,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0		
43,0	0,0	0,0	162,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
35,4	98,4	69,8	56,3	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	3,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0		
47,9	450,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
128,6	105,0	60,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
81,5	95,0	104,3	0,0	0,0	0,0	0,0	108,0	0,0	0,0	0,0	1,1	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0		
35,6	43,6	113,3	0,0	0,0	0,0	0,0	129,0	0,0	0,0	0,0	1,5	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0		
44,0	80,0	0,0	0,0	0,0	0,0	142,3	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,3	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0		
63,8	450,0	78,3	46,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	14,2	0,3	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0		
23,4	95,0	128,6	0,0	0,0	0,0	0,0	150,0	0,0	0,0	0,0	3,7	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0		

<sup>1</sup> Antes de consumir la presa; <sup>2</sup> Después de consumir la presa.

**ANEXO 5 Número de presas consumidas en función de la cantidad de presas disponibles.**

Densidad de <i>P. ulmi</i> en arena experimental																	
1			5			10			20			30			50		
R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3
1	0	0	1	0	3	1	3	1	1	5	3	6	3	0	2	3	3
1	0	0	2	0	1	1	2	0	2	3	4	7	0	3	2	5	6
1	0	0	2	0	1	3	0	1	4	4	4	5	2	4	3	5	2
1	0	0	3	0	2	4	1	2	1	5	0	6	1	5	1	0	5
1	0	0	1	1	1	3	0	1	3	4	2	6	6	0	4	2	6
1	0	0	2	0	3	3	0	2	1	4	5	1	5	2	6	6	4
0	0	1	3	1	0	1	3	3	2	5	0	1	6	0	3	3	5
0	0	1	2	0	2	1	1	4	3	6	3	4	3	6	1	1	4
0	1	0	1	0	2	4	1	2	1	2	2	2	0	6	1	4	3
0	1	0	1	1	2	2	0	3	5	0	5	1	6	2	1	3	3
0	0	1	1	1	1	2	1	1	6	0	4	4	5	4	6	3	1
0	1	0	0	2	0	2	3	0	6	6	1	1	0	4	2	0	5
0	1	0	0	1	1	1	0	2	1	0	2	4	2	0	5	1	2
0	0	1	0	2	1	0	1	3	5	8	0	2	5	5	6	5	2
0	1	1	0	0	2	0	4	1	5	2	3	3	6	0	5	6	4
0	1	0	0	2	0	1	2	0	2	0	3	2	6	5	6	0	4
0	0	1	1	0	2	0	2	1	1	3	2	0	3	0	4	5	5
0	1	0	0	2	0	0	1	2	1	0	3	0	3	1	4	6	1
0	1	0	0	0	2	0	2	1	0	4	4	0	4	3	0	2	3
0	1	0	1	1	1	0	1	3	0	0	3	0	2	6	0	3	4
1	0	0	1	0	1	2	0	4	4	6	0	2	2	0	6	6	2
1	0	0	1	1	1	1	1	2	6	4	1	5	1	5	5	4	5
0	1	0	3	0	1	4	2	0	5	5	4	6	5	1	4	2	3
0	0	1	1	1	1	0	1	2	0	1	2	4	5	6	6	2	4
0	1	0	0	3	1	0	2	1	0	4	4	0	5	6	0	5	3

**ANEXO 6 Promedio de presas consumidas en función de la cantidad de presas disponibles (valores usados en regresiones).**

Densidad de <i>P. ulmi</i> en arena experimental						
1	5	10	20	30	50	
0,33	1,33	1,67	3,00	3,00	2,67	
0,33	1,00	1,00	3,00	3,33	4,33	
0,33	1,00	1,33	4,00	3,67	3,33	
0,33	1,67	2,33	2,00	4,00	2,00	
0,33	1,00	1,33	3,00	4,00	4,00	
0,33	1,67	1,67	3,33	2,67	5,33	
0,33	1,33	2,33	2,33	2,33	3,67	
0,33	1,33	2,00	4,00	4,33	2,00	
0,33	1,00	2,33	1,67	2,67	2,67	
0,33	1,33	1,67	3,33	3,00	2,33	
0,33	1,00	1,33	3,33	4,33	3,33	
0,33	0,67	1,67	4,33	1,67	2,33	
0,33	0,67	1,00	1,00	2,00	2,67	
0,33	1,00	1,33	4,33	4,00	4,33	
0,67	0,67	1,67	3,33	3,00	5,00	
0,33	0,67	1,00	1,67	4,33	3,33	
0,33	1,00	1,00	2,00	1,00	4,67	
0,33	0,67	1,00	1,33	1,33	3,67	
0,33	0,67	1,00	2,67	2,33	1,67	
0,33	1,00	1,33	1,00	2,67	2,33	
0,33	0,67	2,00	3,33	1,33	4,67	
0,33	1,00	1,33	3,67	3,67	4,67	
0,33	1,33	2,00	4,67	4,00	3,00	
0,33	1,00	1,00	1,00	5,00	4,00	
0,33	1,33	1,00	2,67	3,67	2,67	

**ANEXO 7** Valores de  $T_p$ ,  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$ ,  $E_t$  y  $S$ , en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a presas en estado de huevo.

Con Polen								Sin Polen							
$T_p$	$T_i$	$T_c$	$T_h$	$E_i$	$E_c$	$E_t$	$S$	$T_p$	$T_i$	$T_c$	$T_h$	$E_i$	$E_c$	$E_t$	$S$
15,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0
19,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	14,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
17,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	3,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	4,0	0,0
16,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	5,0	0,2	0,0	0,2	2,0	0,0	6,0	0,0
2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	5,0	0,4	0,0	0,4	2,0	0,0	5,0	0,0
10,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
17,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
10,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	2,0	5,0	0,0	5,0	3,0	0,0	4,0	0,0
4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	6,0	2,0	0,0	2,0	1,0	0,0	5,0	0,0
18,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0
5,3	1,3	0,0	1,3	1,0	0,0	3,0	0,0	18,0	0,5	0,0	0,5	1,0	0,0	1,0	0,0
8,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,5	3,0	0,0	5,0	0,0
6,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0
7,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
9,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	1,6	0,0	1,6	4,0	0,0	12,0	0,0
19,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0
12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	4,0	0,1	0,0	0,1	1,0	0,0	5,0	0,0
2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	2,0	1,1	0,0	1,1	7,0	0,0	11,0	0,0
8,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	4,0	0,3	0,0	0,3	2,0	0,0	5,0	0,0
7,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	15,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0
4,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	1,3	0,6	0,0	0,6	2,0	0,0	6,0	0,0
19,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0
15,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	3,9	1,5	0,0	1,5	3,0	0,0	8,0	0,0
2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	2,6	0,6	0,0	0,6	1,0	0,0	3,0	0,0

**ANEXO 8** Valores de  $T_p$ ,  $T_i$ ,  $T_c$ ,  $T_h$ ,  $E_i$ ,  $E_c$ ,  $E_t$  y  $S$ , en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a presas en estado adulto.

Con Polen								Sin Polen							
$T_p$	$T_i$	$T_c$	$T_h$	$E_i$	$E_c$	$E_t$	$S$	$T_p$	$T_i$	$T_c$	$T_h$	$E_i$	$E_c$	$E_t$	$S$
13,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,5	0,0	22,0	22,0	0,0	1,0	1,0	10,0
15,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0
1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0
4,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
18,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,3	0,0	0,3	4,0	0,0	11,0	0,0
15,6	2,6	0,0	2,6	1,0	0,0	2,0	0,0	8,0	3,1	24,8	27,9	1,0	1,0	2,0	0,5
1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
17,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
15,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
18,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	0,3	42,3	42,6	1,0	1,0	2,0	0,5
16,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
16,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
19,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	0,0
20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0
16,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
14,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,2	1,6	0,0	1,6	2,0	0,0	5,0	0,0
3,5	5,6	0,0	5,6	1,0	0,0	4,0	0,0	6,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
16,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0
19,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,8	1,2	0,0	1,2	3,0	0,0	2,0	0,0
13,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0



**ANEXO 9 Análisis de Varianza de tiempo hasta el primer encuentro ( $T_p$ ) para seis periodos de ayuno y huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	2.0958	5	0.4191	4.12	0.0016
Error	14.6430	144	0.1016		
Total	16.7388	149			

**ANEXO 10 Análisis Kruskal-Wallis de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) para seis periodos de ayuno y huevos como presa.**

Ayuno	Tamaño muestral	Orden
6	25	62.60
24	25	80.76
48	25	91.38
72	25	85.76
96	25	70.02
120	25	62.48

Valor test=11.814 P-Value = 0.0574273

**ANEXO 11 Análisis de Varianza de tiempo de consumo ( $T_c$ ) en seis periodos de ayuno y huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	17.8680	5	3.5736	1.0400	0.3977
Error	495.7420	144	3.4426		
Total	513.6100	149			

**ANEXO 12 Análisis Kruskal-Wallis de tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) en seis periodos de ayuno y huevos como presa.**

Ayuno	Tamaño muestral	Orden
6	25	74.00
24	25	74.00
48	25	74.00
72	25	77.02
96	25	79.98
120	25	74.00

Valor test = 7.06775 P-Value = 0.21565

**ANEXO 13 Análisis de Varianza de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ) en seis períodos de ayuno y huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	0.9842	5	0.1968	1.7000	0.1389
Error	16.6995	144	0.1159		
Total	17.6838	149			

**ANEXO 14 Análisis de Varianza de encuentros de consumo ( $E_c$ ) en seis períodos de ayuno y huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	0.1400	5	0.0280	1.4400	0.2134
Error	2.8000	144	0.0194		
Total	2.9400	149			

**ANEXO 15 Análisis de Varianza de encuentros totales ( $E_t$ ) en seis períodos de ayuno y huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	1,4021	5	0,2804	3,5600	0,0046
Error	11,3355	144	0,07871		
Total	12,7377	149			

**ANEXO 16 Análisis de Varianza de encuentros exitosos (S) en seis períodos de ayuno y huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	259.2430	5	51.8486	1.3000	0.2662
Error	5733.1300	144	39.8134		
Total	5992.3800	149			

**ANEXO 17 Análisis de Varianza de tiempo hasta el primer encuentro ( $T_p$ ) en seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	407.7320	5	81.5464	4.6900	0.0005
Error	2504.5400	144	17.3926		
Total	2912.2700	149			

**ANEXO 18 Análisis Kruskal-Wallis de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) en seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

<b>Ayuno</b>	<b>Tamaño muestral</b>	<b>Orden</b>
6	25	77.40
24	25	72.18
48	25	80.70
72	25	78.04
96	25	74.26
120	25	70.42

Valor test =1.81948 P-Value = 0.873516

**ANEXO 19 Análisis de Varianza de tiempo de consumo ( $T_c$ ) en seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

<b>Fuente</b>	<b>SC</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P-Valor</b>
Ayuno	17.9571	5	3.5914	0.0900	0.9938
Error	5797.2700	144	40.2588		
Total	5815.2300	149			

**ANEXO 20 Análisis de Varianza de tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) para seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

<b>Fuente</b>	<b>SC</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P-Valor</b>
Ayuno	34.6894	5	6.93789	0.1500	0.9797
Error	6654.8300	144	46.2141		
Total	6689.5200	149			

**ANEXO 21 Análisis de Varianza de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ) para seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

<b>Fuente</b>	<b>SC</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P-Valor</b>
Ayuno	0.0090	5	0.0018	0.5500	0.7353
Error	0.4708	144	0.0032		
Total	0.4798	149			

**ANEXO 22 Análisis de Varianza de encuentros de consumo ( $E_c$ ) para seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

<b>Fuente</b>	<b>SC</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P-Valor</b>
Ayuno	0.0533	5	0.0106	0.0700	0.9968
Error	22.7200	144	0.1577		
Total	22.7733	149			

**ANEXO 23 Análisis de Varianza de encuentros totales ( $E_t$ ) para seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	1.0065	5	0.2013	3.4000	0.0062
Error	8.5171	144	0.0591		
Total	9.5237	149			

**ANEXO 24 Análisis de Varianza de encuentros exitosos (S) para seis períodos de ayuno y adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Ayuno	0.2129	5	0.0425	0.1500	0.9792
Error	40.3773	144	0.2803		
Total	40.5903	149			

**ANEXO 25 Análisis de Varianza de tiempo hasta el primer encuentro ( $T_p$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	3.6240	8	0.4530	0.0300	1.0000
Error	1950.0	126	15.476		
Total	1953.6	134			

**ANEXO 26 Análisis de Varianza de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	0.6005	8	0.0750	0.070	0.9998
Error	138.52	126	1.0994		
Total	139.12	134			

**ANEXO 27 Análisis de Varianza de tiempo de consumo ( $T_c$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	55.731	8	6.9664	0.7500	0.6443
Error	1165.09	126	9.2467		
Total	1220.83	134			

**ANEXO 28 Análisis de Varianza de tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	57.388	8	7.1735	0.7300	0.6675
Error	1243.45	126	9.8686		
Total	1300.84	134			

**ANEXO 29 Análisis de Varianza de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	4.1037	8	0.5129	0.1200	0.9984
Error	536.66	126	4.2592		
Total	540.77	134			

**ANEXO 30 Análisis de Varianza de encuentros de consumo ( $E_c$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	0.2814	8	0.0351	0.9800	0.4564
Error	4.5333	126	0.0359		
Total	4.8148	134			

**ANEXO 31 Análisis de Varianza de encuentros totales ( $E_t$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	60.5333	8	7.5666	0.1600	0.9957
Error	6019.87	126	47.776		
Total	6080.40	134			

**ANEXO 32 Análisis de Varianza de encuentros exitosos ( $S$ ) en nueve edades de huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Edad huevo	545.743	8	68.2179	1.1600	0.3315
Error	7439.49	126	59.0435		
Total	7985.23	134			

**ANEXO 33 Análisis de Varianza de ángulo de giro con adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Tiempo	437704	10	43770.4	11.4300	0.0000
Error	589543	154	3828.20		
Total	1.027x10 <sup>6</sup>	164			

**ANEXO 34 Análisis de Varianza de distancia recorrida con adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Tiempo	0.1434	10	0.0143	23.7700	0.0000
Error	0.0929	154	0.0006		
Total	0.2363	164			

**ANEXO 35 Análisis de Varianza de distancia lineal con adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Tiempo	0.1789	10	0.0178	20.63	0.0000
Error	0.1335	154	0.0008		
Total	0.3124	164			

**ANEXO 36 Análisis de Varianza de la relación ángulo de giro y distancia recorrida con adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Tiempo	138.46	10	13.8461	14.5700	0.0000
Error	146.36	154	0.9503		
Total	248.81	164			

**ANEXO 37 Análisis de Varianza de la relación distancia recorrida y distancia lineal con adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Tiempo	3.0639	10	0.3063	16.6400	0.0000
Error	2.8349	154	0.0184		
Total	5.8989	164			

**ANEXO 38 Análisis de Varianza de la respuesta funcional en función de la densidad de presas adultas.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Densidad	17.2790	5	3.4557	154.41	0.0000
Error	3.2238	144	0.0223		
Total	20.5018	149			

**ANEXO 39 Análisis de Varianza de tiempo hasta el primer encuentro ( $T_p$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	442,234	1	442,234	15,03	0,0003
Error	1412,64	48	29,43		
Total	1854,87	49			

**ANEXO 40 Análisis de Varianza de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	0,206228	1	0,206228	9,23	0,0038
Error	1,07193	48	0,0223318		
Total	1,27815	49			

**ANEXO 41 Análisis de Varianza de tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	0,206228	1	0,206228	9,23	0,0038
Error	1,07193	48	0,0223318		
Total	1,27815	49			

**ANEXO 42 Análisis de Varianza de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	0,850428	1	0,850428	20,61	0,0000
Error	1,98071	48	0,0412648		
Total	2,83114	49			

**ANEXO 43 Análisis de Varianza de encuentros totales ( $E_t$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a huevos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	1,24001	1	1,24001	34,11	0,0000
Error	1,74486	48	0,0363512		
Total	2,98487	49			

**ANEXO 44 Análisis de Varianza de tiempo hasta el primer encuentro ( $T_p$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	1.8408	1	1.8408	17.55	0.0001
Error	5.03545	48	0.104905		
Total	6.87625	49			

**ANEXO 45 Análisis de Varianza de tiempo de intento de consumo ( $T_i$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	0.001202	1	0.001202	0.04	0.8451
Error	1.49677	48	0.0311828		
Total	1.49798	49			

**ANEXO 46 Análisis Kruskal-Wallis de tiempo de consumo ( $T_c$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Polen	Tamaño muestral	Orden
Con polen	25	24.0
Sin polen	25	27.0

Valor test = 3.12411 P-Value = 0.0771381

**ANEXO 47 Análisis Kruskal-Wallis de tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Polen	Tamaño muestral	Orden
Con polen	25	23,5
Sin polen	25	27,5

Valor test = 2,31023 P-Value = 0,128521

**ANEXO 48 Análisis Kruskal-Wallis de encuentros de intento de consumo ( $E_i$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Polen	Tamaño muestral	Orden
Con polen	25	23.88
Sin polen	25	27.12

Valor test = 1.69853 P-Value = 0.192478



**ANEXO 49 Análisis Kruskal-Wallis de encuentros de consumo ( $E_c$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Polen	Tamaño muestral	Orden
Con polen	25	24,0
Sin polen	25	27,0

Valor test = 3.12766 P-Value = 0.0769705

**ANEXO 50 Análisis Kruskal-Wallis de encuentros totales ( $E_t$ ) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Fuente	SC	GL	CM	F	P-Valor
Polen	1.50042	1	1.50042	39.07	0.0000
Error	1.84356	48	0.0384074		
Total	3.34398	49			

**ANEXO 51 Análisis Kruskal-Wallis de encuentros exitosos (S) en presencia y ausencia de polen como alimento alternativo a adultos como presa.**

Polen	Tamaño muestral	Orden
Con polen	25	24,0
Sin polen	25	27,0

Valor test = 3,125 P-Value = 0,0770962