



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

VARIACION EN LA CONDUCTA Y
PARAMETROS DE HISTORIA DE VIDA DE
Zabrotes subfasciatus
(COLEOPTERA:BRUCHIDAE) SOBRE TRES
SUBESPECIES DE *Phaseolus coccineus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

Maestra en Ciencias
(Ecología y Ciencias Ambientales)

PRESENTA:

Alicia Callejas Chavero

DIRECTORA DE TESIS: DRA. BETTY BENREY BOGUSLAVSKY

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1996

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

RESUMEN

INTRODUCCION GENERAL	1
----------------------------	---

CAPITULO I

DESEMPEÑO DE *Zabrotes subfasciatus* (COLEOPTERA: BRUCHIDAE) SOBRE TRES SUBESPECIES DE *Phaseolus coccineus*

INTRODUCCION	15
METODOS	22
RESULTADOS	27
DISCUSION	39

CAPITULO II

PATRONES DE OVIPOSICION EN *Zabrotes subfasciatus*

INTRODUCCION	45
METODOS	52
RESULTADOS	58
DISCUSION	62

CAPITULO III

DISCUSION GENERAL	66
-------------------------	----

LITERATURA CITADA	73
-------------------------	----

RESUMEN

Con la intención de explorar y documentar algunos aspectos de la interacción planta-herbívoro en función de proceso de domesticación que sufren las plantas, se seleccionó como sistema de estudio un conjunto de tres subespecies de *Phaseolus coccineus*, dos cultivadas (*P. c. coccineus* y *P. c. darwinianus*) y una silvestre (*P. c. formosus* de dos localidades diferentes) y una de sus principales plagas, el brúquido *Zabrotes subfasciatus*.

Phaseolus coccineus es una leguminosa cuyo grano es una de las fuentes principales de proteína en la dieta de la población rural que habita en el altiplano de México, Guatemala y otros países de América Latina, su nombre común es frijol ayocote o piloy. Esta planta proporciona un sistema ideal para el estudio del efecto de la variación intraespecífica en la interacción planta-herbívoro porque entre sus diferentes subespecies, tanto cultivadas como silvestres, se encuentra una gran variación en estructura, morfología y concentración de compuestos secundarios.

Existen varias especies de insectos que se alimentan de las semillas de *P. coccineus*, entre ellos se encuentra *Zabrotes subfasciatus* pertenece a la familia bruchidae y está catalogado como una plaga primaria tanto en el campo como en los sitios de almacenamiento.

Específicamente en este trabajo se evaluó el efecto de la variación intraespecífica en *Phaseolus coccineus* sobre algunos componentes de desempeño y patrones de oviposición de *Zabrotes subfasciatus*. Si como resultado indirecto del proceso de domesticación las subespecies de plantas cultivadas de *Phaseolus coccineus* proporcionan un recurso de mejor calidad para *Zabrotes subfasciatus* entonces esto se verá reflejado en un mejor desempeño y preferencia en estas subespecies.

En el capítulo I se describen los experimentos realizados para evaluar el desempeño de *Z. subfasciatus* sobre tres subespecies de *P. coccineus* (*P. c. coccineus*, *P. c. darwinianus*, *P. c. formosus* esta última de dos localidades diferentes, Cuernavaca y Tlalpan), a lo largo de dos generaciones sucesivas.

Los resultados obtenidos muestran que el desempeño (evaluado en términos de la sobrevivencia y tiempo de desarrollo) de *Zabrotes subfasciatus* es más alto sobre semillas de *Phaseolus coccineus darwinianus* (P.c.d) y *P.c. formosus* de Tlalpan en comparación con semillas de *P.c. coccineus* (P.c.c) y *P.c. formosus* de Cuernavaca.

El desempeño de los brúquidos durante la primera generación es bajo (i.e. tiempo de desarrollo largo y baja sobrevivencia) en comparación con lo obtenido para la segunda generación donde el desempeño fue más alto (menor tiempo de desarrollo y mayor sobrevivencia).

En capítulo II se describen los experimentos realizados para evaluar la preferencia de *Zabrotes subfasciatus* por las distintas subespecies de *Phaseolus coccineus* en función de la apariencia y densidad de las semillas.

Los resultados encontrados muestran que tanto la apariencia de la semilla como la densidad (cantidad total de recurso disponible) son factores que determinan la preferencia de las hembras de *Z. subfasciatus*.

Las hembras prefieren a las semillas más aparentes (P.c.c, y P.c.d) y en altas densidades. Por otro lado encontramos que el patrón de distribución de los huevos sobre las semillas es uniforme en altas densidades, mientras que a bajas densidades este es agregado.

INTRODUCCION GENERAL

Las interacciones planta-herbívoro suelen ser generalmente asimétricas, es decir, las plantas tienen mucho más impacto sobre las poblaciones de los herbívoros, que el que los herbívoros pueden tener sobre las plantas (Crawley, 1983).

En el contexto de las interacciones planta-insecto, el proceso de obtención de recursos y desempeño (sobrevivencia y desarrollo) de los insectos sobre estos recursos ocupa un punto central. La localización, la densidad, la distribución espacial y temporal así como la calidad de los recursos forman parte de la estructura del hábitat del insecto (Crawley, 1983), e influyen en la actividad del mismo (Thompson y Price, 1977; Finch, 1980; Kareiva, 1982; Scriber, 1983; Stanton, 1982).

Las plantas pueden proveer a los insectos de cuatro recursos esenciales: 1) sitios de alimentación, 2) sitios de apareamiento, 3) sitios de oviposición y 4) refugios contra enemigos naturales (Prokopy et al., 1982). Sin embargo, existe una gran variación en las características físicas y químicas de las plantas lo que origina una gran diversidad de ambientes a los cuales los insectos herbívoros se han tenido que adaptar, ya sea por medio de cambios morfológicos, fisiológicos y/o de conducta (Grevstad y Klepetka, 1992).

Adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los adultos.

Las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los organismos son variables dependiendo del taxón y del medio en el que se encuentran. Por ejemplo, en insectos que se alimentan de semillas entre ellos los brúquidos, tanto los adultos como las larvas presentan una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas.

Por ejemplo, el tamaño de las mandíbulas en las larvas, la presencia de enzimas específicas y/o simbioses en el tracto digestivo que les permiten utilizar todos los compuestos de la semilla como alimento (Rosenthal, 1983). En cambio los adultos en condiciones de laboratorio pueden vivir por varias semanas sin alimentarse y sin tomar agua, en condiciones de campo se sabe que suelen alimentarse de polen y/o néctar, lo cual les permite alargar su longevidad e incrementar su fecundidad (Wasserman, 1981; Wasserman y Futuyma, 1981).

Asimismo, existe una gran variación en cuanto al ámbito de hospederos de los brúquidos, algunas especies son altamente específicas mientras que otras son generalistas. Estas últimas pueden alimentarse hasta de 20 hospederos diferentes (Johnson, 1981). Esta es una estrategia importante ya que les permite alimentarse de las semillas disponibles, en diferentes tiempos y ambientes (Kistler, 1985).

La edad a la que las semillas son utilizadas como sitios de oviposición también varía dependiendo de la especie de brúquidos. Algunas especies como *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus* eligen vainas con semillas casi maduras para poder ovipositar mientras que otras como *Mimosetes proctactus* ovipositan antes de que las semillas hayan madurado (Pfaffenberger y Johnson, 1976; Credland y Dendy, 1992).

Aún después de la elección por parte de los adultos, el desarrollo de las larvas depende de las adaptaciones que éstas presenten hacia el hospedero que su madre eligió. Tales adaptaciones pueden incluir mecanismos que sirven para evadir depredadores y parasitoides, mecanismos que facilitan la penetración en la semilla y mecanismos que les permiten lidiar fisiológicamente con el contenido nutricional y toxinas presentes en las semillas (Johnson y Kistler, 1985).

Uno de los problemas a los cuales se enfrentan los insectos que se alimentan de semillas es la baja cantidad de agua disponible en ellas (Wightman, 1978). Las semillas generalmente contienen

menos del 10% de agua de su peso total. Sin embargo, los brúquidos cuando emergen tienen en su cuerpo alrededor de 50% de agua (*Callosobruchus analis*, 48% ; *C. maculatus*, 35-59% ; *Mimosetes amicus*, 39% ; *Algarobius prosopis*, 43% ; *Neltumius arizonensis*, 43%) (Wightman, 1978; Kistler, 1985). La larva aparentemente vive de agua metabólica durante su desarrollo y además obtienen eficientemente de la semilla lípidos y otros compuestos que le sirven como almacenadores de agua (1.0 g de lípidos cuando se catabolizan liberan 1.07 g de agua). El contenido de agua en los adultos es mantenido por el rompimiento de lípidos hasta que mueren y de esta manera sobreviven durante su vida adulta (Wightman, 1978).

Adaptaciones morfológicas en los huevos y en las larvas

En *Algarobious prosopis* el huevo presenta un líquido viscoso tipo placenta, el cual reduce significativamente el ataque de parasitoides como las tricogramas (Kistler, 1985).

Con respecto a las larvas algunas de las especies de brúquidos tienen larvas sin patas o apodas, mientras que otras presentan larvas con patas. Las larvas utilizan las patas para buscar al hospedero o bien para encontrar sitios protegidos en la semilla antes de introducirse, tal es el caso de las especies de *Algarobius prosopis* y *Acanthoscelides obtectus* (Kistler, 1985). La alta movilidad del primer estadio larval les permite seleccionar el hospedero adecuado, tienen la posibilidad de cambiar de semilla y no están limitados a la decisión tomada por la madre. Otra función de las patas en las larvas es que estas les permiten penetrar más fácilmente la testa de la semilla. En contraste, las larvas apodas que generalmente infestan semillas muy blandas o semillas inmaduras exhiben características especializadas que le ayudan a introducirse a la semilla. Por ejemplo, *Mimosetes proctactus* carece de patas pero posee espinas curvadas, las cuales aparentemente le ayudan a penetrar en los cotiledones de la semilla (Pfaffenberger y Johnson, 1976).

Adaptaciones fisiológicas en larvas

Estudios previos indican que para que se de un desarrollo adecuado de los brúquidos, estos requieren de carbohidratos, proteínas y azúcares simples (mono o disacáridos) y bajas concentraciones de amilasas y amilopectinas (Podoler y Applebaum, 1971). Los brúquidos tanto adultos como larvas presentan una serie de modificaciones que les permiten adquirir estos elementos de las semillas.

El costo metabólico de alimentación asociado a la tasa de desarrollo depende de las adaptaciones que presentan las larvas hacia la semilla que es empleada como recurso (Janzen, 1977; Kistler, 1985). Tanto el costo asociado a la alimentación así como la tasa de desarrollo, pueden estar influenciados por el contenido de nutrientes y toxinas presentes en la semilla y por los mecanismos utilizados para evadir al depredador.

Como resultado de las modificaciones fisiológicas del sistema enzimático en el aparato digestivo de las larvas, estas pueden utilizar inhibidores de peptidasas presentes en las semillas como fuente de proteínas para su desarrollo (Roy y Bhat, 1975; Weder, 1981). También utilizan los aminoácidos como fuente de nitrógeno cuando la semilla tiene deficiencias del mismo (Rosenthal y Janzen, 1983).

En cuanto a las toxinas presentes en las semillas algunas larvas de brúquidos tienen la capacidad de destoxificarlas ya sea mediante la presencia de enzimas específicas o bien porque en su tracto digestivo mantienen simbiontes que les ayudan en este proceso (Rosenthal, 1983).

Adaptaciones conductuales

Casi todas las especies se enfrentan con problemas ecológicos importantes y parecidos como por ejemplo: cómo encontrar un lugar adecuado para vivir, cómo localizar los alimentos, cómo escapar de los enemigos y cómo lograr la mayor cantidad posible de descendientes que puedan sobrevivir hasta alcanzar la edad reproductora.

La variación en la conducta es una respuesta a estos problemas. Esta variación en los parámetros conductuales ha llevado a una serie de preguntas como por ejemplo: ¿Por qué cada uno de los organismos se comportan del modo en que lo hacen?, ¿Cuál es la función de una respuesta conductual?.

Para tratar de responder a estas preguntas se ha empleado desde hace varios años la teoría de la optimización. Esta teoría se basa en que el comportamiento no puede ser completamente comprendido sin un reconocimiento previo de las presiones de selección que actúan sobre las poblaciones de los organismos (Alcock, 1978).

Por lo tanto, la teoría de la optimización es una consecuencia directa del conocimiento de cómo opera la selección natural. Se basa en la comprensión de que todo comportamiento conlleva costos y beneficios, una serie de ventajas y de inconvenientes, en función del impacto sobre el potencial reproductivo a largo plazo de un individuo. Los organismos cuyo comportamiento maximizan la relación costo/beneficio podrán, por definición, maximizar su ganancia reproductiva. Desde la perspectiva evolutiva su comportamiento será óptimo debido a que contribuirá con la mayor cantidad posible de genes a la siguiente generación (Alcock, 1978).

Bajo este contexto la relación entre preferencia por sitios de oviposición que tienen algunos insectos-principalmente las hembras adultas- por ciertas especies de plantas y el desempeño (*i.e.*, crecimiento, sobrevivencia y reproducción de la progenie sobre estas plantas), son el punto central en las interacciones planta-herbívoro.

Tanto la preferencia como el desempeño han jugado un papel importante en estudios y debates sobre la evolución en la especificidad de hospederos (Bush y Diehl, 1982; Futuyma y Peterson, 1985; Thompson, 1986 en Thompson, 1988), selección por espacio libre de enemigos naturales (Price *et al.*, 1980; Attsatt, 1981), y cambios de hospederos (Wood y Guttman, 1983; Rausher, 1984 en Thompson, 1988).

Los trabajos que existen hasta ahora en los que se estudia la

relación entre preferencia y desempeño examinan básicamente la variación geográfica en el uso de hospederos (Thompson, 1988; Credland y Dendy, 1992), otros se refieren a como la variación fenotípica y genética del hospedero influyen en la preferencia de los insectos (Gould, 1983; Via, 1990) y por último, muy pocos estudios analizan la relación que tiene la preferencia con el desempeño de los organismos (ver, Thompson, 1988).

A partir de estos estudios, surgen varias preguntas, entre ellas: ¿cómo varía la relación entre preferencia y desempeño dependiendo de las condiciones ambientales y presiones de selección sobre los insectos herbívoros?.

En este trabajo se pretende explorar y documentar algunos aspectos de la interacción planta-herbívoro y en particular, se consideraron las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo influye la variación intraespecífica de los hospederos (e.g. semillas) en el desempeño de la progenie de un brúquido, *Zabrotes subfasciatus* cuando se desarrolla sobre semillas provenientes de plantas cultivadas y silvestres del frijol ayocote *Phaseolus coccineus*?; 2) ¿Cómo influyen la apariencia de las semillas en la preferencia de oviposición de *Z. subfasciatus*? y 3) ¿La preferencia de oviposición de *Z. subfasciatus* depende de la densidad de las semillas?.

Para abordar este problema se seleccionó como sistema de estudio un conjunto de tres subespecies de *Phaseolus coccineus*, dos cultivadas y una silvestre (la silvestre de dos localidades diferentes) y una de sus principales plagas el brúquido *Zabrotes subfasciatus*.

SISTEMA BIOLÓGICO

Phaseolus coccineus es una leguminosa cuyo grano es una de las fuentes principales de proteína en la dieta de la población rural que habita en el altiplano de México, Guatemala y otros países de América Latina, su nombre común es frijol ayocote o piloy (Calderón et al., 1992). Esta planta proporciona un sistema ideal para el estudio del efecto de la variación intraespecífica en la interacción planta-herbívoro porque entre sus diferentes

subespecies, tanto cultivadas como silvestres, se encuentra una gran variación en estructura, morfología y concentración de compuestos secundarios (Vanderborght 1979; Delgado, 1988; Gepts, 1990).

Phaseolus coccineus se cultiva en zonas frías templadas, aunque algunas variedades para México se han reportado en climas cálidos subhúmedos y en climas secos (Delgado, 1988). En esta especie se pueden reconocer dos tipos de poblaciones silvestres y cultivadas. En México existen 4 subespecies *P.c. coccineus*, *P.c. darwinianus*, *P.c. formosus* y *P.c. glabellus* (Delgado, 1988). Estas especies se han colectado en varios estados de la República Mexicana entre ellos Chiapas, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Guanajuato, Hidalgo y Estado de México (Cárdenas, 1984) (Fig 1).

Además de la gran variación natural que existe con respecto a la estructura y morfología de las plantas, existe la producida por el proceso de selección artificial. Por ejemplo, la diversidad morfológica de las especies ha aumentado en las variedades cultivadas y se han establecido caracteres que no son comunes en las formas silvestres (Tabla 1).

En general las semillas de las leguminosas contienen una gran variedad de compuestos secundarios tales como alcaloides y compuestos cianogénicos. Como resultado del proceso de domesticación han habido una serie de cambios morfológicos y bioquímicos en las semillas de las leguminosas, Vanderborgth (1979) demostró que el contenido de compuesto cianogénicos es más alto en especies silvestres. Otros aspectos importantes asociado a la domesticación es la pérdida de flavonoides, compuestos asociados a la pigmentación de diferentes partes de la planta (e.g. flores, frutos y semillas) y la pérdida de defensas químicas. Es común observar que tanto la concentración como la diversidad de compuestos de defensa es menor en especies y variedades cultivadas que en especies silvestres (Evans, 1993; Sotelo, et al., 1995; Linding, 1996). Asimismo, Delgado et al, (1988) reporta que, en general, las semillas de plantas cultivadas contienen niveles de proteínas y minerales más altos que las semillas de plantas



Figura 1.- Distribución de *Phaseolus coccineus* en la República Mexicana. Tomado de Cardenas 1984.

Tabla 1.- Cambios ocurridos como consecuencia del proceso de domesticación en plantas de *Phaseolus coccineus*.

CULTIVADAS	SILVESTRES
Planta	
Sistema radicular fibroso	Sistema radicular tuberoso
Plantas anuales	Plantas perennes
Plantas de día largo	Plantas de día corto
Cotiledones epigeos e hipógeos	Cotiledones hipógeos
Hábito de crecimiento trepador y de mata	Hábito de crecimiento trepador
Reducción en el número de hojas, ramas, inflorescencias, flores y semillas	Gran número de hojas, ramas, inflorescencias, flores y semillas
Aumento en el tamaño de las hojas, flores, frutos y semillas	Tamaño pequeño de las hojas, flores, frutos y semillas
Tallo con longitud máxima de 3 metros	Tallo con una longitud que puede variar entre 3 y 10 metros
El número de entrenudos varía entre 2 y 40	El número de entrenudos de la inflorescencia es mayor a 40
Vainas de una longitud mayor a los 30 cm.	Vainas con longitudes que varían entre 4 y 7 cm.
Reducción en el número de semillas por vaina (3-5)	Mayor número de semillas por vaina (5-12)
Son más susceptibles al ataque de parásitos y plagas	Son menos susceptibles al ataque de parásitos y plagas
Semillas	
Semillas grandes	Semillas pequeñas
Forma arriñonada	Forma semiesférica
Color.- blanco, negro, rojo, morado, amarillo, bayo, y pinto	Color.- amarillo, negro y pinto
Testa delgada	Testa gruesa
Testa muy permeable	Testa poco permeable
Bajas concentraciones de compuestos fenólicos y glucósidos cianogénicos.	Altas concentraciones de compuestos fenólicos y glucósidos cianogénicos.

Tomado de Engleman (1991)

silvestres lo cual se ve reflejado en el tamaño de las mismas.

Específicamente para *Phaseolus coccineus* se sabe que existe una gran variación en cuanto al tamaño, color, forma y calidad nutritiva (específicamente contenido de fósforo y nitrógeno) de las semillas (Tabla 2).

Tabla 2.- Algunas características morfológicas y químicas de las semillas de las tres subespecies de *Phaseolus coccineus* (*P.c coccineus*, *P.c. darwinianus* y *P.c.formosus* con dos variedades).

Subespecie	Origen	Tamaño (mm)	Forma	Color	[P] (ppm)	[N] (ppm)
P.C.C.	cultivada	16-24	arriñonada	morado	5982.8	36177.8
P.C.d.	cultivada	14-17	semirredonda	miel	6760.9	43706.7
P.C.f. Cuernavaca	silvestre	5-7	semirredonda	gris con negro	6802.3	41517.6
P.C.f. Tlalpan	silvestre	7-9	arriñonada	gris, negra o amarilla	6963.1	43883.3

Tal variación en la morfología, calidad nutritiva y composición química puede tener un gran impacto sobre las interacciones entre las plantas y sus insectos asociados. Por ejemplo un incremento en el tamaño de la planta o alguna estructura utilizada por los insectos, (v.g. las semillas) puede reflejarse en un incremento en nutrientes específicos requeridos por el insecto y puede acelerar la tasa de crecimiento de éste. Como por ejemplo la variación en el contenido de nitrógeno, el cual es un elemento nutricional crítico para el crecimiento, sobrevivencia y fecundidad de muchos insectos fitófagos (Feeny, 1970, McNeill, 1973). Otro cambio resultado de la domesticación en

las características físicas de las plantas es el color y brillo de las semillas. En el género *Phaseolus* generalmente las semillas de plantas cultivadas son más grandes y de colores brillantes, mientras que las semillas de plantas silvestres tienen colores más crípticos (Gepts, 1988).

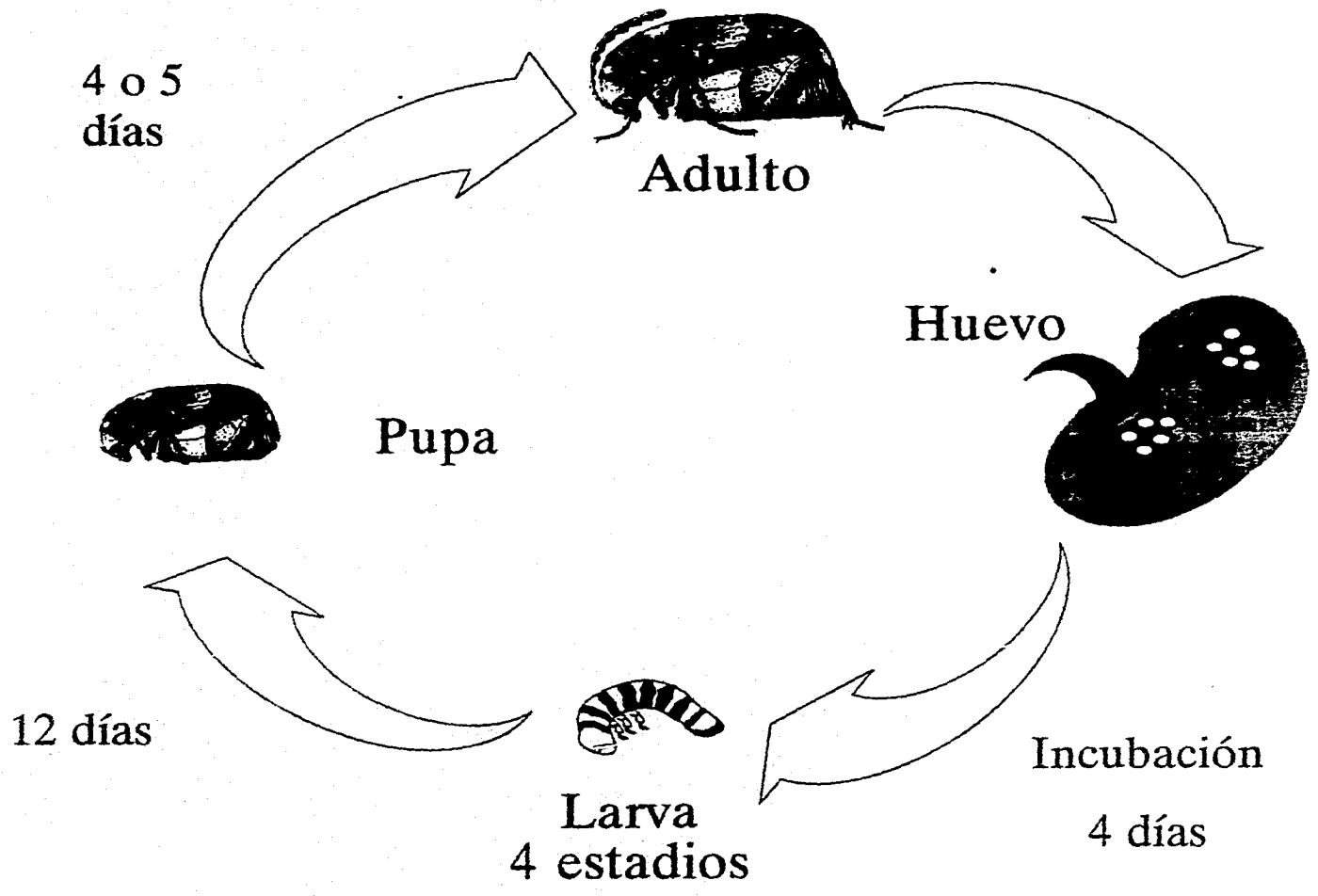
Finalmente los cambios producidos a través del proceso de domesticación pueden afectar la interacción de los depredadores de semillas y sus enemigos naturales (Benrey et al., 1996). Por ejemplo, algunos parasitoides utilizan compuestos volátiles emitidos por las plantas para localizar a sus hospederos (Turlings et al., 1995). La pérdida o reducción de estos compuestos en plantas cultivadas podrían afectar la capacidad para los parasitoides de encontrar a su hospedero (Benrey, 1993).

Existen varias especies de insectos que se alimentan de hojas y semillas de *P. coccineus*. Entre los que se alimentan de las semillas se encuentra los brúquidos *Zabrotes subfasciatus*, *Acanthoscelides obtectus*, *A. obveliuatus* (Delgado 1988) y los curculiónidos *Apion godmani* y *A. aurichalceum* (Pérez, 1985 en Leroi et al. 1990).

Zabrotes subfasciatus

Zabrotes subfasciatus es un insecto que pertenece a la familia Bruchidae; se ha mostrado que son excelentes sujetos para estudios de historias de vida y evolución debido a que son fáciles de cultivar y manejar tanto en condiciones de laboratorio como en condiciones seminaturales. Se alimenta de las semillas de varias especies de *Phaseolus* entre las que se encuentra *Phaseolus coccineus* y está catalogado como una plaga primaria tanto en el campo como en los sitios de almacenamiento (Leroi et al., 1990). Los brúquidos de esta especie miden entre 2 y 3 mm de longitud, el cuerpo es pubescente, robusto y ligeramente más ancho en la parte posterior.

La cabeza está escondida en vista dorsal; las antenas son aserradas con una longitud que no rebasa la mitad del cuerpo. Los élitros son redondos en el margen posterior y no cubren todo el cuerpo. La coloración es negra con manchas blanquecinas que forman



12

Figura 2.- Ciclo de vida de *Zabrotes subfasciatus*

una franja transversal en el caso de las hembras; los machos son pardos y de menor tamaño (Ramírez, 1991).

La hembra oviposita entre 40 y 60 huevos a lo largo de su vida, los cuales adhiere a las semillas. A temperatura de 32°C y 70% de humedad relativa, el período de oviposición dura de 3 a 4 días y el de incubación de 4 a 5 días (Sánchez, 1992). Al emerger la larva del primer estadio perfora la testa y se introduce en la semilla para alimentarse del cotiledón y completar su desarrollo (Tapia, 1983). El tiempo de desarrollo es de 24 a 28 días prolongándose cuando la temperatura es menor (Ramírez, 1991) (Figura 2). Se ha observado que en condiciones de laboratorio, de semillas grandes (entre 16 y 24 mm de largo, semillas de *P.c.c*) pueden emerger hasta 15 individuos por semilla (*obs per*). La longevidad máxima reportada en las hembras es de 51 días y de 55 en los machos (Davies, 1972).

A pesar de que *Z. subfasciatus* es una plaga que ocasiona un daño considerable en *P. coccineus*, hasta la fecha se tiene muy poca información acerca de cómo la variación intraespecífica en las plantas, resultado del proceso de domesticación, afecta las interacciones entre la planta y el herbívoro.

En este sentido, la relevancia de este trabajo radica en los siguientes puntos: 1) nos permite abordar el efecto de la variación intraespecífica de las plantas sobre la interacción con sus herbívoros; 2) permite obtener un mejor entendimiento de los mecanismos involucrados en el proceso de selección del hospedero, y 3) tiene implicaciones desde el punto de vista de ecología aplicada, específicamente en el control o manejo de plagas en cultivos de importancia agrícola.

Por otro lado, la información que se obtenga a partir de este trabajo contribuirá al conocimiento de aspectos básicos de la ecología de *Zabrotes subfasciatus* que servirán de base para estudios enfocados a la interacción con sus enemigos naturales.

Específicamente en este trabajo se evaluó el efecto de la variación intraespecífica en *Phaseolus coccineus* sobre algunos componentes de desempeño y patrones de oviposición de *Zabrotes subfasciatus*. Nuestra hipótesis es que como resultado indirecto del proceso de domesticación si las subespecies de plantas cultivadas de *Phaseolus coccineus* proporcionan un recurso de mejor calidad para *Zabrotes subfasciatus* esto se vera reflejado en un mejor desempeño y preferencia por estas subespecies.

Este trabajo se compone de tres capítulos:

En el capítulo I se describen los experimentos enfocados a evaluar el desempeño de *Z. subfasciatus* sobre tres subespecies de *P.coccineus* (*P. c. coccineus*, *P. c. darwinianus*, *P. c. formosus* esta última de dos localidades diferentes), a lo largo de dos generaciones sucesivas.

En capítulo II se describen los experimentos realizados para evaluar la preferencia de *Zabrotes subfasciatus* por las distintas subespecies de *Phaseolus coccineus* (*P.c. coccineus*, *P.c. darwinianus* y *P.c. formosus* con dos variedades) en función de la apariencia y densidad de las semillas.

Por último en el capítulo III se discute, de manera general, la información que se tiene de la preferencia de *Zabrotes subfasciatus* y su relación con el desempeño de su progenie en dos generaciones sucesivas, resaltando aquellos aspectos que faltan por investigar. Asimismo, se discute la importancia de conjuntar la información ya obtenida para tratar de entender los mecanismos involucrados en el proceso de selección del hospedero.

**DESEMPEÑO DE *Zabrotes subfasciatus* BOHAEM (Coleoptera: Bruchidae)
SOBRE TRES SUBESPECIES DE *Phaseolus coccineus*.**

INTRODUCCION

La variación en las características físicas y químicas de las plantas producen ambientes heterogéneos a los cuales los insectos herbívoros se han tenido que adaptar. La estructura foliar, la concentración de compuestos secundarios y la calidad nutritiva de la planta, son características que pueden incrementar o modificar su consumo por parte de los herbívoros y también afectar la susceptibilidad de éstos hacia sus enemigos naturales (Grevstad y Klepetka, 1992; Benrey y Denno, 1996).

Las características de las plantas que les permiten reducir el consumo por parte de los insectos herbívoros se conocen como factores de resistencia a la herbivoría y pueden ser tanto físicos como químicos (Mitchell, 1983; Cano Santana y Oyama 1992; Grevstad y Klepetka, 1992). Estas características pueden afectar la interacción planta-herbívoro de dos maneras distintas: 1) afectando o modificando la conducta de forrajeo y de oviposición de los herbívoros (Rausher, 1983; Benrey, 1993), y 2) afectando el desempeño de los mismos (Denno y McClure, 1983; Grevstad y Klepetka, 1992; Bernays y Chapman, 1994; Benrey y Denno, 1996; Benrey *et al.*, 1996).

Aun cuando el desempeño es considerado como uno de los componentes más importantes de la adecuación de los organismos, existe una discrepancia sobre que parámetros considerar para entenderlo. Por ejemplo, Benrey (1993) estimó desempeño en términos de la sobrevivencia y desarrollo de los organismos; otros autores como Singer (en Miller y Miller, 1986); sugieren que el desempeño debe evaluarse con todo lo que ocurre (tiempo de desarrollo, uso de recursos, reproducción, etc.) después de la oviposición.

De acuerdo con lo citado en la literatura se puede definir

desempeño como el conjunto de todas aquellas características de la historia de vida de un organismo que le permiten desarrollarse bajo diversas condiciones para maximizar su adecuación.

Existen varias formas de estimar desempeño. Por ejemplo, Yoshida (1990) y Toque-Naga (1991) evaluaron el desempeño de *Callosobruchus maculatus* en función del tiempo de desarrollo (*i.e.* tiempo que transcurre desde que la hembra pone el huevo sobre la semilla hasta que emerge el adulto) y el tamaño de los individuos de la prole. Por su parte Murphy *et al.* (1983), Hare y Dicks (1990) estimaron el desempeño de *C. maculatus* considerando el tamaño, calidad del huevo y la sobrevivencia de los brúquidos.

El desempeño puede estar afectado por características químicas y físicas de las plantas (Fernández y Talekar, 1990).

Entre las **características bioquímicas** que repercuten en el desarrollo de los herbívoros se encuentra la disminución del contenido de nitrógeno y de agua en la planta, el incremento de lignina y la presencia de toxinas o compuestos reductores de la digestibilidad (metabolitos secundarios) (Berenbaum, *et al.*, 1983; Cano Santana y Oyama, 1992; Bernays y Graham, 1988).

Uno de los grandes problemas a los que se enfrentan los herbívoros son las bajas concentraciones de nutrientes que presentan las plantas, principalmente en, el contenido de proteínas (Southwood, 1972 en Auerbach & Strong, 1981). Dadd (1963) después de analizar el contenido de nitrógeno de aproximadamente 400 especies de plantas, encontró que este era en promedio 2.14%, el cual está muy por debajo del nivel 4% que como mínimo necesitan los insectos en su dieta. De la cantidad y calidad de alimento dependerá la tasa de crecimiento, la tasa de desarrollo, la fecundidad y la sobrevivencia de los herbívoros (Crawley, 1983).

Por otro lado, también es importante señalar el papel de los metabolitos secundarios como mecanismos de defensa de las plantas y reductores de la calidad nutricional de las mismas. Por ejemplo Fernández y Talekar (1990) encontraron que cuando *Callosobruchus chinensis* se alimenta de semillas de diferentes especies de *Vigna*, el desempeño de estos brúquidos cambia dependiendo de las características tanto físicas como químicas de las plantas. Por

ejemplo, encontraron que cuando se le ofrecía *V. mungo* una especie silvestre, la cual tiene una densa pubescencia *C. chinensis* la rechazaba o bien su desempeño era muy bajo (tiempo de desarrollo muy largo y baja sobrevivencia), mientras que en otras especies como *V. unguicaulata* que presentan baja pubescencia, el número de huevos por semilla y sobrevivencia eran más altos y el tiempo de desarrollo de los brúquidos era corto (Fujii. et al., 1989). Asimismo, Janzen (1977) encontró que las semillas del genero *Vigna* presentan altas concentraciones de aleloquímicos, los cuales actúan como inhibidores del desarrollo de las larvas de *Callosobruchus maculatus*.

Dentro de las **características físicas** que pueden alterar la eficiencia de forrajeo de los herbívoros se encuentran estructuras como: tricomas, pelos, espinas, etc. Por ejemplo, la pubescencia en las hojas de las plantas, llega a formar una barrera que impide el acceso de partes bucales o estructuras ovipositoras de los insectos y también dificulta el desplazamiento de los herbívoros sobre la estructura vegetal (Mitchell, 1983; Cano Santana, 1987; Cano Santana y Oyama, 1992). En otros casos, estructuras como los pelos curvados pueden inmovilizar y provocar derrame de hemolinfa en larvas de insectos, como sucede en *Passiflora adenopoda* y larvas de mariposas de la familia Heliconidae (Grevstad y Klepetka, 1992).

Además de los factores antes mencionados, existe también variación en otras estructuras de las plantas como el tamaño de las hojas, de las semillas, de los frutos e incluso el tamaño de ellas mismas, las cuales también son importantes en el desempeño de los insectos. Por ejemplo, Cipollini y Stiles (1991) evaluaron el desempeño de *Acanthoscelides obtectus* sobre semillas de diferentes especies de *Phaseolus*, en las que existe una gran variación en tamaño. Encontraron que *A. obtectus* oviposita un mayor número de huevos sobre semillas grandes que sobre semillas pequeñas, además de que en semillas grandes emergen un mayor número de individuos, y la sobrevivencia y la adecuación de la progenie son también más altas.

Otros factores que también pueden afectar el desempeño de los insectos herbívoros como es el caso de los **efectos maternos**

(Thymothy y Dingle, 1991). Los efectos maternos son considerados como una importante fuente de variación ambiental y son efectos no genéticos del fenotipo de la madre o del ambiente materno que actúan sobre el fenotipo de la progenie (Mousseau y Dingle 1991).

Mousseau y Dingle (1991) proponen que los efectos maternos son un caso especial de variación, frecuentemente adaptativa, que se conoce como plasticidad fenotípica, en la cual los genotipos exhiben historias de vida variables en respuesta a las señales ambientales en las que se desarrollan. En la mayoría de los casos revisados hasta ahora, los efectos maternos están correlacionados con patrones predecibles de estacionalidad dando como resultado cambios en parámetros de historia de vida. Por ejemplo, experiencias en las madres de con fotoperiodos cortos y temperaturas bajas provocan que haya diapausa en la progenie, mientras que fotoperiodos largos y altas temperaturas evitan las diapausas en la progenie.

Por otro lado Fox *et al.*, (1995) proponen que los efectos maternos han evolucionado como un mecanismo de plasticidad fenotípica trans-generacional, por medio de la cual, la madre tiene la capacidad de predecir las condiciones ambientales y de esta manera programar el desarrollo de su progenie bajo condiciones favorables. Sin embargo, también se sabe que si un carácter está sujeto a un largo período de efectos maternos se puede dar una respuesta a la selección pero en dirección negativa (maladaptativa) (Fox *et al.*, 1995). Por ejemplo Fox *et al.*, (1995) encontraron que cuando *Stator limbatus* se desarrolla sobre un hospedero diferente a aquel en que se desarrollo su madre, la sobrevivencia de la progenie se reduce y tiempo de desarrollo se incrementa.

Aun cuando las respuestas evolutivas se presentan después de un largo período de tiempo en los individuos de una población como producto de la selección natural, estas se ven fuertemente determinadas por la variación genética disponible, la dirección y la magnitud de la selección. En este caso los efectos maternos puede tener implicaciones importantes en la evolución de respuestas adaptativas (Riska, 1991 en Fox *et al.*, 1995), como por ejemplo el uso y desempeño sobre plantas de alimentación.

Los mecanismos por los cuales los efectos maternos son

transmitidos a través de las generaciones, varían entre caracteres y tasas (Mousseau y Dingle, 1991). Esto debido principalmente a que la variación fenotípica en poblaciones naturales está influenciada por la variación genética entre los individuos y por la variación ambiental.

Generalmente los efectos maternos pueden resultar adaptativos en ambientes heterogéneos, y esto suele ser muy común en insectos (Mousseau y Dingle, 1991). Las plantas hospederas representan un recurso con una alta heterogeneidad espacial y temporal, tanto en la calidad como en la disponibilidad que ofrecen a los insectos fitófagos (Masseau y Dingle, 1991). Estudios anteriores en los que se ha examinado la evolución en los patrones del uso que hacen los insectos de sus hospederos, se ha encontrado una gran variación genética entre y dentro de las poblaciones en la preferencia del hospedero, dicha variación es la que les permite adaptarse a diversos ambientes (Futuyma y Peterson, 1985; Via, 1990).

Existen algunos trabajos con brúquidos en los que se ha estimado como los efectos maternos influyen sobre el desempeño de la progenie. Por ejemplo, Credland (1987) observó que cuando se cambia de hospedero a *Callosobruchus maculatus* su fecundidad se reduce y el tiempo de desarrollo se incrementa durante la primera generación. En las generaciones subsecuentes la fecundidad aumenta y el tiempo de desarrollo disminuye. Por otro lado, Fox *et al.* (1995) encontraron que el éxito de la progenie de *Stator limbatus* (en términos de número de huevos ovipositados, tiempo de desarrollo y sobrevivencia) es mejor cuando se desarrollan sobre el mismo hospedero en el que se había desarrollado su madre por varias generaciones (a esto le llamaron, aclimatación de las larvas para un mejor desempeño), lo cual no ocurrió cuando las larvas se colocaron sobre hospederos nuevos, donde la fecundidad y sobrevivencia se reducen y el tiempo de desarrollo se incrementa.

Los primeros trabajos en los que se estimó el desempeño de insectos herbívoros, se emplearon como hospederos plantas de importancia agrícola como maíz, frijol y algunas crucíferas (Gould, 1983; Shuichi y Naota, 1993). El objetivo general de estos estudios fue obtener plantas resistentes al ataque de los herbívoros con

finés de control biológico (Via 1990; Ke y McPherson, 1993). Mediante una manipulación de la morfología y/o la química de la planta hospedera o de alguna parte de esta (hojas, semillas, frutos, etc.,). De esta manera se evaluaba el efecto de la variación en dichas características de las plantas sobre algunos parámetros de historia de vida de los herbívoros (Cardona y Posso, 1987). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han realizado comparando el desempeño de los insectos cuando se desarrollan en diferentes especies de plantas hospederas. Sin embargo, estudios en los que se ha evaluado el efecto de la variabilidad intraespecífica sobre el desempeño de insectos herbívoros son escasos.

En México, la mayoría de los trabajos realizados con brúquidos que se alimentan de leguminosas de importancia agrícola como el frijol, han utilizado básicamente como hospedero semillas de diferentes variedades cultivadas y silvestres de *Phaseolus vulgaris*. Entre estos trabajos se encuentran el de Cardona y Posso (1987), Ramírez (1991) y Ortega (1987) quienes evaluaron la sobrevivencia y el tiempo de desarrollo de *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus* sobre semillas de diferentes variedades de *Phaseolus vulgaris*. Las semillas utilizadas como hospederos presentaban diferente grado de domesticación y diferente concentración de compuestos químicos (en particular arcelina). En general, los resultados que obtuvieron muestran que las variedades silvestres son más resistentes al ataque de brúquidos que las semillas de las variedades cultivadas.

En México, existen cuatro subespecies de *Phaseolus coccineus*: *P.c.coccineus*, *P.c. darwiniauns*, *P.c. formosus* y *P.c.glabellus* (Delgado 1988), en las que se ha documentado la variación morfológica como resultado del proceso de domesticación (Vandrebrought, 1979; Delgado, 1988; Evans, 1993)

P. coccineus a pesar de su amplia distribución en México, y de que proporciona un sistema ideal para el estudio del efecto de la variación intraespecífica en la interacción planta-herbívoro, no existen trabajos en los que se haya evaluado cómo esta variabilidad en las características fenotípicas y químicas de *P.coccineus* producto de la selección artificial, afecta su interacción con los

insectos que se alimentan de las hojas y semillas de esta especie.

En este contexto, el objetivo de este trabajo fue evaluar el desempeño de *Z. subfasciatus* sobre tres subespecies de *P. coccineus* (*P. c. coccineus*, *P. c. darwinianus*, *P. c. formosus* esta última de dos localidades diferentes, Cuernavaca y Tlalpan), en dos generaciones sucesivas. Ahora bien si como resultado indirecto del proceso de domesticación las subespecies de plantas cultivadas de *Phaseolus coccineus*, proporcionan un recurso de mejor calidad para *Zabrotes subfasciatus*, entonces se vera reflejado en un mejor desempeño.

La decisión de trabajar con dos poblaciones de *Phaseolus coccineus formosus*, se debe a que las semillas a pesar de ser de la misma subespecie (Delgado *com.per*) presentan una gran variación en contenido de nitrógeno, tamaño y forma de las semillas (Benrey *et al.*, 1996).

MÉTODOS

Obtención de semillas

En el laboratorio se realizaron experimentos con semillas de tres subespecies de *Phaseolus coccineus* provenientes de poblaciones silvestres y cultivadas. Las semillas de poblaciones cultivadas (*P.c.coccineus* y *P.c. darwinianus*) fueron colectadas durante los últimos cuatro meses de 1994, en Xochimilco, D.F y en Cuetzalan, Puebla respectivamente. Las semillas de poblaciones silvestres (*P.c.formosus*) se colectaron entre enero y marzo de 1995 en Cuernavaca, Morelos y en el Bosque de Tlalpan, D.F. (Figura 3).

Antes de iniciar los experimentos en el laboratorio, las semillas colectadas en el campo se limpiaron (sacándolas de las vainas y quitándoles el exceso de tierra) y se almacenaron en el refrigerador durante 5 días a una temperatura de entre 4 y 6°C, con la finalidad de eliminar cualquier organismo que pudiera provocar una infestación indeseable.

Cultivo de *Tabrores subfasciatus*

Para iniciar el cultivo se emplearon como pies de cría, brúquidos provenientes de semillas obtenidas en Oaxaca, Guerrero y Morelos. El criterio para seleccionar brúquidos de estos tres estados fue que todos pertenecen a la misma especie y además por que son muy abundantes.

Una vez que los brúquidos emergieron de las semillas, se procedió a mezclar los individuos y a cambiarlos a frijol común *Phaseolus vulgaris* (negro) con el propósito de estandarizar el medio de cultivo y mantener a la colonia sobre una especie distinta de la que se utilizaría en la fase experimental.

Los cultivos se mantuvieron en frascos de vidrio con capacidad aproximada de 1800 ml. Cada frasco contenía un kilogramo de frijol negro y fue infectado con aproximadamente 1 cm³ de brúquidos que se obtuvieron del pie de cría.

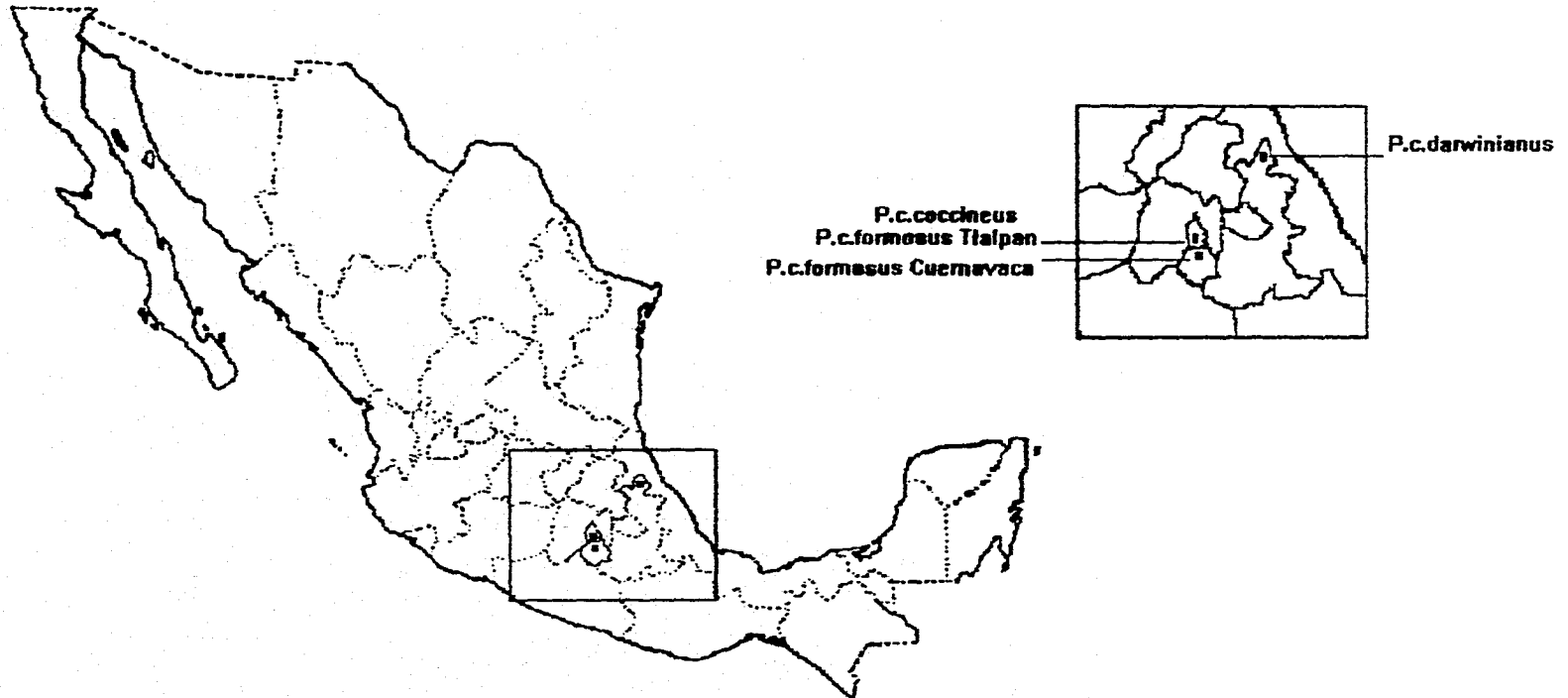


Figura 3.- Ubicación de los sitios de colecta de semillas de las tres subespecies de *Phaseolus coccineus*.

Después de que los adultos ovipositaron por un período de cinco días, se sacaron y se pusieron en otro frasco con semillas limpias, manteniéndolos en el insectario bajo condiciones controladas (fotoperiodo de 16 horas luz y 8 oscuridad, temperatura entre 28 y 30°C y humedad entre 68 y 70%). El propósito de separar los brúquidos de las semillas fue para evitar que se mezclaran hijos con padres.

Cabe resaltar que en este trabajo cuando se iniciaron los experimentos de efecto de la subespecie sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*, los brúquidos habían pasado dieciseis generaciones sobre el cultivo estándar (*Phaseolus vulgaris*).

Desempeño de *Zabrotes subfasciatus*

Se evaluó el desempeño de *Z. subfasciatus* sobre las tres subespecies de *P. coccineus* (*P. c. coccineus*, *P. c. darwinianus*, *P. c. formosus* (Cuernavaca) y *P. c. formosus* (Tlalpan) en dos generaciones sucesivas. Específicamente se determinó el efecto de la subespecie sobre:

- 1) número de huevos que ovipositan las hembras de *Z. subfasciatus*.
- 2) número de individuos que emergen de cada semilla.
- 3) tiempo de desarrollo (i.e. tiempo que transcurre desde que la hembra pone el huevo hasta que emerge el adulto).
- 4) sobrevivencia (número de individuos emergidos/número de huevos totales ovipositados).
- 5) proporción sexual de los adultos emergidos.
- 6) tamaño de los individuos emergidos.

El diseño experimental consistió en colocar 5 semillas de la subespecie (tratamientos) en un vaso de plástico de 70 ml, teniendo un total de 20 vasos para cada una de las subespecies. Posteriormente en cada vaso se introdujo una hembra y un macho de tres días de edad, tomados al azar del cultivo. Los vasos se acomodaron aleatoriamente en una charola dentro de la incubadora bajo condiciones de luz, temperatura y humedad controladas (iguales a las del cultivo). Después de cinco días se extrajeron los adultos, se colocaron en cápsulas de gelatina y se guardaron en el refrigerador para ser medidos posteriormente. Se registró el número

de huevos ovipositados en cada semilla y las semillas se colocaron en forma individual en cajas de plástico las cuales se mantuvieron en la incubadora. Después de 20 días, y hasta que dejaron de emerger los brúquidos, se registró la fecha de emergencia de cada uno de los brúquidos, el sexo y número total de los individuos emergidos por semilla.

De los organismos emergidos de la primera generación (F1) se eligieron al azar hembras y machos no emparentados de tres días de edad, y se colocaron en vasos de plástico con cinco semillas, repitiendo el procedimiento anterior para de esta manera obtener la segunda generación F2. Finalmente los insectos se guardaron en cápsulas de gelatina y se metieron en el refrigerador para ser medidos posteriormente (Fig.4).

Como índice de tamaño se utilizó el largo del cuerpo de los brúquidos (desde donde empieza la cabeza hasta donde termina el abdomen), esto se hizo con un microscopio de disección OLYMPUS B061 el cual tiene un ocular con reglilla integrada, se midieron aproximadamente 6000 individuos.

Se utilizó el mismo procedimiento con todos los brúquidos que emergieron de las tres subespecies y de esta manera se obtuvieron los parámetros de desempeño antes mencionados .

Los resultados de este experimento se analizaron mediante análisis de varianza considerando a la subespecie como fuente de variación y el número de huevos ovipositados, tiempo de desarrollo, número de individuos emergidos, proporción sexual y tamaño como variables dependientes, también se realizó un análisis de comparación de medias con la prueba de T-Sidak (SAS, Institute, 1988).

Los valores de los parámetros de sobrevivencia y proporción sexual, se transformaron previamente obteniendo el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción (Zar, 1974; Crawley, 1993).

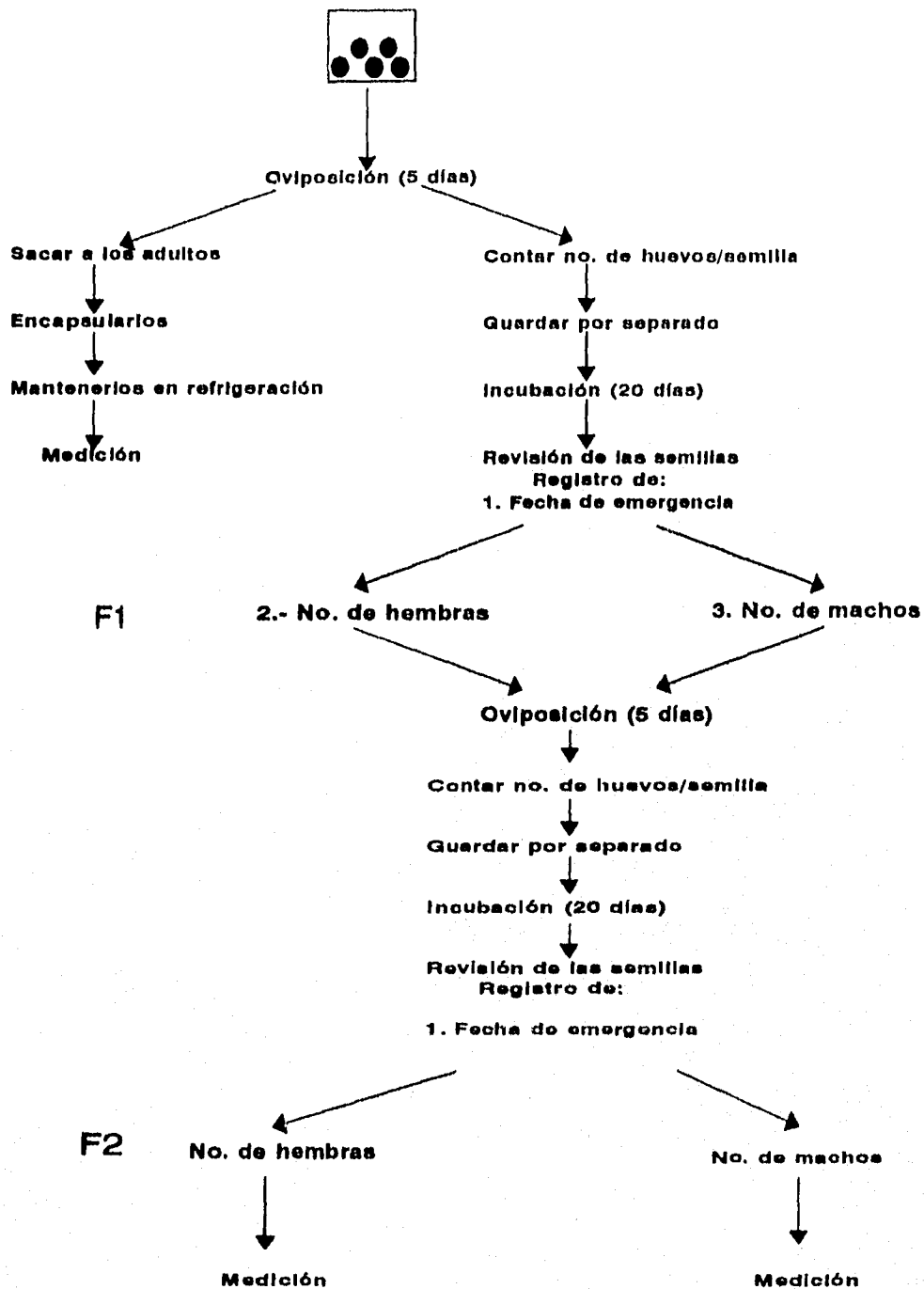


Figura 4.- Diseño experimental utilizado para estimar el desempeño de *Zabrotes subfasciatus* sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus* en dos generaciones sucesivas.

RESULTADOS

Debido a la gran cantidad de información obtenida, para facilitar la descripción de los resultados, estos se muestran por generación, y se describe brevemente lo que se obtuvo para cada uno de los parámetros estimados.

De aquí en adelante cada vez que se refiera a *Phaseolus coccineus coccineus* la notación será (P.c.c), para *P.c. darwinianus* (P.c.d) y para *P.c. formosus* (P.c.f de Tlalpan o de Cuernavaca).

En la gráficas los resultados de P.c.f.c se refiere a P.c.f de Cuernavaca, y los de P.c.f.t a P.c.f de Tlalpan.

Primera generación (F1)

Se encontró que no hay un efecto estadísticamente significativo de la subespecie, sobre el número de huevos que los brúquidos ovipositan ($F_{(3,791)} = 1.94$; $P = 0.1211$) (Fig.5a)

Se encontraron diferencias significativas en el número total de individuos que emergieron, ($F_{(3,791)} = 9.09$; $P < 0.0001$), registrándose un mayor número de individuos emergidos de semillas de plantas de P.c.d y P.c.f. de Tlalpan, en comparación con semillas de las plantas de P.c.c y P.c.f. de Cuernavaca (Tabla 3, Fig. 5b).

El tiempo de desarrollo de los brúquidos sobre semillas de P.c.f. de Cuernavaca y P.c.f. de Tlalpan fue significativamente mayor ($F_{(3,469)} = 78.28$; $P < 0.001$) que en semillas de plantas cultivadas (P.c.c y P.c.d) (Tabla 3, Fig.5c).

En cuanto a la sobrevivencia se observo una tendencia similar a lo observado en el número total de individuos que emergieron de cada subespecie, ($F_{(3,381)} = 5.27$; $P < 0.005$), registrándose una mayor sobrevivencia en semillas de plantas de P.c.d y P.c.f. de Tlalpan, en comparación con semillas de las plantas de P.c.c y P.c.f. de Cuernavaca (Tabla 3) (Fig. 5d).

Para la proporción sexual, estimada mediante la proporción de hembras emergidas no se encontró un efecto significativo de la subespecie ($F_{(3,144)} = 0.56$; $P = 0.6414$), (Tabla 3, Fig. 5e).

Finalmente se encontró un efecto significativo de la subespecie sobre el tamaño de las hembras que emergen de las semillas ($F_{(3,262)} = 9.20$; $P < 0.0001$) y sobre el tamaño de los machos

($F_{(3,292)}=13.50$; $P<0.0001$) que emergen de las semillas.

Los individuos que emergen de semillas de plantas cultivadas (*P.c.c* y *P.c.d*) son significativamente más grandes que los que emergen de semillas de plantas silvestres (Tabla 3 y Fig. 5f).

Tabla 3.- Valores de los parámetros de la historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* en tres subespecies de *Phaseolus coocineus* en dos generaciones. Los valores corresponden a la media de cada parámetro y los valores entre parentesis () al error estándar. La F y P corresponde a los valores obtenidos en el análisis de varianza.

Parámetro	Generación	P.c.c	P.c.d	P.c.f.c	P.c.f.t	F	P
Número de huevos	F1	3.42 (.20)	3.64 (.21)	3.011 (.23)	3.71 (.21)	1.94	n.s.
	F2	5.39 (.26)	7.55 (.26)	4.81 (.26)	5.94 (.26)	19.5	<0.001
Número de individuos emergidos	F1	1.26 (.11)	1.71 (.12)	1.01 (.13)	1.81 (.12)	9.09	<0.0001
	F2	3.12 (.20)	5.40 (.20)	2.95 (.20)	4.09 (.20)	30.39	<0.0001
Tiempo de desarrollo (días)	F1	28.29 (.10)	27.30 (.10)	29.43 (.13)	29.32 (.10)	78.28	<0.001
	F2	28.51 (.09)	27.70 (.08)	29.52 (.09)	28.68 (.08)	65.78	<0.0001
Sobrevivencia (número de adultos emergidos /número de huevos)	F1	0.5682 (0.028)	0.632 (0.028)	0.594 (0.023)	0.695 (0.027)	5.27	0.0050
	F2	0.69 (.0008)	0.81 (.0008)	0.76 (.0008)	0.82 (.0008)	4.82	0.0250
Proporción sexual (hembras/total)	F1	0.482 (.035)	0.482 (.03)	0.534 (.041)	0.464 (0.036)	0.56	n.s.
	F2	0.487 (.028)	0.469 (.02)	0.468 (.028)	0.463 (0.028)	0.14	n.s.
Tamaño hembras (mm)	F1	3.59 (.024)	3.64 (.020)	3.521 (.025)	3.50 (.024)	9.20	<0.0001
	F2	3.64 (.016)	3.65 (.014)	3.505 (.024)	3.45 (.022)	92.35	<0.0001
Tamaño machos (mm)	F1	2.83 (.018)	2.95 (.014)	2.82 (.018)	2.85 (.010)	13.50	<0.0001
	F2	2.94 (.010)	2.92 (.011)	2.73 (.021)	2.86 (.016)	36.76	<0.0001

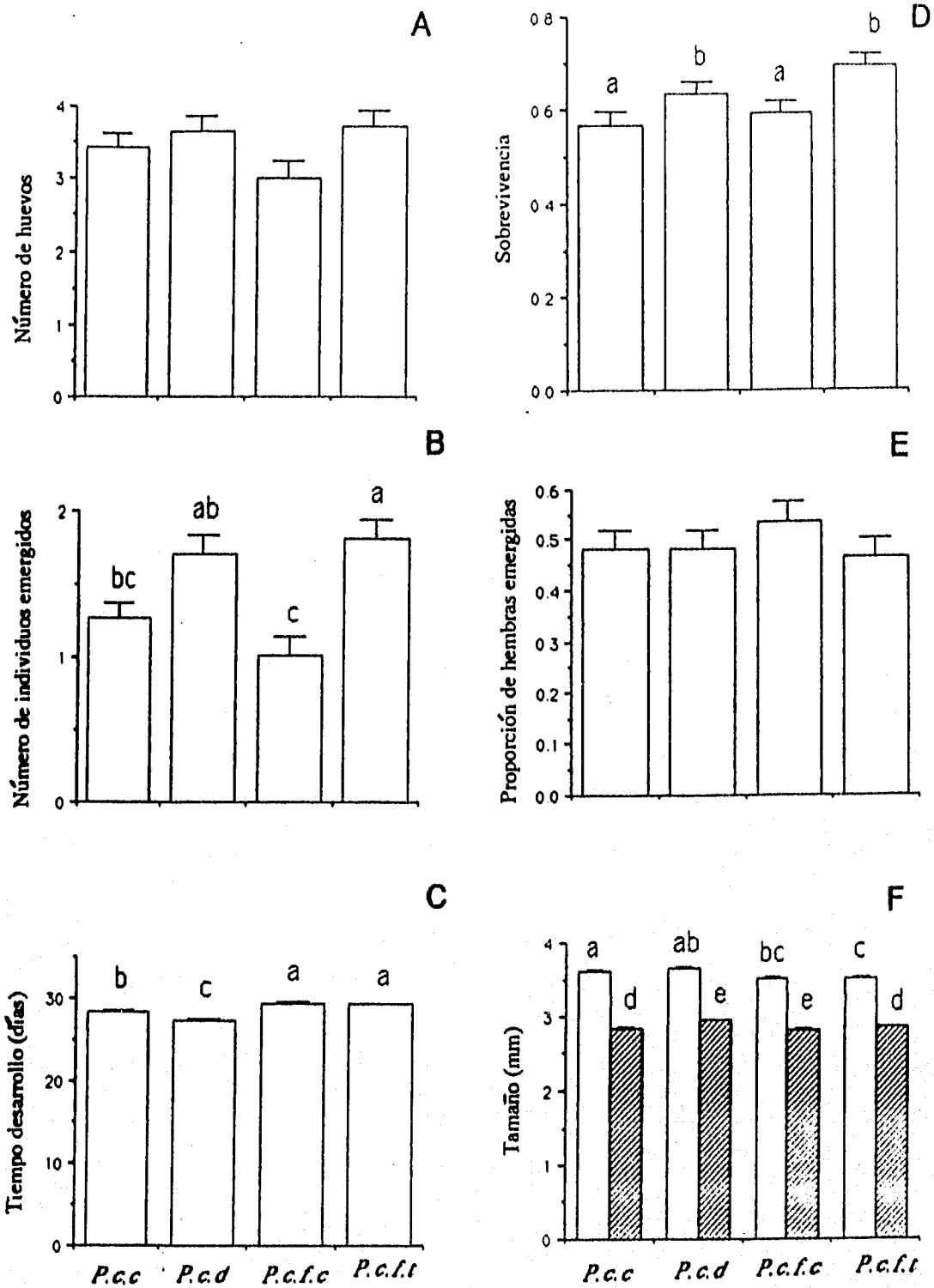


Figura 5.- Valores promedio en los parámetros de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus* para la primera generación (F1). Las líneas verticales representan el error estándar y las diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0.01$).

Segunda generación (F2)

En esta generación se encontró, un efecto estadísticamente significativo de la subespecie ($F_{(3,835)}=19.5$; $P<0.001$) en el número de huevos que los brúquidos ovipositan sobre las tres subespecies. En promedio el mayor número de huevos se registró en semillas de *P.c.d* (Tabla 3) el cual difiere significativamente de las otras dos subespecies. El menor número de huevos se registró sobre semillas de la subespecie *P.c.f.* de Cuernavaca (Fig. 6a).

Asimismo, se encontraron diferencias significativas en el número total de individuos que emergen por semilla ($F_{(3,835)}=30.39$; $P<0.0001$). En promedio se registró un mayor número de individuos que emergieron de las semillas de *P.c.d*, seguido por los de las semillas de *P.c.f.* de Tlalpan y finalmente por los que emergieron de semillas de *P.c.c* y *P.c.f.* de Cuernavaca, esta últimas no difirieron significativamente (Tabla 3, Fig. 6b).

El tiempo de desarrollo, sobre semillas de *P.c.f.* de Cuernavaca (silvestre) fue significativamente mayor que en las semillas de *P.c.c* y *P.c.d* (cultivadas) y de *P.c.f.* de Tlalpan (silvestre) ($F_{(3,680)}=65.39$; $P<0.0001$), (Tabla 3). El menor tiempo de desarrollo se registro sobre semillas de *P.c.d* (Fig. 6c)

Con respecto a la sobrevivencia en semillas de *P.c.d* y *P.c.f.* de Tlalpan y *P.c.f.* de Cuernavaca el número de individuos que sobrevive fue significativamente mayor ($F_{(3,173)}=4.82$; $P<0.0025$) en comparación con el registrado en semillas de *P.c.c* (Tabla 3, Fig. 6d).

No se encontró un efecto significativo de la subespecie sobre la proporción de hembras emergidas de las semillas ($F_{(3,164)}=0.14$; $P=0.93$), (Fig. 6e).

Finalmente se encontró que existe un efecto significativo de la subespecie sobre el tamaño de las hembras ($F_{(3,715)}=92.35$; $P=0.0001$) y de los machos ($F_{(3,715)}=36.76$; $P=0.001$) (Tabla 3). Los individuos que emergen de semillas de las plantas cultivadas (*P.c.c* y *P.c.d*) son significativamente más grandes, que los que emergen de semillas de plantas silvestres (*P.c.f.* de Cuernavaca y *P.c.f.* de Tlalpan) (Tabla 3, Fig. 6f).

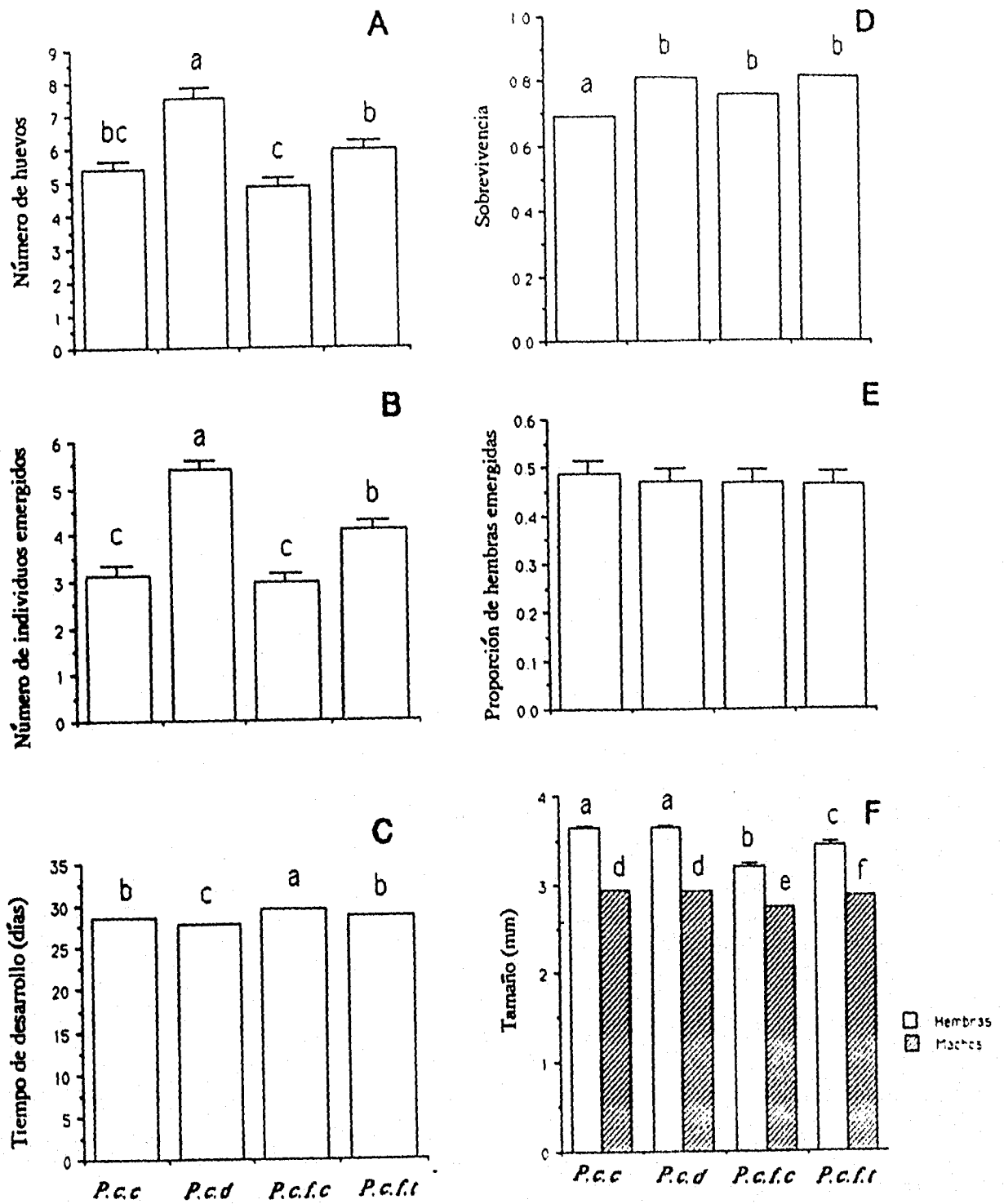


Figura 6.- Valores promedio en los parámetros de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus* para la segunda generación (F2). Las líneas verticales representan el error estándar y las diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0.01$).

Efecto Intergeneracional

Para determinar si existe un efecto de la generación sobre el desempeño de *Z. subfasciatus* y como cambia este de una generación a otra, se realizó un análisis de varianza de una vía con el paquete estadístico STATISTICA (4.3) considerando a la generación como fuente de variación y los atributos de histosria de vida como variables dependientes.

Los resultados muestran, que existe un efecto significativo de la generación sobre el número de huevos que ovipositan los brúquidos, número de individuos que emergen, tiempo de desarrollo y sobrevivencia (Tabla 4, Figs. 7-10). La tendencia general es que para número de huevos, número de individuos que emergen y sobrevivencia, aumenta de una generación a otra y con respecto al tiempo de desarrollo este se mantiene o disminuye.

No se observó ningún efecto de la generación en cuanto a la proporción de hembras emergidas de las semillas (Tabla 4, Fig.11).

Sin embargo, hembras emergidas de semillas cultivadas (*P.c.c* y *P.c.d*) son de mayor talla en la segunda generación, mientras que hembras emergidas de semillas silvestres (*P.c.f.* de Cuernavaca y *P.c.f.* de Talpan) disminuyen en tamaño de una generación a otra ($F_{(3,977)}=48.56$, $P<0.00008$) (Fig. 12).

El mismo patrón se observó para los machos ($F_{(3,977)}=24.57$, $P<0.000001$) (Fig. 13).

En resumen se encontró que el desempeño (evaluado en términos de la sobrevivencia y tiempo de desarrollo) de *Zabrotes subfasciatus* es más alto sobre semillas de *Phaseolus coccineus darwinianus* (*P.c.d*) y *P.c. formosus* de Tlalpan, en comparación con las semillas de *P.c.coccineus* (*P.c.c*) y *P.c.formosus* de Cuernavaca.

Asimismo, los resultados muestran que el desempeño de los brúquidos durante la primera generación es bajo (*i.e.* tiempo de desarrollo largo y baja sobrevivencia) en comparación con lo obtenido para la segunda generación donde los valores de la mayoría de los parámetros estimados se incremento y el desempeño fue más alto (menor tiempo de desarrollo y mayor sobrevivencia).

Tabla 4.- Resultados del análisis de varianza del efecto de la generación sobre algunos parámetros de la historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* ($P < 0.01$).

Parámetros	F	P
No. de huevos	205.33	<0.0001
No. de individuos que emergieron	411.15	<0.0001
Tiempo de desarrollo	1083.4	<0.0001
Sobrevivencia	3393.3	<0.0000
Proporción sexual (hembras/total)	0.4440	0.5070
Tamaño de hembras	15.56	<0.0000
Tamaño de machos	0.0653	0.7980

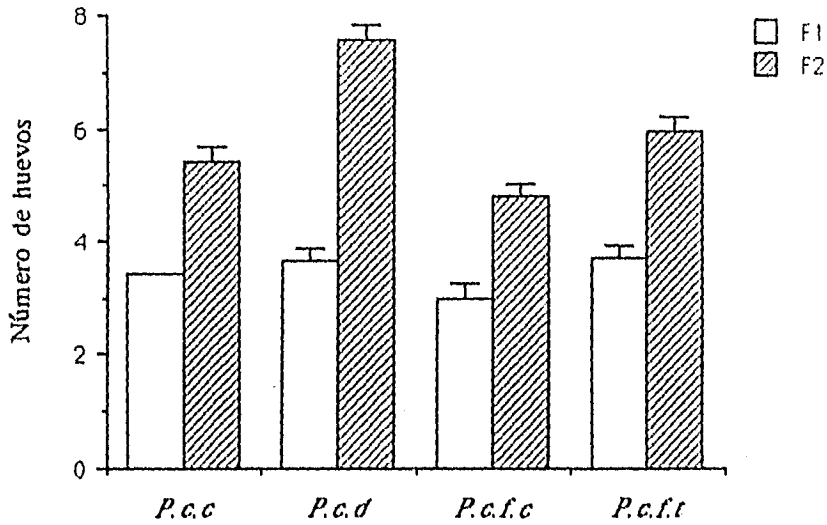


Figura 7.- Número de huevos ovipositados por Zabrotes subfasciatus sobre tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

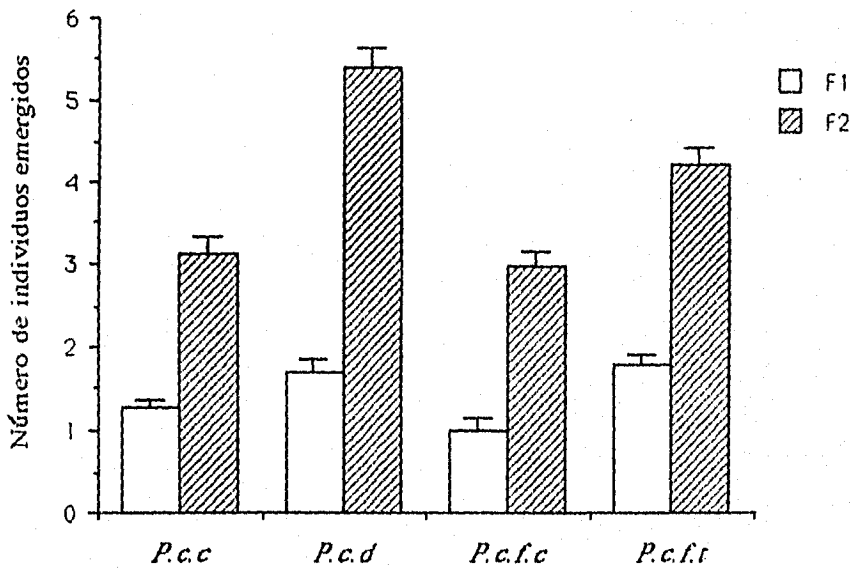


Figura 8.- Total de individuos emergidos en tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

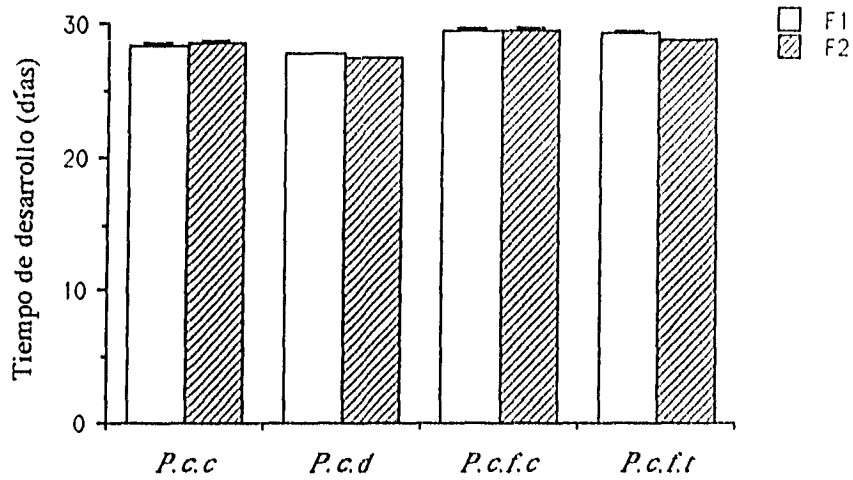


Figura 9.- Tiempo de desarrollo de Zabrotes subfasciatus sobre tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

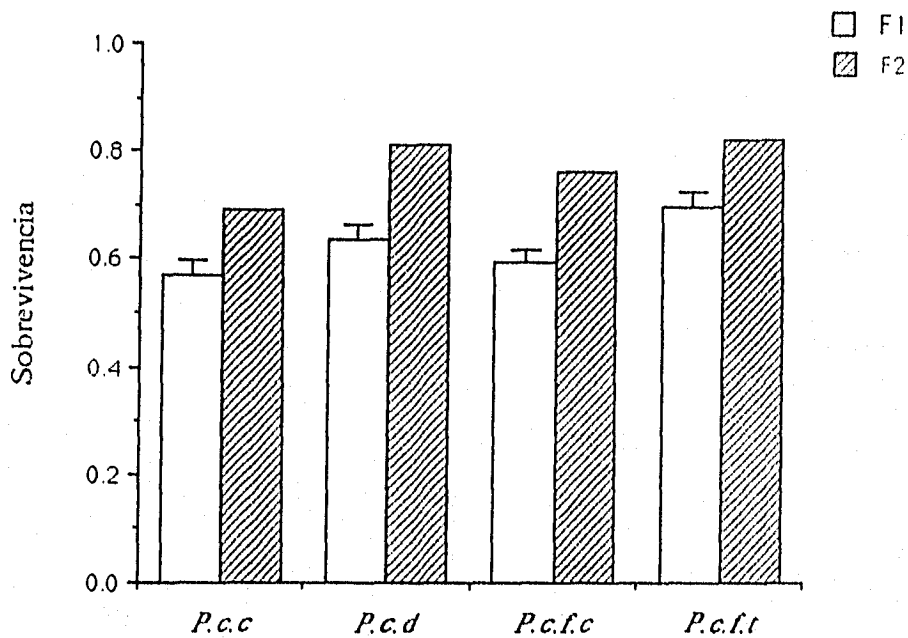


Figura 10.- Sobrevivencia de Zabrotes subfasciatus en tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

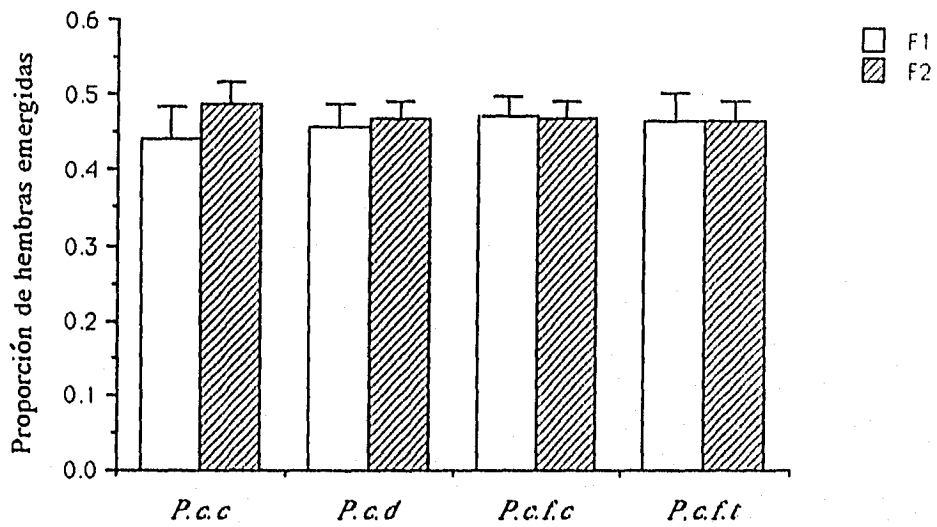


Figura 11.- Proporción de hembras de Zabrotes subfasciatus emergidas de tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

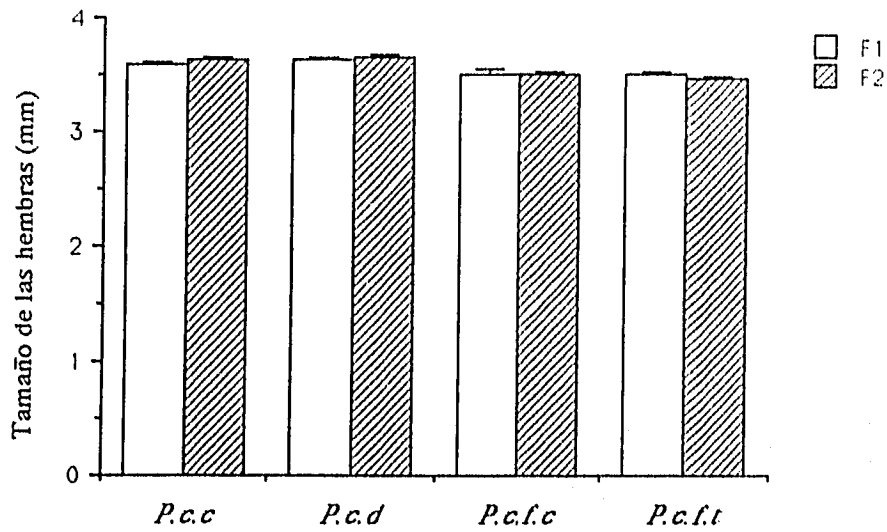


Figura 12.- Tamaño de las hembras de Zabrotes subfasciatus emergidas de tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

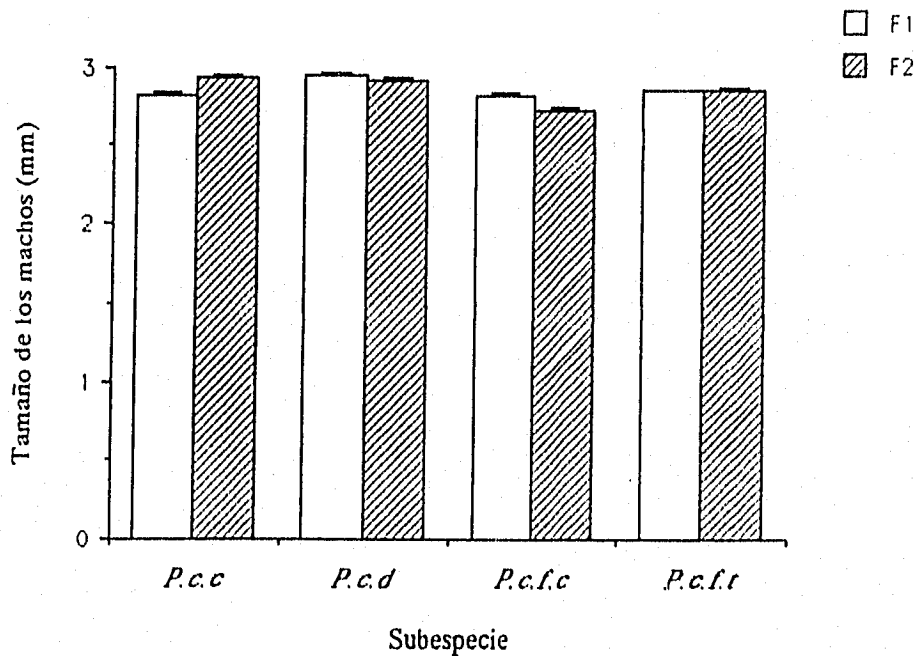


Figura 13.- Tamaño de machos de Zabrotes subfasciatus emergidos de tres subespecies de Phaseolus coccineus en dos generaciones sucesivas. Las líneas verticales representan el error estándar.

DISCUSION

Los resultados reportados en este trabajo apoyan parcialmente la predicción de que el desempeño de los brúquidos es mejor en las semillas de "mejor calidad" (más grandes y nutritivas y con menor concentración de compuestos químicos). Las subespecies en las que se desarrollaron mejor los brúquidos fueron una cultivada *P.c.d* -la cual presenta las características descritas como favorables- y una variedad silvestre *P.c.f* población de Tlalpan la cual aparentemente no brindaría buenas condiciones para el desempeño de estos insectos.

Una característica en común de las dos subespecies antes descritas que puede explicar el mejor desempeño de los brúquidos es la calidad nutritiva de la semilla evaluada en términos de la concentración de nitrógeno y fósforo. Un análisis de contenido de nitrógeno y fósforo realizado sobre estas semillas muestra que dichos elementos son mayores en semillas de *P.c.d* y *P.c.f*. que en semillas de *P.c.c*. (Benrey *et al.*, 1996). Se sabe que el nitrógeno es un elemento esencial para el crecimiento de los insectos y que una deficiencia de éste puede causar una alta mortalidad en los estadios juveniles (Wright, 1978 en Cano Santana, 1987).

Con respecto a la calidad nutritiva de la planta quedan varias preguntas por responder, entre ellas: ¿Son efectivamente las concentraciones de nitrógeno y fósforo en las semillas, las que determinan el buen desempeño de los brúquidos, o es una combinación de varios factores entre ellos un menor concentración de metabolitos secundarios tóxicos para los herbívoros, contenido de agua, dureza de la testa, etc?. Para responder estas preguntas es necesario hacer un análisis químico y bromatológico de las semillas de cada una de las subespecies.

La información que se tiene con respecto a la composición química de las semillas de estas tres subespecies es escasa (Benrey *et al.*, 1996). Se ha propuesto que las semillas de plantas silvestres de *P.c. formosus* tienen más variaciones y mayores concentraciones de flavonoides que las subespecies cultivadas *P.c.coccineus* y *P.c.darwinianus* (Lindig y Espinosa, 1996). Sin embargo, los efectos que estos compuestos producen sobre el

desempeño de los brúquidos aún se desconoce.

Para otras especies de leguminosas de importancia económica como *Phaseolus vulgaris*, se sabe que entre plantas de variedades silvestres y cultivadas existe una gran variación tanto en la morfológica como en la composición química; las semillas de plantas silvestres tienen mayor concentración de arcelina, canavina, saponinas y compuestos cianogénicos (Gepts, 1990; Koenig et al., 1990; Mendoza et al., 1990), los cuales pueden ser tóxicos para los herbívoros que se alimentan de estas semillas. En brúquidos se conoce que la composición química y las características de las semillas (e.g. tamaño, color, etc.) son determinantes para su preferencia y desempeño. Por ejemplo, Cardona y Posso (1987) trabajaron con semillas de frijol cultivado *Phaseolus vulgaris*, alterando la concentración de arcelina, que es una proteína que confiere resistencia a las semillas ante el ataque de brúquidos en particular de *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus*. Estos autores encontraron que la emergencia de adultos criados en semillas con altas concentraciones de arcelina se reduce significativamente; el tiempo de desarrollo de los brúquidos que logran sobrevivir se alargo y la progenie resultante presenta tamaño y peso reducido. También encontraron que en semillas con altas concentraciones de arcelina, las colonias de los insectos no pueden desarrollarse y después de dos generaciones desaparecen. Por otro lado, Angarad et al., (1979) encontraron que los compuestos químicos y las características de las semillas de *Vigna unguiculata* influyen en la preferencia y desempeño de *Callosobruchus maculatus*. En particular, señalan que el número de huevos ovipositados depende de la presencia de proteasas y de compuestos inhibidores de la tripsina, así como de la textura y dureza de la testa de las semillas. Observaron que a pesar de que los brúquidos ovipositaban en las semillas, las larvas no lograban atravesar la testa para introducirse a la semilla, o bien ya en su interior debido a la presencia de proteasas no se podían alimentar y morían.

En *Zabrotes subfasciatus* observamos un comportamiento que puede interpretarse en el mismo contexto. La sobrevivencia de los brúquidos (número de huevos adultos emergidos/ número de huevos

ovipositados) fue diferente entre las distintas subespecies lo cual podría sugerir que algunas de las larvas no lograron penetrar en la semilla, ya sea por alguna característica física de la misma como la dureza de la testa o bien, que estando dentro murieron por efecto de algún compuesto químico o por no tener un sistema enzimático que les permitiera digerir y utilizar el recurso adecuadamente.

Otro de los factores físicos de las semillas que afecta el desempeño de los brúquidos es el tamaño de las mismas ya que este se correlaciona con el tamaño de los individuos que emergen de estas. Cipollini y Stiles (1991) y Mitchell (1983) encontraron que cuando *Acanthoscelides obtectus*, *Callosobruchus maculatus* y *C. chinensis* se desarrollaban sobre semillas grandes, la progenie que emergía de las semillas fue de mayor tamaño y presentaba una mayor fecundidad, en comparación con los que emergían de semillas pequeñas.

Para muchos insectos (lepidópteros, himenópteros, etc.) se ha reportado una relación positiva entre el tamaño de la hembra y el número de huevos que oviposita (Benrey, 1993; Visser, 1994). Para *Zabrotes subfasciatus* en un experimento previo del cual no se presentaron resultados aquí encontramos que también existe una relación positiva entre el tamaño de la semillas y la fecundidad de las hembras. Sin embargo, en los resultados de este trabajo para dos generaciones sucesivas, encontramos a pesar de que el tamaño promedio de las hembras que emergen de semillas cultivadas fue mayor que el de las hembras que emerge de semillas silvestres durante la primera generación (F1), no pusieron más huevos para la segunda generación (F2). Es decir, las hembras de *Z. subfasciatus* de la F1 que emergieron de semillas de *P. coccineus formosus* de Tlalpan a pesar de ser significativamente más pequeñas que las hembras emergidas de *P.c. coccineus* no difirieron significativamente en su fecundidad (número de huevos ovipositados en la F2).

Otro hallazgo del presente estudio fue que el desempeño de *Zabrotes subfasciatus* de una generación a otra cambia. En la primera generación cuando se realizó el cambio de hospedero (i.e de *Phaseolus vulgaris* a las diferentes subespecies de *P. coccineus*) el desempeño de los brúquidos fue bajo con respecto a la segunda generación; estos resultados coinciden con lo reportado para otras

especies de brúquidos, *Callosobruchus maculatus* (Credlan, 1987) y *Stator limbatus* (Fox, et al., 1995).

En la segunda generación se encontraron diferencias significativas tanto en el número de huevos ovipositados como en el número de individuos que emergen de las semillas. Se observó que en las semillas de las subespecies (*P.c.d* y *P.c.f.* de Tlalpan) donde ovipositaron mayor número de huevos también emerge un mayor número de individuos, esto de alguna manera sugiere que organismos que emergieron de la F1 han heredado a la progenie la habilidad de alimentarse del recurso del cual disponen y es lo que observamos en la F2 como un desempeño más alto. Sin embargo, para poder confirmar esto tendríamos que hacer el mismo experimento durante varias generaciones, esperando encontrar que a medida que transcurren las generaciones el número de huevos que las hembras ovipositan fuera igual o muy parecido al número de individuos que emergen, esto como resultado de un proceso de adaptación al hospedero como lo reporta Fox, et al. (1995).

Si los efectos maternos actúan sobre el fenotipo de la progenie, de tal forma que le permite adaptarse al hospedero utilizando el recurso de que disponen, aprovechándolo al máximo y heredando esta habilidad a la siguiente generación, dichos efectos pueden tener implicaciones importantes en la evolución de respuestas adaptativas dando como resultado una ampliación en el ámbito de hospederos de los herbívoros (Mousseau y Dingle, 1991; Riska 1991 en Fox, et al., 1995).

La variación en los resultados de desempeño de una generación a otra, puede deberse también a una reducción en la variación genética, de tal forma que la cantidad de varianza genética en componentes de adecuación expresada en ambientes nuevos tiene efectos importantes sobre las adaptaciones de los organismos. Se ha reportado que a lo largo de algunas generaciones (en insectos de 10 a 16 generaciones dependiendo de la especie) en un ambiente predecible puede haber reducción en la varianza genética, pero en el momento en el que se cambia de hospedero, la varianza genética aumenta dando como resultado un incremento en los valores de heredabilidad (Tadeusz, 1995) y una reducción en el desempeño de los

organismos. Lo mismo pudo haber ocurrido con *Zabrotes subfasciatus* durante la primera generación, en la cual registramos un bajo desempeño, esto sugiere que como habían pasado 16 generaciones sobre *P. vulgaris* y después se les cambio de hospedero (diferentes subespecies de *P. coccineus*) se produjo un aumento en la varianza genética y una reducción en su desempeño. Sin embargo, para la segunda generación como el "ambiente" (tipo de semilla) fue el mismo que el de la generación anterior el desempeño se incrementó.

El incremento en el desempeño de los brúquidos en la segunda generación, también pudo deberse a la presión de selección ejercida por el hospedero. De tal manera que si lo reportado en otros trabajos como el Credlan (1987) con *Calosobruchus maculatus* y el de Fox, et al. (1995) con *Stator limbatus*, también se cumple con *Z. subfasciatus*, esperaríamos que a medida que transcurren las generaciones su desempeño fuera cada vez mejor y la varianza genética se fuera reduciendo, reflejándose en un mejor desempeño. Sin embargo, queda la duda de que tanto del desempeño de los brúquidos se puede explicar por su genética, por los efectos maternos y por el ambiente sobre el cual se desarrollan. Para esto sería necesario realizar experimentos para estimar la heredabilidad de los distintos componentes de historia de vida de los brúquidos.

Considero que existen varios puntos importantes a revisar en trabajos futuros, uno de ellos es dilucidar si los efectos maternos se rigen por una base bioquímica tal que le permite a la madre cambiar su conducta de oviposición dependiendo del ambiente en que se va a desarrollar su progenie (Mousseau y Dingle, 1991). Otra sería determinar si existen bases genéticas para la variación en el control materno. Estudios acerca de la genética y mecanismos bioquímicos que determinan los efectos maternos, nos permitirían entender un poco más acerca de la evolución de historias de vida en los insectos y la regulación genética de procesos bioquímicos cruciales para el desarrollo de los mismos, así como también conocer como influyen los efectos maternos en las estrategias adaptativas de los insectos y el manejo de poblaciones de insectos plagas.

Conclusión

Se encontró que el tipo de semilla (subespecie) tiene un efecto significativo sobre el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*. El desempeño es mejor (mayor sobrevivencia, mayor fecundidad y menor tiempo de desarrollo) sobre semillas provenientes de plantas de P.c.d. y P.c.f. población de Tlalpan, en comparación con semillas de plantas de P.c.c y P.c.f. población de Cuernavaca donde fue bajo. Las diferencias encontradas en los parámetros de desempeño estimados pueden deberse a características físicas y químicas de las semillas resultado directo del proceso de domesticación en *Phaseolus coccineus*.

PATRONES DE OVIPOSICION EN *Zabrotes subfasciatus*

INTRODUCCION

Para muchos insectos la elección del hospedero y por ende la selección del sitio de oviposición es una decisión crítica; esto es especialmente importante cuando la progenie no tiene la capacidad para cambiar de hospedero y por lo tanto, se tiene que alimentar de aquel elegido por la madre (Futuyma, *et al.*, 1984). En este sentido para un buen entendimiento de la fisiología, comportamiento, ecología e interacciones evolutivas entre los insectos y sus hospederos es preciso tener conocimiento de todos los factores que influyen en la conducta de oviposición y en las decisiones involucradas en la misma.

Para describir la conducta de elección que presentan los insectos ante un grupo de plantas hospederas se utilizan términos como: escoger, seleccionar, preferir o discriminar, los cuales son parámetros de comportamiento y sinónimos del término preferencia (Singer en Miller y Miller, 1986; Thompson, 1988). Preferencia se define como desviaciones del comportamiento al azar (Mackay y Singer, 1982), donde azar se refiere a la variación en el comportamiento de los insectos y no se relaciona con la variación entre las plantas (*i.e.*, ovipositan en unas plantas y en otras no). Por ejemplo, la probabilidad de que los insectos ovipositen en una planta determinada, puede variar dependiendo del estado fisiológico del insecto más que de la fenología de la planta y en este sentido, el comportamiento puede parecer azaroso. En contraste, si se tiene una planta A y una B, y encontramos que los mismos insectos, durante un mismo tiempo ovipositan más en la planta A que en la planta B, entonces decimos que el insecto prefiere A sobre B.

El término preferencia también puede ser utilizado cuando uno se refiere al comportamiento diferencial de un insecto por alguna parte o estructura particular de la planta (flores, frutos, semillas, etc.) o por plantas de una misma especie. Entonces

preferencia puede ser medida como la probabilidad relativa de aceptar plantas o estructuras que son encontradas y si la probabilidad de encuentro es igual (*i.e.*, densidades iguales de los hospederos), el insecto puede o no preferir algún hospedero en particular.

Además de las características intrínsecas del insecto como estado fisiológico, sexo, edad, etc. que afectan la preferencia de estos por alguna planta en particular, existen características físicas y químicas de la planta que afectan estas decisiones.

Dentro de las características físicas podemos incluir la fenología (Courtney, 1982; Messina, 1984), el color de la estructura sobre la cual se estima preferencia como flor, fruto semilla, etc. (Harris y Miller, 1982), forma de la hoja (Rausher y Papa, 1983), el tamaño de la planta o de la estructura (Prokopy y Owens 1978), estado nutricional (Myers, 1985), estrés (Lewis, 1984) y metabolitos secundarios (Feeny *et al.*, 1983). Además, también existen factores ambientales que afectan los patrones de oviposición y preferencia como la temperatura, humedad (Bell y Cardé, 1984) y la distribución espacial del hospedero (Root y Kareiva, 1984).

En insectos que se alimentan de semillas, la probabilidad de que estas sean utilizadas como sitios de oviposición depende de la selección de las hembras y de la aceptabilidad de las semillas (Singer, 1986). Es decir, depende de los factores que determinan el comportamiento discriminatorio del insecto lo cual da como resultado que en ciertas semillas haya más huevos ovipositados que en otras. Esta discriminación puede darse a nivel interespecífico e intraespecífico, a nivel de una planta (por ejemplo, entre hojas de una misma planta) y finalmente entre semillas individuales (Sánchez, 1995).

El componente conductual de selección es generalmente complejo y las causas para que se presente cierto patrón de oviposición son:

a) causas próximas, como la interacción del estado fisiológico del insecto con características de la planta tales como: señales químicas, morfológicas, calidad nutricional y con la variación ambiental e interacciones bióticas. Dentro de las interacciones bióticas se encuentra la discriminación con base en la ocupación

previa de la semilla por otros insectos, y en este caso el rechazo parece ser la norma si ya hubo una ocupación previa por otro individuo (Ofuya y Agele, 1989; Jones 1991). Otra interacción biótica que determina las tasas de oviposición esta dada por los efectos de un tercer nivel trófico, parásitos y parasitoides de los herbívoros (Jones, 1991; Thompson, 1988).

b) Causas ontogénicas, que incluyen todos los cambios en el desarrollo, como el aprendizaje (Turlings *et al.*, 1993). Por ejemplo en varias especies de parasitoides (himenópteros) se presenta la habilidad de modificar sus respuestas con base en experiencias anteriores de oviposición (Rausher y Papaj, 1983; Vet y Groenewold, 1990; Turlings *et al.*, 1993)

c) Causas últimas, que por una parte reflejan la acción de la selección natural o bien son determinadas por la historia evolutiva (filogenia).

Para estimar las preferencias de los insectos se han utilizado una gran variedad de técnicas, las cuales se seleccionan dependiendo de la conducta y ciclo de vida de los insectos. En insectos que localizan y seleccionan a su hospedero mediante el vuelo o caminando, la preferencia se ha estimado a través de parámetros como las tasas de aterrizaje en la planta hospedera (Rausher, 1978; Stanton, 1982), tasas de migración hacia algún hospedero en particular (Futuyma, *et al.*, 1984) o bien con tasas de oviposición (Singer, 1971, Ofuya y Agele, 1989; Waldvogel y Gould, 1991; Bailey y Smith, 1991; Cipollini y Stiles, 1991). Para estas últimas las plantas hospederas pueden ser ofrecidas a los insectos de manera simultánea (Tabashink *et al.*, 1981; Waldvogel y Gould, 1990) o secuencial (Singer, 1971).

Una de las formas más utilizadas para estimar preferencia es a través de las tasas de oviposición, éstas se han utilizado con varios grupos de insectos como lepidópteros, coleópteros y algunos himenópteros (Singer, 1971; Soberón, *et al.*, 1988; Benrey, 1993).

Factores que determinan la preferencia en brúquidos.

En insectos que se alimentan de granos como los brúquidos y los curculiónidos la preferencia se estima por medio de tasas de

oviposición, proporción de semilla consumida y/o porcentaje de semillas dañadas (Ortega, 1987; Credland y Dendy, 1992).

En estos insectos cuyas larvas no tienen la posibilidad de elegir al hospedero donde se van a desarrollar y la elección es siempre por parte de la hembra adulta, son varios los factores que afectan la elección por parte de las hembras. Por ejemplo, porcentaje de humedad, tamaño y curvatura de la semilla, textura y dureza de la testa, número de semillas disponibles en el momento de la oviposición, calidad nutritiva, y la cantidad y tipo de metabolitos secundarios presentes en las semillas (Mitchell, 1983; Thiery, 1982).

El contenido de humedad de la semilla tiene una influencia importante no sólo en el tiempo requerido por la larva para barrenar la semilla, sino también en la tasa de crecimiento después de que atraviesa la testa. Thiery (1982) reportó que una baja humedad relativa y una alta temperatura causan estrés en las larvas de *Acanthoscelides obtectus* por lo que la penetración de éstas a la semilla se reduce en más del 50% .

Otro factor importante en la preferencia por los sitios de oviposición, y que además está directamente relacionado con la sobrevivencia y la fecundidad de los organismos es el tamaño de la semilla. Mitchell (1975) encontró que el tamaño de la semilla de *Vigna* afecta la sobrevivencia de *Callosobruchus maculatus*, de tal forma que el número de individuos que sobrevive en semillas grandes es mayor en comparación con los que sobreviven en semillas pequeñas. Asimismo, encontró que el número de huevos ovipositados por semilla, varía dependiendo del tamaño de ésta. En semillas pequeñas el número máximo de huevos que pusieron los brúquidos fue hasta tres veces menor (2 vs 6) que en semillas grandes. En *Acanthoscelides obtectus*, Cipollini y Stiles (1991) observaron que en semillas grandes, el número de individuos que emergen es más alto, los individuos son de mayor tamaño y además, las hembras hijas ovipositan más huevos en comparación con las emergidas de semillas pequeñas.

Con respecto a la curvatura de la semilla es difícil establecer si es un parámetro que influye de manera determinante en la preferencia por parte de las hembras, ya que varía dependiendo de la

especie de brúquido. Por ejemplo, Gokhale *et al.* (1990) evaluaron el efecto de la curvatura de las semillas de *Vigna radiata*, *V.mungo*, *Phaseolus vulgaris* y canicas de diferentes diámetros cubiertas con testa de las misma semillas antes mencionadas, sobre la conducta de oviposición de dos especies de brúquidos. Encontrar que en *Callosobruchus chinensis* la curvatura de las semillas fue el factor determinante, mientras, que para *Callosobruchus maculatus*, la selección del sitio de oviposición dependía de la señales químicas que percibían de la testa de la semilla, más que de la curvatura de las mismas.

En cuanto a la textura de las semillas se ha observado que cuando a los brúquidos de *Callosobruchus maculatus* se les dio a elegir entre semillas con testa de diferente textura, prefirieron semillas de superficie lisa y rechazaron las de superficie rugosa. Además, de que el número de huevos ovipositados y el número de larvas que se introdujeron en la semillas de testa lisa fue mayor que en semillas de superficie rugosa (Nwanze y Horbert, 1976; Fox y Tatar, 1994).

Otra característica importante es la dureza de la testa, ya que dependiendo de que tan gruesa o delgada sea ésta, varia la rapidez con la que las larvas se introducen en la semilla (ver Ortega 1987). Esto es importante para las larvas ya que reducen el tiempo de exposición a depredadores y a la deshidratación (Ortega 1987).

Asimismo Ortega (1987) y Aguilera (*com. per*) encontraron que en *Phaseolus vulgaris* el porcentaje de larvas que se introducen en la semilla es mayor y el tiempo requerido para dicha acción es menor en semillas de testa delgada que en semillas de testa gruesa.

Con respecto a la densidad de semillas disponibles para ovipositar se ha visto que los brúquidos distribuyen sus huevos en todas las semillas disponibles antes de saturarlas (Mbata, 1992) , o bien, ovipositan sobre semillas con huevos ovipositados por otras hembras que no tengan más de un día de edad (Ofuya y Agele, 1989). En *Acanthoscelides obtectus* por ejemplo, un incremento en la densidad de semillas acelera la oviposición y aumenta la fecundidad de la hembra (Ortega, 1987).

Por último, otra de las características de las semillas que

afectan la conducta de oviposición de las hembras, es el color de la semilla. Para *Zabrotes subfasciatus* se sabe que cuando se le ofrecen semillas de igual tamaño, textura, y dureza de la testa, pero de diferente color, las hembras ovipositan mayor número de huevos sobre semillas de colores oscuros (e.g. negro, rojo intenso, morado) a diferencia de semillas de testa clara (Aguilera *com.pers*). Asimismo, Gepts (1990) menciona que semillas de *Phaseolus vulgaris* de poblaciones silvestres por tener colores más crípticos son menos atacadas por los brúquidos.

De acuerdo con lo anterior, las presiones de selección juegan un papel importante tanto en la decisión que toma la hembra para elegir el sitio de oviposición, como para evitar saturar una semilla con muchos huevos. En este sentido, si una hembra oviposita en semillas de baja calidad para su progenie, la selección operará de tal forma que la adecuación de las hembras que elijan "bien" se verá incrementada, mientras que la de las hembras que lo hacen "mal" tiende a desaparecer.

Asimismo, si una hembra oviposita en semillas cuando ya existen huevos de otras hembras o de ella misma, la sobrevivencia de su progenie será baja, por lo que esperaríamos que las presiones de selección sobre una hembra que la llevarán a elegir la semilla adecuada en donde la sobrevivencia de su progenie sea alta y su adecuación se maximice, serán muy fuertes.

Considerando la variación de tamaño, color, forma, calidad nutritiva y composición química de las semillas dentro y entre las subespecies de *Phaseolus coccineus*, y dado que no se tiene información acerca de cómo esta variación intraespecífica influye en la preferencia de *Zabrotes subfasciatus*, en el presente trabajo se planteo el siguiente objetivo.

Determinar el efecto de la apariencia sobre la preferencia (evaluada en términos del número de huevos que ovipositan las hembras) en *Z. subfasciatus* por alguna de las tres subespecies de *P. coccineus* (*P.c. coccineus*, *P.c. darwinianus*, *P.c. formosus* de dos localidades diferentes una del Bosque de Tlalpan y otra de Cuernavaca) para ser empleadas como sitios de oviposición. Entendiendo como apariencia, el tamaño y biomasa de las semillas.

La decisión de trabajar con dos poblaciones de *P. c. formosus*, se debe a que a las semillas a pesar de ser de la misma subespecie presentan un gran variación en cuanto a contenido de nitrógeno, tamaño y forma en las semillas (Benrey et al ., 1996).

MÉTODOS

Obtención de semillas

En el laboratorio se realizaron experimentos con semillas de tres subespecies de *Phaseolus coccineus*, provenientes de poblaciones silvestres y cultivadas. Las semillas de poblaciones cultivadas (*P.c.coccineus* y *P.c. darwinianus*) fueron colectadas durante los últimos cuatro meses de 1994, en Xochimilco y en Cuetzalán, Puebla respectivamente. Las semillas de poblaciones silvestres (*P.c.formosus*) se colectaron de enero a marzo de 1995 en Cuernavaca, Morelos y en el Bosque de Tlalpan, D.F.

Antes de iniciar los experimentos en el laboratorio, las semillas colectadas en el campo se limpiaron (sacándolas de las vainas y quitando el exceso de tierra) y se almacenaron en el refrigerador durante un tiempo 5 días a una temperatura entre 4 y 6°C, esto con la finalidad de eliminar cualquier organismo que pudiera provocar una infestación indeseable.

Por otro lado, también se procedió a estandarizar la humedad de las semillas, para lo cual se utilizaron sales de nitrato de calcio, que se depositaron en un vaso de precipitados con agua hasta saturarlo; esto con el propósito de elevar la humedad de medio y mantenerla constante. Posteriormente se introdujeron el vaso con las sales y las semillas de las diferentes subespecies en una caja de plástico cerrada, por 48 horas; después de esto, las semillas se sacaron y se iniciaron los experimentos.

Cultivo de *Zabrotes subfasciatus*

Para iniciar el cultivo se emplearon como pies de cría, brúquidos provenientes de semillas obtenidas en Oaxaca, Guerrero y Puebla. Una vez que los brúquidos emergieron de las semillas, se procedió a cambiarlos a frijol común *Phaseolus vulgaris* (negro) con el propósito de estandarizar el medio de cultivo y mantener a la colonia sobre una especie distinta de la que se utilizaría en la parte experimental.

Los cultivos se mantuvieron en frascos de vidrio con capacidad aproximada de 1800 ml. Cada frasco contenía un kilogramo de frijol

negro y fue infectado con aproximadamente 1 cm³ de brúquidos que se obtuvo del pie de cría.

Después de que los adultos ovipositaron durante cinco días, se sacaron, dejando únicamente las semillas con los huevos recién ovipositados. Los adultos se introdujeron en otro frasco con semillas limpias; por último, ambos frascos (frasco lleno de semillas con huevos y frascos recién infestado con brúquidos) se mantuvieron en el insectario bajo condiciones controladas (fotoperiodo de 16 horas luz y 8 oscuridad, temperatura entre 28 y 30°C y la humedad entre 68 y 70%). El propósito de separar los brúquidos de las semillas fue para: 1) evitar que se mezclen hijos con padres y 2) tener un cultivo permanente.

Las semillas de las tres subespecies de *Phaseolus coccineus* utilizadas en este estudio presentan una gran variación en tamaño y por consiguiente en la biomasa de las mismas, lo cual resulta en diferente cantidad de recurso disponible para los brúquidos. Esto tiene varias implicaciones importantes que se deben tomar en cuenta para el diseño de los experimentos. Por ejemplo, si se desea trabajar con grupos de igual número de semillas como se ha hecho en otros trabajos de preferencia (Waldvogel y Gould, 1990), entonces, el tamaño de los grupos sería distinto debido a las diferencias en biomasa. Los grupos de las semillas cultivadas (grandes) con mayor biomasa son más aparentes, y posiblemente más fáciles de localizar, en comparación con grupos de semillas silvestres (pequeñas) menos aparentes. De ser así, podríamos estar sesgando la preferencia hacia grupos de semillas más aparentes. Por otro lado, si controlamos la apariencia del grupo (i.e. tamaño del grupo), utilizando grupos de semillas con igual biomasa (igual cantidad de recurso disponible) para cada subespecie, tenemos que el número de semillas por grupo es diferente.

Con la finalidad de evaluar cual de las variables (apariciencia o densidad de semillas) explica la preferencia de las hembras de *Zabrotes subfasciatus*, se realizaron tres experimentos.

1.- Efecto de la apariencia (tamaño y biomasa) de la semilla sobre la preferencia de *Z. subfasciatus*.

2.- Efecto de la densidad (diferente disponibilidad de recurso) sobre la preferencia de *Z. subfasciatus*

3.-Efecto conjunto de la aparencia y la densidad de semillas sobre la preferencia de *Z. subfasciatus*.

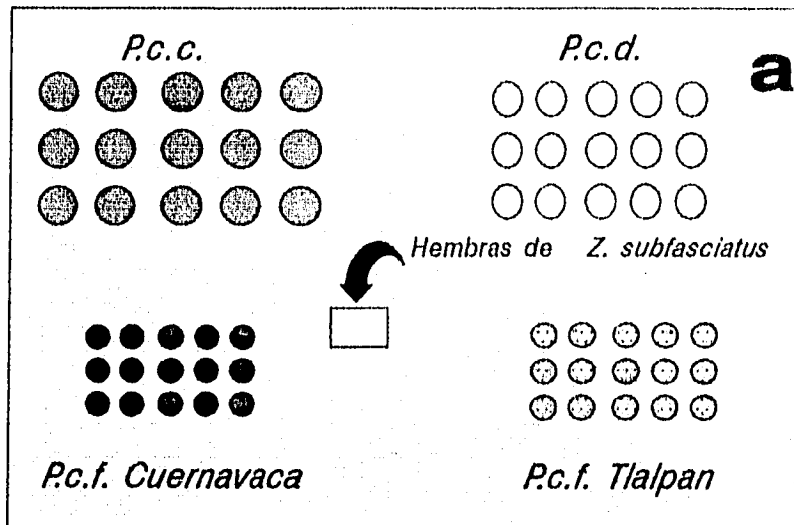
Efecto de la aparencia de la semilla

El diseño experimental consistió en colocar en las esquinas de una caja de plástico de (21 X 14 X 5 cm) grupos de 15 semillas de cada una de las subespecies, posteriormente en el centro de la caja se liberaron 10 hembras de *Zabrotes subfasciatus* de tres días de edad, previamente apareadas. En total se utilizaron 10 réplicas y el arreglo de las semillas dentro de la caja se hizo de manera aleatoria. La cajas se mantuvieron en el insectario bajo condiciones de luz, temperatura y humedad controladas (iguales a las del cultivo). Después de cinco días, se extrajeron las hembras y se registró el número de huevos ovipositados en cada grupo de semillas (Fig. 14).

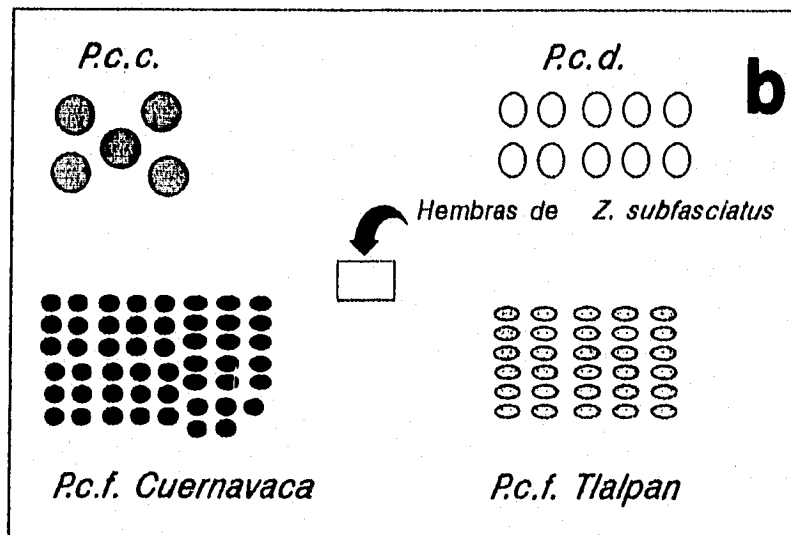
Efecto de la densidad

Se siguió el mismo diseño experimental que en el experimento anterior con la diferencia de que en lugar de grupos de 15 semillas se utilizaron grupos de igual peso (5 gramos de semillas) de cada subespecie (i.e 5 semillas de *P.c.c*, 10 de *P.c.d*, 55 de *P.c.f* de Cuernavaca y 38 de *P.c.f* de Tlalpan.), se utilizaron 10 réplicas (Fig. 14).

Los resultados de este experimento y del anterior se analizaron mediante un análisis de varianza de una vía, considerando a la subespecie como fuente de variación y al número de huevos como variable dependiente. Se realizó un análisis de comparación de medias con la prueba de Tukey (STATISTICA 4.3).



Grupos de 15 semillas para cada subespecie



Grupos de igual biomasa (5 g)

Figura 14- Dispositivos empleados para estimar el efecto de a) apariencia y b) densidad de las semillas de las tres subespecies de Phaseolus coccineus sobre la preferencia de Zabrotes subfasciatus

Efecto conjunto de la apariencia y de la densidad de semillas.

El diseño experimental consistió en distribuir al azar dentro de una caja de acrílico (100 x 50 cm), grupos de semillas de ocho diferentes densidades (1, 2, 4, 7, 11, 16, 22 y 29) de cada una de las subespecies. En el centro de la caja se liberaron 20 hembras de *Z. subfasciatus* de tres días de edad, tomadas al azar del cultivo (Fig. 15), en total se realizaron 5 réplicas. El tiempo de oviposición de las hembras fue de cinco días, después de los cuales se extrajeron las hembras y se registró el número de huevos ovipositados por semilla en cada uno de los tratamientos (subespecie * densidad). Antes de iniciar el experimento, las semillas empleadas fueron previamente pesadas en una balanza analítica, con el propósito de utilizar la biomasa como una más de las fuentes de variación.

Con la finalidad de evaluar cual de las variables (apariciencia, biomasa o densidad de las semillas) explica mejor la preferencia de *Z. subfasciatus*, se hizo una regresión log-lineal por pasos, utilizando una función de ligamiento logarítmica y un error tipo poisson (Crawley, 1993). Como variables independientes se utilizarón la subespecie, la densidad y la biomasa y como variable dependiente, el número de huevos ovipositados. El análisis se realizó con el paquete estadístico GLIM 3.77 .

Para evaluar el patrón de distribución de los huevos sobre las semillas se utilizó un índice de varianza/media (Southwood, 1987).

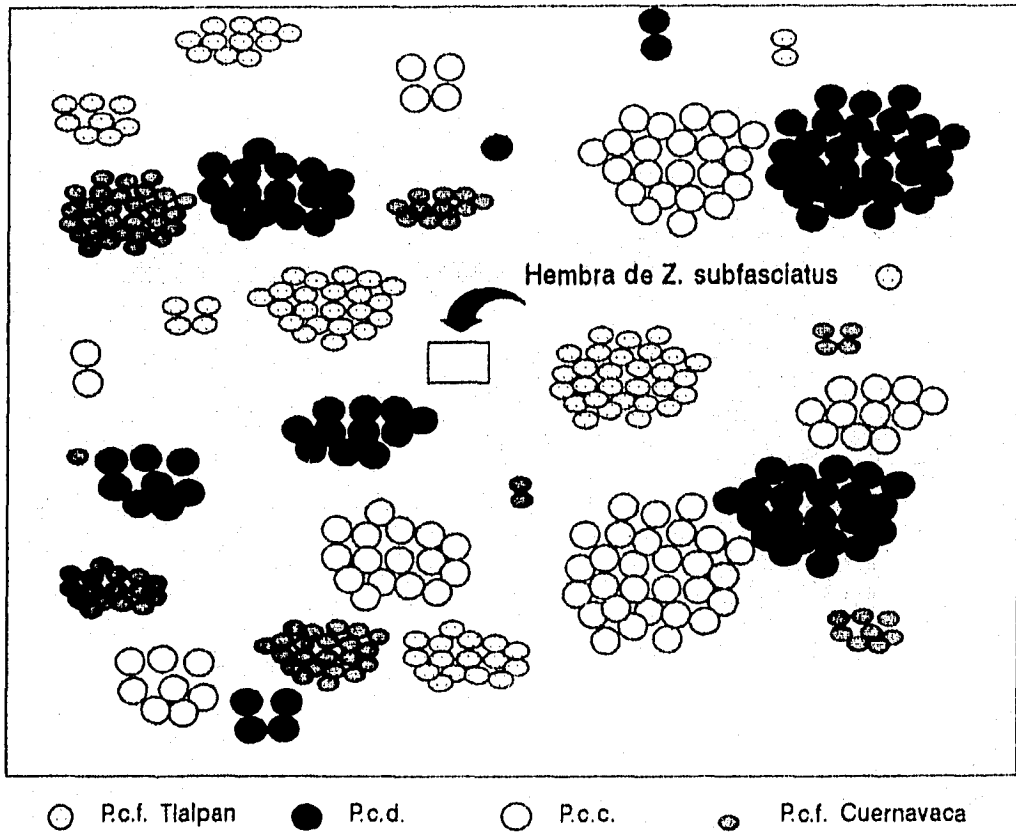


Figura 15- Dispositivo empleado para estimar el efecto del tamaño y la densidad de las semillas de las subespecies de *Phaseolus cocineus* sobre la preferencia de *Zabrotes subfasciatus*

RESULTADOS

En general los resultados muestran qué tanto la apariencia de la semillas como la cantidad de recurso disponible (densidad) son factores que determinan la preferencia de las hembras de *Z. subfasciatus*.

Las hembras ovipositan más huevos cuando la apariencia de las semillas (tanto en tamaño como en densidad) es mayor, prefieren las semillas de (*P.c.c.* y *P.c.d*). Por otro lado encontramos que el patrón de distribución de los huevos sobre las semillas es uniforme a altas densidades, mientras que a bajas densidades este es agregado.

Apariencia de la semilla

Los resultados obtenidos muestran que existe un efecto significativo de la apariencia de la semilla sobre el número de huevos que las hembras ovipositan ($F_{(3,37)} = 13.93, P=0.00003$). Las hembras de *Zabrotes subfasciatus* ovipositan mayor número de huevos sobre semillas provenientes de plantas cultivadas de *P.c.c* y *P.c.d* (grandes) en comparación con semillas provenientes de plantas silvestres, *P.c.f.* de Cuernavaca y *P.c.f* de Tlalpan (pequeñas) (Fig. 16).

Densidad

Los resultados obtenidos en este experimento mostraron que hay un efecto significativo de la densidad de semillas ofrecidas por subespecie sobre el número de huevos que las hembras ovipositan ($F_{(3,36)} = 41.00, P=.000001$). Las hembras ovipositaron un mayor número de huevos sobre semillas provenientes de plantas silvestres (*P.c.f.* de Cuernavaca y *P.c.f* de Tlalpan) las cuales se presentan en densidades más altas en comparación con semillas de plantas cultivadas (*P.c.c* y *P.c.d*) (Fig. 17).

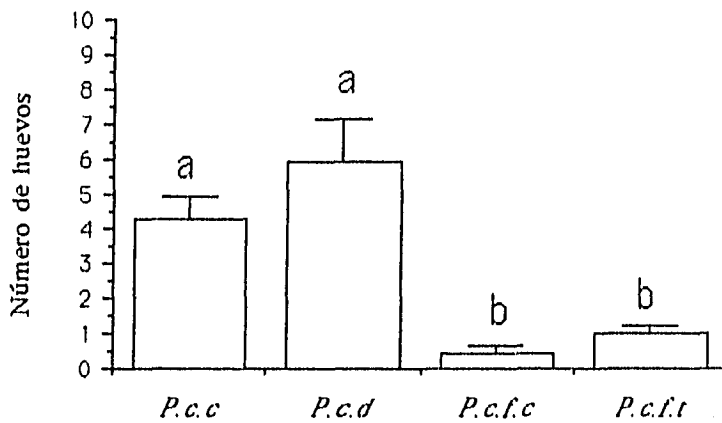


Figura 16.- Efecto del tamaño de las semillas de las tres subespecies de Phaseolus coccineus sobre el número de huevos que ovipositan las hembras de Zabrotes subfasciatus.

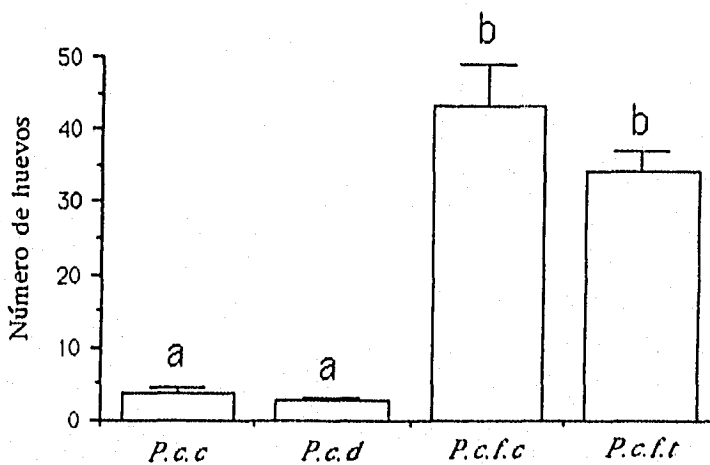


Figura 17.- Efecto de la densidad (diferente disponibilidad de recurso) de semillas de las tres subespecies de Phaseolus coccineus sobre el número de huevos ovipositados por las hembras de Zabrotes subfasciatus.

Apariencia y densidad de semillas

En la Tabla 5, se muestran los resultados del análisis de regresión en el que se observa que el único término significativo fue la interacción subespecie*densidad, ($X^2=18.72$, $P=0.0003$); esto implica que si bien la preferencia de los brúquidos por semillas de determinada subespecie aumenta conforme aumenta la densidad, este cambio no es igual para las tres subespecies (la silvestre con dos variedades). En las subespecies cultivadas (*P.c.c* y *P.c.d*) y en la silvestre (*P.c.f.*) a medida que aumenta la densidad el número de huevos por semilla se incrementa, mientras que en semillas de *P.c.f.* Cuernavaca a mayor densidad el número de huevos que ovipositan por semilla es significativamente menor. Esta última variedad difiere de las tres anteriores (Fig. 18).

Por último en cuanto al patrón de distribución de los huevos sobre las semillas, encontramos que las hembras de *Zabrotes subfasciatus* cuando tienen bajas densidades de semillas ponen los huevos de manera agregada y a medida que aumenta la densidad de semillas la distribución de los huevos tiende a ser uniforme (Figura 19), de tal manera que no llegan a saturarlas.

Tabla 5.- Análisis de devianza (X^2) del modelo de regresión log-lineal para el número de huevos ovipositados por semilla por *Zabrotes subfasciatus* sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus* (*P.c.coccineus*, *P.c.darwinianus* y *P.c. formosus* de dos poblaciones).

Fuente de variación	Devianza	g.l.	P
Subespecie	6.12	3	0.1059
Biomasa	0.59	1	0.4424
Densidad	0.59	1	0.4424
Subespecie X Biomasa	4.10	3	0.2509
Subespecie X Densidad	18.72	3	0.0003
Residual	208.5	148	

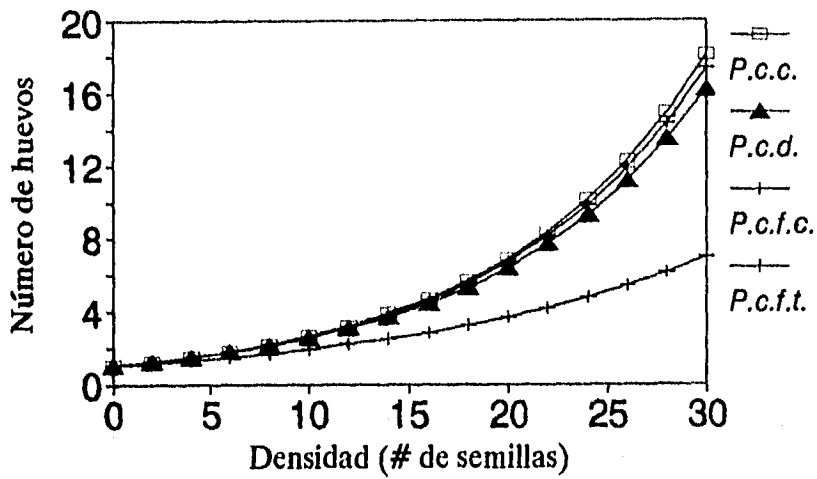


Figura 18.- Efecto de la aptitud y la densidad de las semillas de tres subespecies de *Phaseolus coccineus* (*P.c.coccineus*, *P.c.darwinianus* y *P.c.formosus* con dos variedades) sobre la preferencia de *Zabrotes subfasciatus*.

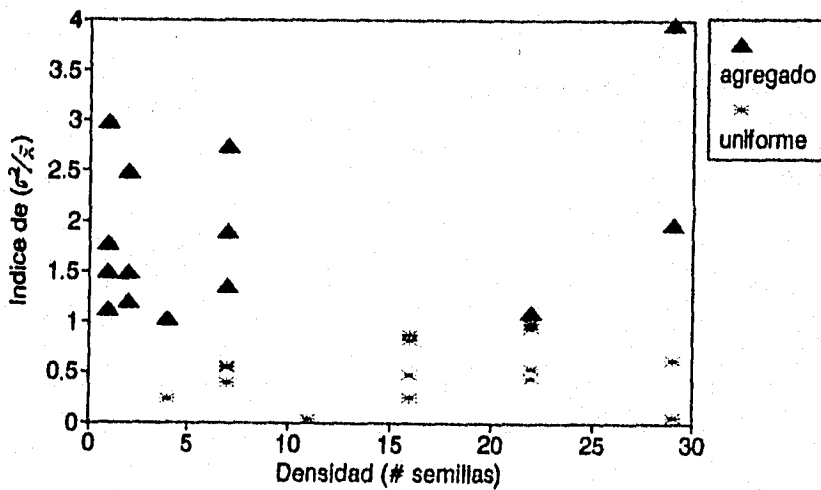


Figura 19.- Patrón de distribución (σ^2/\bar{x}) de huevos de *Zabrotes subfasciatus* en diferentes densidades de semillas.

Discusión

De acuerdo con los resultados anteriores podemos decir que la preferencia de *Zabrotes subfasciatus* está determinada por más de un factor. Los resultados muestran que bajo ciertas condiciones (apariencia (tamaño y biomasa) y densidad de las semillas) el criterio de selección de las hembras es el número total de semillas disponibles, mientras que en otros es la cantidad total de recurso. Comportamientos similares se han reportado en otras especies de brúquidos como *Callosobruchus maculatus* y *Acanthoscelides obtectus* (Ortega, 1987; Ofuya y Agele, 1989). Sin embargo, cabe resaltar que aun cuando las dos variables son factores importantes en la preferencia del *Z. subfasciatus* la apariencia y por ende el tamaño de la semilla parece ser la característica determinante, ya que en el experimento donde se combinaron apariencia y densidad (disponibilidad de recurso) de semillas, ovipositaron mayor número de huevos sobre las tres subespecies cuyas semillas son de mayor tamaño *P.c.c* y *P.c.d* (cultivadas), mientras que en la subespecie *P.c.f.* población Cuernavaca (silvestre) cuyas semillas son más pequeñas ovipositaron menor número de huevos por semilla. Este resultado es semejante al reportado para otras especies de brúquidos como *Callosobruchus maculatus* y *Acanthoscelides obtectus*, para los cuales se ha reportado que a medida que aumentaba el tamaño y la densidad de las semillas disponibles, las tasas de oviposición también se incrementaban (Johnson y Kistler 1985; Mitchell, 1975; Cipollini y Stiles, 1991).

Algunos autores (Johnson y Kistler, 1985; Cipollini y Stiles, 1991) proponen que el seleccionar semillas de tamaño grande es ventajoso desde el punto de vista de la fecundidad de las hijas y que esto se ve reflejado en una reducción en la mortalidad de las larvas, la cual puede ser por dos vías: 1) evitando la competencia por alimento entre ellas, y 2) mediante una menor probabilidad de ser atacadas por parasitoides (i.e., porque tienen mayor superficie de movimiento y por lo tanto

menor probabilidad de ser encontradas dentro de la semilla por el parasitoide). Además, se aseguran que si el tamaño de las hijas es grande su fecundidad también lo será.

Con respecto al patrón de distribución de los huevos en función de la densidad de semillas disponibles, los resultados de este estudio concuerdan con aquellos reportados para otras especies de brúquidos como *Callosobruchus maculatus* y *Acantoscelides obtectus* cuyas hembras seleccionan al hospedero en función del número de semillas disponibles (Ortega, 1987; Ofuya y Agele, 1989).

El distribuir los huevos en todas las semillas disponibles se ha considerado como una estrategia para evitar: 1) un incremento en el tiempo de desarrollo, 2) obtener progenie de tamaño pequeño y como consecuencia una reducción en la fecundidad y 3) competencia entre las larvas y por lo tanto altas tasas de mortalidad (Ofuya y Agele, 1989).

El invertir largo tiempo en el desarrollo resultaría desventajoso desde el punto de vista que se reducirían el número de generaciones y por lo tanto, la progenie total del individuo. En cuanto al tamaño de la progenie, a los brúquidos no les conviene tener hijos pequeños ya que esto tiene como consecuencia una disminución en la fecundidad y por lo tanto una menor adecuación (Ofuya y Agele, 1989).

La implicación de una reducción en los niveles de competencia entre las larvas es asegurar una alta sobrevivencia, hijos de mayor tamaño y además con mayor fecundidad.

Además de los factores estudiados en este trabajo, otro factor importante que influye sobre la preferencia por sitios de oviposición en *Z. subfasciatus*, es el color de las semillas; semillas de colores oscuros son más atractivas para las hembras que semillas de colores claros (Aguilera, *com. pers*). En este contexto, aun cuando no se diseñó un experimento para probar este factor hubiésemos esperado que el color de la semilla fuera un factor importante en la preferencia de *Z. subfasciatus*. Sin embargo, no fue así, ya que las hembras ovipositan indistintamente sobre semillas claras (*P.c.d*) que sobre semillas

obscuras (*P.c.c* y *P.c.f.* de Tlalpan).

Además de las características físicas de las semillas existen otras características como la calidad nutritiva y composición química de estas, que también puede influir en la preferencia de los insectos (Myers, 1985; Feeny et al., 1983).

Para las diferentes subespecies de *Phaseolus coccineus* (*P.c.coccineus*, *P.c.darwinianus* y *P.c.formosus* de dos poblaciones Tlalpan y Cuernavaca) se sabe muy poco acerca de su composición química. En cuanto a la calidad nutritiva un análisis de contenido de nitrógeno y fósforo reveló que las semillas de *P.c.d*, *P.c.f* de Tlalpan y *P.c.f* de Cuernavaca presentan una concentración de nitrógeno y fósforo significativamente mayor que semillas de *P.c.c* (Benrey et al., 1996). Sin embargo, parece ser que al menos para *Z. subfasciatus* la concentración de fósforo y nitrógeno no fueron un factor determinante en su preferencia, ya que dentro de las subespecies que prefirió se encuentran *P.c.c* la cual presenta bajas concentraciones de estos elementos.

Este resultado sugiere que quizá *Z. subfasciatus* en el momento de elegir el sitio de oviposición, no detecta las diferencias nutricionales y más bien se guía por otros factores para su elección como: la apariencia de la semillas (tamaño), la disponibilidad del mismas, textura, dureza de la testa y composición química etc.

Por último, existen dos aspectos que considero importantes de evaluar en estudios futuros. El primero es la composición química de las semillas ya que esto que nos permitiría evaluar si es la presencia de un compuesto en particular, la interacción de varios o la concentración de los mismos lo que determina la preferencia de *Z. subfasciatus* por las distintas subespecies y de esta manera podríamos explicar porque en semillas de la variedades de *P.c.f.* Cuernavaca que son tan pequeñas como las de *P.c.f* Tlalpan no fueron seleccionadas. Finalmente, el otro aspecto que es necesario evaluar es el efecto de la dureza de la testa sobre la preferencia de *Z.subfasciatus*, ya que la

sobrevivencia de los búquidos no depende únicamente del número de huevos que las hembras ovipositan, sino más bien del número de larvas que logren atravesar la testa.

DISCUSION GENERAL

Dentro del proceso de selección artificial en plantas de importancia agrícola, como lo es el frijol, se ha pretendido obtener plantas que produzcan semillas de mayor tamaño, mayor calidad nutritiva, y una baja concentración de metabolitos secundarios. En este sentido, se esperaría que las semillas de plantas cultivadas proveerían a los brúquidos de un recurso de alta calidad lo cual se reflejaría en un alto desempeño de estos, sin embargo, nuestros resultados concuerdan sólo en parte con este planteamiento.

En este trabajo, se encontró que la preferencia de las hembras de *Zabrotes subfasciatus* por sitios de oviposición no correspondió siempre con el mejor desempeño de la progenie, ya que en una de las subespecies de frijol (*P. coccineus coccineus*) más preferidas por los brúquidos el desempeño de la progenie fue bajo. Este comportamiento, también llamado *error de oviposición* (Singer, 1989 en Wright y Ackery, 1989), en el que las hembras no ovipositan sobre el hospedero donde el desempeño de su progenie es el más alto, se ha reportado para otros insectos como himenópteros y lepidópteros (Courtney y Courney, 1982; Chew y Robbins en Wright y Ackery, 1989; Waldvogel y Gould, 1990). Sin embargo, a pesar de ser una conducta que aparentemente no incrementa la adecuación de los organismos, no se tiene una explicación convincente de su permanencia en las poblaciones.

Examinando la proporción de trabajos en los que se reporta una buena correlación entre preferencia y desempeño (Singer, 1972, 1983; Rausher, 1982) contra los que no encuentran esta relación (Courtney, 1981; Thompson, 1988; Fox y Eisenbach, 1992) extrañamente la proporción se inclina hacia este último caso. Entre las explicaciones que se han dado a este comportamiento están la preferencia de los insectos por plantas introducidas (quizá relacionado con una búsqueda de nuevos hospederos) (Legg, et al., 1986), el no tomar en cuenta las variaciones individuales en la preferencia del hospedero (Williams, 1983),

o bien la falta de información que se tiene acerca de como la preferencia y el desempeño están determinados y relacionados genéticamente (Via, 1986, 1990; Mousseau y Dingle, 1991; Fox, 1993)

Además de las condiciones ambientales en que se desarrollan los brúquidos, la preferencia y desempeño de los organismos puede estar afectada tanto por características intrínsecas como extrínsecas del hospedero.

Entre las **características intrínsecas** del hospedero se encuentran: el tamaño de la semilla, el color, composición química, concentración de nutrientes, etc. Se ha propuesto que la semillas de mayor tamaño son más atractivas para los depredadores que las semillas pequeñas (Janzen, 1969). Sin embargo, para *Zabrotes subfasciatus* y *Phaseolus coccineus* el patrón no se cumple, ya que encontramos que las hembras ovipositan indistintamente sobre semillas grandes (*P.c.c* y *P.c.d* cultivadas) que sobre semillas pequeñas (*P.c.f.* de Tlalpan silvestre).

El caso de *P.c.f.* de Tlalpan y *P.c.c* es interesante ya que aunque el tamaño de la primera es pequeño el desempeño de los brúquidos fue bueno, en contraste en *P.c.c.* aunque tiene un tamaño comparativamente más grande los brúquidos que se desarrollaron en estas semillas mostraron un desempeño bajo. Los análisis de la calidad nutritiva de las semillas apoyan la hipótesis que el bajo desempeño en *P.c.c.* pudo ser causado por las bajas concentraciones de nitrógeno y fósforo que contienen estas semillas.

La composición química de estas tres subespecies es poco conocida. En general semillas de plantas silvestres tiene mayores concentraciones de compuestos fenólicos y cianogénicos que las semillas de plantas cultivadas (Vanderborgth, 1979). Esto ha sido bien documentado principalmente con la concentración de lecitinas las cuales están asociadas con la resistencia contra plagas (Sotelo et al., 1995). Por otro lado, Linding (1996) examinó la susceptibilidad a patógenos sobre semillas de plantas silvestres y cultivadas de *Phaseolus*

coccineus, y encontró que la diversidad de compuestos flavonoides en semillas de plantas cultivadas es menor que la presente en semillas silvestres. Si este mismo patrón se presenta para otros compuestos secundarios en semillas silvestres, podría provocar un bajo desempeño en los brúquidos, que es quizá lo que ocurrió en las semillas de *P.c.f* de Cuernavaca. Sin embargo, no podemos generalizar dado que en las semillas de *P.c.f* Tlapan -que también son silvestres- este patrón no se cumple, por lo que cabe la posibilidad de que la diferencia entre las dos variedades de *P.c.f*. no solo sea a nivel de concentración de metabolitos secundarios sino también del tipo de compuestos que las constituyen.

Una de las preguntas que surge de este trabajo es porque encontramos diferencias en el desempeño de los brúquidos entre las dos subespecies cultivadas (*P.c.c* y *P.c.d*) y entre las dos poblaciones de la subespecie silvestre (*P.c.f*.Tlapan y *P.c.f*. Cuernavaca). Con los resultados que tenemos hasta ahora no podemos contestar esto. Sin embargo, parte de estas diferencias se pueden atribuir a que el patrón de domesticación en *Phaseolus coccineus* es complejo. *P.c.darwinianus* es un híbrido producto de una cruce entre frijol común *Phaseolus vulgaris* y *P.c. coccineus* (Piñero y Eguiarte, 1988; Escalante *et al.*, 1994), además los patrones de introgresión entre las subespecies utilizadas en este estudio son muy altos (Escalante *et al.*, 1994) y están directamente determinadas por características locales de las poblaciones involucradas, tales como, el grado de aislamiento entre ellas. Las semillas de las subespecies de *Phaseolus coccineus coccineus* y *P.c. formosus* de Tlapan y Cuernavaca fueron colectadas en áreas donde permanecen aisladas de otras subespecies. Sin embargo, la población de las subespecie *P.c.darwinianus* no está completamente aislada de otras poblaciones silvestres de *Phaseolus*. Esto hace posible que las semillas de *P.c.d* usadas en este estudio sean producto de una combinación de plantas silvestres y cultivadas, de tal manera que algunas de las características de las silvestres se mantengan en la cultivada *P.c.d* y sean favorables para el

desarrollo de los brúquidos. La semejanza en el contenido de nutrientes encontrado en semillas de *P.c.d* y *P.c.f* Tlalpan y Cuernavaca sustentan esta idea. Si esto es cierto, podríamos inferir que las semillas de *P.c.d* y *P.c.f* Tlalpan comparten entre ellas características (tipo y concentración de metabolitos secundarios, etc.) que las hacen diferentes de *P.c.d* y *P.c.f*. Cuernavaca.

Ahora bien dentro de las **características extrínsecas** que también pueden afectar la preferencia y desempeño de los insectos podemos considerar tanto la correlación genética entre preferencia y desempeño, así como los efectos maternos.

La variación que existe entre los individuos durante la selección del hospedero y/o el desempeño ha sido documentada tanto dentro como entre poblaciones (Fox y Morrow, 1981; Tabashink, 1983). Sin embargo, sólo en algunos estudios se ha podido demostrar la presencia de una base genética que hace posible la variación en la preferencia por sitios de oviposición (Via 1986, 1990; Thompson, 1988; Jaenike, 1990) o el desempeño de los organismos (Tabashink, 1983; Hare y Kennedy, 1986).

Un resultado interesante de resaltar fue la alta variación en el desempeño de los brúquidos en las dos generaciones que se siguieron. Durante la primera generación -que fue cuando se les cambió del hospedero *Phaseolus vulgaris* a las tres subespecies de *P. coccineus*- el desempeño de los brúquidos fue menor en comparación con los registrado para la segunda generación, incluso, aún cuando en este trabajo no se presentan resultados para una tercera generación, tenemos datos que muestran la misma tendencia, es decir un incremento en el desempeño a medida que transcurren las generaciones. Las explicaciones más comunes a este comportamiento son la hipótesis de los efectos maternos (Mousseau y Dingle, 1991; Fox, 1993; Riska, 1990 en Fox, et al., 1995), la reducción en la varianza genética (Tadeusz, 1995), o un proceso de adaptación al hospedero (Fox, et al., 1995) (ver capítulo I para detalles). Esto último es muy parecido a lo que propuso Thompson (1988) y que llamó *hipótesis del tiempo*. Según esta hipótesis si las hembras ovipositan en un hospedero en el

que el desempeño de la progenie no es adecuado, después de varias generaciones la selección natural disminuirá la preferencia de las hembras por ovipositar sobre ese hospedero, o bien hará que se incremente la habilidad de las larvas para sobrevivir y desarrollarse sobre ese hospedero. Posiblemente los resultados observados en *Zabrotes subfasciatus* se deban a un cambio en habilidad de las larvas para aprovechar mejor a su hospedero. Sin embargo, la comprobación de este punto está aún por ser demostrado con trabajos a más largo plazo que nos permitan observar como cambia el desempeño de los brúquidos a través de un mínimo 10 generaciones, que es el tiempo requerido para obtener resultados de adaptación en insectos. (Mousseau y Dingle, 1991; Fox, 1993; Fox, et al 1995).

Hasta ahora se ha venido mencionado que los cambios en los hospederos productos de un proceso de selección artificial podrían ser factores determinantes en las interacciones de estos con su herbívoros. La mayoría de los estudios en los que se han considerado estas variaciones (morfológicas y químicas) tanto en las plantas como en las diferentes estructuras de las mismas, han encontrado que tienen un efecto muy importante sobre el desempeño de los organismos (Via 1990, Fox y Eisenbach, 1992 ; Mithen, et al., 1995). De manera general, el desempeño de los organismos es mejor cuando se desarrollan sobre plantas cultivadas que sobre plantas silvestres (Fox y Eisenbach, 1992; Benrey, 1993). A pesar de que este patrón es el más común cabe resaltar que la mayoría de estos estudios se han hecho a nivel interespecífico y las diferencias de desempeño y preferencia entre plantas cultivadas y silvestres son muy claras. Por el contrario los trabajos hechos a nivel intraespecífico son pocos y se han enfocado básicamente al uso de plantas de importancia agrícola como el maíz, crucíferas y frijol, donde la respuestas de los organismos ya sea a nivel de preferencia o desempeño son utilizados principalmente con fines de control biológico.

En estos estudios el nivel al que se trabajó es más fino ya que se conoce muy bien las características de las plantas, de tal forma que les permite considerar sólo aquellas

características que son relevantes para los herbívoros.

Basicamente la diferencia que existe entre los trabajos hechos hasta ahora a nivel interespecifico y lo que nosotros encontramos, es que nuestros resultados muestran que el desempeño de los brúquidos también puede ser bueno sobre semillas silvestres y no sólo sobre cultivadas como se había estado mencionando.

Nuestro planteamiento original suponía que las diferencias entre las semillas de plantas silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* serían suficientes para detectar variación en el desempeño de los brúquidos. Sin embargo, esto no fue así, el desempeño de los brúquidos fue favorable en una subespecie cultivada (*P.c.d*) y en una de la subespecie silvestre (*P.c.f* de Tlalpan), esto nos lleva a pensar que la explicación de las diferencias en el desempeño de los brúquidos debe buscarse a un nivel más fino como por ejemplo, la concentración y tipo de metabolitos secundarios, calidad nutritiva, cantidad de agua o diferencias específicas en aspectos estructurales (tamaño, dureza, textura, etc.) de las semillas. Estudios que consideren las variaciones del hospedero a este nivel son importantes para entender los mecanismos involucrados en el proceso de selección de hospedero, además de que tienen implicaciones directas en el proceso de control biológico de plagas de cultivos de importancia agrícola y en el entendimiento de las variaciones a nivel intraespecifico de las interacciones planta-herbívoro.

Haciendo un balance de lo que hemos aprendido al respecto de la variación en la conducta de oviposición y desempeño de *Z. subfasciatus* resulta en un número mayor de preguntas que las que pretendimos contestar. En este sentido, es necesario avanzar en el conocimiento de la química de los compuestos tóxicos (y nutritivos) de las plantas y como estos se "distribuyen" en las diferentes variedades así como los mecanismos de destoxificación que pueden mostrar *Z. subfasciatus* (p.ej. la posible presencia de simbiosis en su tracto digestivo). Otro punto crucial es entender las bases genéticas de la preferencia y el desempeño en el contexto de los procesos de especiación y colonización de

nuevos hospederos, esto es, determinar qué tanto de los cambios en la preferencia y el desempeño de los brúquidos se deben a la genética del mismo insecto y que tanto al ambiente en el que se desarrolla.

LITERATURA CITADA

Alcock, J. 1978. *Comportamiento animal*. Salvat Editores. Barcelona. 587 pp.

Angarad, M.R., J.A. Gatehouse, Philip Dobie, Anita M. Kilminster and D. Boulter. 1979. Biochemical basis of insect resistance in *Vigna unguiculata*. *J.Sci.Food Agric.* 30: 948-958.

Attsatt, P.R. 1981. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy free space. *Am.Nat.* 188: 638-654.

Auerbach, M.J. and D.R. Strong. 1981. Nutritional ecology of *Heliconius* herbivores experiments with plant fertilization and alternative hosts. *Ecol. Monogr.* 51:63-83.

Bailey, W.J. and J.R. Smith. 1991. **Reproductive behavior of insects**. Chapman & Hall.London. Cap.5: 109-139.

Bell, J.W. and R.T. Cardé. 1984. **Chemical ecology of insects**. Chapman- and Hall. London, New York.

Benrey, B. 1993. Host plant effects on the interaction of an insect herbivore and its larval parasitoid: the case of *Pieris rapae* (Lepidoptera:Pieridae) and *Cotesia glomerulatus* (Hymenoptera:Braconidae). Tesis de Doctorado. University of Maryland.

Benrey, B. and R.F. Denno. 1996. The slow growth-high mortality hypothesis: test using the cabbage butterflie and its parasitoid. **Ecology**. In Press.

Benrey, B., A. Callejas., L. Ríos and R.F, Denno. 1996. The effects of plant domestication on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. **Journal of Biological Control**. En revisión.

Berenbaum, M. 1983. Effects of tannin ingestion on two species of papilionid caterpillars. **Entomol. Exp. Appl.** 34: 245-250.

Bernays, E.A. and M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology** 69: 886-892.

Bernays, E.A. and R.F. Chapman. 1994. **Host plant selection by phytophagous insects**. Contemporary Topics in Entomology. New York. 312.

Bush, G.L. and S.R. Diehl. 1982. Host shifts, genetic models of sympatric speciation and the origin of parasitic species. In *Insect-Plant-Relationships*. (eds) Visser. F.H. Minks A.K., PUDDOC, Wageningen, 297-306.

Calderón, E., L. Velázquez y R. Brenssani. 1992. Estudio comparativo de la composición química y valor nutritivo del piloy (*Phaseolus coccineus*) y frijol común (*Phaseolus vulgaris*). **INCAP**. Vol. 42 (1).

Cano Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Ángel, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Cano Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Tricomas foliares, calidad de alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lephoceramica pyrroha*. **Southwest. Entomol.** 17: 333-339.

Cárdenas, R.L. 1984. Clasificación preliminar de los frijoles de México. SARH. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, México, D.F.

Cardona, C. y E.C. Posso. 1987. Resistencia de variedades de frijol a los gorgojos de granos almacenados. **CIAT**. Vol.9 (2).

Chew, F.S and R.K. Robbins. 1989. Egg laying in butterflies. in Wright, R.I.V and P.R. Ackery. 1989. **The biology of butterflies**. Princeton University, New Jersey.

Cipollini, M.L. and E.W. Stiles. 1991. Seed predation by bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. **Oikos** 60: 205-214.

Courtney, S.P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. *Anthocharis cardamines*. Survival development and oviposition on different host plants. **Oecologia** 51: 101-107.

Courtney, S.P. 1982. Host plant apparency and *Anthocharis cardamines* oviposition. **Oecologia** 52: 258-265.

Courtney, S.P and S. Courtney. 1982. The edge effect in butterfly oviposition: Casualty in *Anthocharis cardamines* and related species. **Ecol. Entomol.** 7: 131-137.

Crawley, M.L. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions.* Studies in Ecology. Blackwell Sci.Pub. London.

Crawley, M.L. 1993. *GLIM for ecologist.* By Michael J. Crawley. Oxford. Blackwell Scientific Publications.

Credland P.F. 1987. Effects of host change of the fecundity and development of an unusual strain of *Callosobruchus maculatus* (F) (Coleoptera:Bruchidae). *J. Stored. Prod. Res.* Vol 23 (2): 91-98.

Credland, P.F. and J. Dendy. 1992. Comparison of seed consumption and the practical use of insect weighing in determining effects of host seed on the Mexican weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Boh.). *J. Stored. Prod. Res.* Vol. 28 (4): 225-234.

Dadd, R.H. 1963. Feeding behavior and nutrition in grasshopper and locust. *Adv. Insect. Physiol.* 1: 47-109.

Davies, J.C. 1972. A note on occurrence of *Zabrotes subfasciatus* (Boh) (Coleoptera:Bruchidae) on legumes in Uganda. *East Africa Agric. and For. J.* 37 (4): 294-299.

Delgado, A., A. Bonet and P. Gepts. 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. in Gepts **Genetics, Resources, Domestication and Evolution in *Phaseolus*.** (eds) Martenus Nijhoff publishers, Dordrecht.

Delgado, S.A. 1988. Variation, taxonomy, domestication and germoplasm potentialities in *Phaseolus coccineus* In: P.Gepts **Genetics resources of *Phaseolus* Beans,** 441-466 pp. (eds) Kluwer Academic Publishers.

Denno, R.F. and M.S. McClure. 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems.** Academic Press. London, New York. 771 pp.

Engleman, M.E. 1991. **Contribución al conocimiento del frijol (*Phaseolus*) en México.** Colegio de Posgraduados Chapingo, México. 140 pp.

Escalante, A.M., G. Coello., L.E. Eguiarte., D.Piñero. 1994. Genetics structure and mating systems in wild and cultivate populations of beans (*P. coccineus* and *P. vulgaris*) in Mexico. **Americal Journal of Botany.** 84: 1096-1103.

Evans, L.T. 1993. **Crop evolution, adaptation and yield.** Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Falconer, D.S. 1981. **Introduction to Quantitative Genetics.** 2^a. ed., Longman, London.

Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. **Ecology.** 51: 565-581.

Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. **Recent Adv. Phytochem.** 10: 1-40.

Fenny, P., L. Rosenberry and M. Carter. 1983. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies. In Ahmad, S. **Herbivorous Insects: Host-Seeking Behavior and Mechanism.** (eds), Academic Press, New York.

Fernández, G.C. and N.S. Talekar. 1990. Genetics and Breeding for bruchid resistance in Asiatic *Vigna* species. K. Fujji et al. (eds.), **Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution,** 209-217.

Finch, S. 1980. Assessing host-plant finding by insects. In **Insect- Plant-Relationships.** Visser. F.H. Minks A.K. (eds), PUDOC, Wagening, 24-63.

Fox, L.R and P.A. Morrow. 1981. Specialization: species property or local phenomenon. **Science.** 211: 887-892.

Fox, L.R and J. Eisenbach. 1992. Contrary choices: possible exploitation of enemy-free space by herbivorous insects in cultivated vs. wild crucifers. **Oecologia** 89: 574-579.

Fox, W.Ch. 1993. Maternal and genetic influences on egg size and larval performance in seed beetle (*Callosobruchus maculatus*): multigenerational transmission of a maternal effect?. **Heredity** 73: 509-517.

Fox, W.Ch. and M. Tarta. 1994. Oviposition substrate effects adult mortality, independent of reproduction, in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. **Ecological Entomology.** 19: 108-110.

Fox. W.CH., Kim. J. Waddell and T.A. Mousseau. 1995. Parental Host plant effects offspring life histories in a seed beetle. **Ecology,** 76 (2): 402-411.

Fujii, K., A.M. Gatehouse., C.D. Johnson., R. Mitchel and T Yoshida. 1989. **Bruchids and legumes Economics, Ecology and Coevolution**. Kluwer academic publishers. 407 pp.

Futuyma, D.J. and R.P. Cort; I.V. Noordwijky 1984. Adaptation to host plants in the fall cankerworm (*Alsophila pometaria* and its bearing on the evolution of host affiliation in phytophagous insects. **Am. Nat.** 123: 287-296.

Futuyma, D.L. and S.C. Peterson, 1985. Genetics variation in the use of resources by insects. **Ann. Rev. Entomol.** 30: 217-238.

Gepts, P. 1988. **Genetic Resource of Phaseolus Beans**. (eds), Gepts, 143-161.

Gepts. P. 1990. Biochemical evidence bearing on the domestication of *Phaseolus* (Fabaceae) beans. **Economic Botany**, 44 (3 supplement): 28-38 pp.

Gokhale, V.G., H. Honda and I. Yamamoto. 1990. Role of physical and chemical stimuli of legume host seeds in comparative ovipositional behaviour of *Callosobruchus maculatus* (Fab.) and *C. Chinensis* (Linn.) (Coleoptera: Bruchidae). In: Fujii et al. (eds.), **Bruchids and legumes: Economics, Ecology and Coevolution**, 45-51 pp.

Grevstad, F.S and B.W. Klepetka. 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. **Oecologia** 92: 399-404.

Gould, F. 1983. Genetics of Plant-Herbivore Systems: Interaction between applied and basic study. In: Denno, R.F. and M.S. McClure. 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. London, New York. 771 pp.

Hare D.J. and S.Y. Dicks. 1990. Variation in life history parameters of California red scale on different citrus cultivars. **Ecology**, 7(4): 1451-1460.

Hare, J.H and G.G. Kennedy. 1986. Genetic variation in plant-insect associations: Survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. **Evolution** 40: 1031-1043.

Harris, M.O. and J.R. Miller. 1982. Synergism of visual and chemical stimuli in the oviposition behavior of *Delia antiqua*.

In: Visser J.H. Minks, A.K. 1982. **Insect-plant relationships**.
Visser J.H. Minks, A.K. (eds). PUDOC, Wageningen, 117-122.

Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution** 23:1-27 [13].

Janzen, D.H. 1977. How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae: *Callosobruchus maculatus*) die on non-host seeds. **Ecology** 58: 921-927.

Johnson, C.D and R.A. Kistler. 1985. Nutritional ecology of bruchid beetles. In: Slansky, J.R. F and J.D. Rodríguez. 1987. **Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates**. John Wiley & Sons. New York. 259-281 pp.

Johnson, C.D. 1981. Host preferences of *Stator* (Coleoptera: Bruchidae) in nonhost seeds. **Environ. Entomol.** 10: 857-863.

Jones, R.E. 1991. Host location and oviposition on plants. In: **Reproductive Behavior of Insect individuals and populations**. W. J. Bailey y J.Ridsdill-Smith (eds.) 108-133 pp. Chapman-Hall, E.U.A.

Kareiva, P. 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movements quantifying the influences of plant spacing and quality on foraging discrimination. **Ecol. Monogr.** 52: 261-282

Ke, Ch.K. and B.A. McPheron. 1993. **Evolution of insect pest**. John Wiley & Sons, Inc. New York.

Klister, R.A. 1985. Factors influencing population dynamics and stability within a tree trophic level system: Mesquite seeds, and parasitic Hymenoptera. Ph.D. dissertation, Northern Arizona University, Flagstaff.

Koenig, R.L., S.P Singh and P. Gepts. 1990. Novel Phaseolin types in wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabacea) **Economic Botany**, 44(1): 50-60 pp.

Lerol, B., A. Bonet, B. Pichard y J.C. Beimont. 1990. Relaciones entre Bruquidae (Coleoptera) y poblaciones silvestres de *Phaseolus* (Leguminosae:Phaseolinae) en el Norte de Morelos, México. **Acta Zoologica Mexicana**, 42: 1-28.

Legg, D.E., C. Schenk and H.C. Chiang. 1986. European corn borer (Lepidoptera:Pyralidae) oviposition preference and survival on sunflower and corn. **Environ. Entomol.** 15: 631-634.

Lewis, A.C. 1984. Plant quality and grasshopper feeding: effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. **Ecology** 65: 836-843.

Linding, C.R. 1996. Fitoalexinas, resistencia a hongos patógenos y costos asociados de defensa en variedades silvestres y cultivadas de *Phaseolus* spp. Tesis de Maestría. UNAM, México.

Linding, C.R and F.J.G. Espinosa. 1996. Loss of chemical diversity in *Phaseolus vulgaris* L. and *P. coccineus* L. Cultivars compared with wild relatives. En prensa.

Mackay, D.A. and C. Singer. 1982. The basis of apparent preference for isolated plants by ovipositing *Euptychia libye* butterflies. **Ecol. Entomol.** 7: 299-303.

Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science** 226: 537-539.

Mbata, N.G. 1992. Eggs distribution on seeds by *Callosobruchus subinnotatus* (Pic.) (Coleoptera:Bruchidae). **J. Stored. Prod. Res.** Vol.28 (4): 301-305.

McNeill, S. 1973. The dynamics of a population of *Leptoterna dolobrata* (Heteroptera:Miridae) in relation to its food resources.

J. Anim. Ecol. 42: 495-507.

Mendoza. B.C, S.B. Linares, L.G. Rlías and R. Bressani. 1990. Características tecnológicas y nutricionales de 20 cultivares de frijol común (*Phaseolus vulgaris*). II. Características nutricionales del grano. **Turrialba** Vol. 40 (1): 45-51.

Messina, F. 1984. Influence of cowpea pod maturity on the oviposition choices and larval survival of a bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus*. **Entomol. Exp. Appl.** 35: 241-248.

Miller, J.R. and T.A. Miller. 1986. **Insect-Plant interactions**. Eds. Miller and Miller. Springer-Verlag New York Inc.

Mithen, R., A.F. Raybould and A. Giamoustaris. 1995. Divergent selection for secondary metabolites between wild populations of *Brassica oleracea* and its implications for plant-herbivore interactions. **Heredity** 75: 472-484.

Mitchell, R. 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F) **Ecology** 56: 696-702.

Mitchell, R. 1983. Effects of host-plant variability on the fitness of sedentary herbivorous insects, 433369 pp. In: Denno, R.F. and M.S. McClure. 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. London, New York. 771 pp.

Mousseau, T.A. and H. Dingle. 1991. Maternal effects in insect life histories. **Annual Review of Entomology** 36: 511-534.

Murphy, D.D., Launer A.E. and P.R. Ehrlich. 1983. The role of adult feeding in egg production and population dynamics of the checkerspot butterfly *Euprydryas editha*. **Oecologia** 56:257-263.

Myers, J.H. 1985. Effect of physiological condition of host plant on the ovipositional choice of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*. **J. Anim. Ecol.** 54: 193-204.

Nwazen, K.F. and E. Hobert. 1976. Seed coats of cowpeas affect oviposition and larval development of *Callosobruchus maculatus*. **Environ. Entomol.** 5: 213-218.

Ofuya, T. and S. Agele. 1989. Ability of ovipositing *Callosobruchus maculatus* females to discriminate between seeds bearing their own eggs and those bearing eggs of the other females. **Ecological Entomology** 14: 243-246.

Ortega, L.M. 1987. Tasas de sobrevivencia y reproducción de *Acanthoscelides obtectus* en diferentes variedades de frijol *Phaseolus vulgaris*. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados Chapingo, México.

Peter, F.C and D. Julie. 1992. Comparison of seed consumption and the practical use of insect weight in determining effects of host seed on the Mexican bean weevil, *Zabrotes Subfasciatus* (Boh). **J. Stored. Prod. Res.** Vol.28(4):

Piñero, D and L. Eguiarte. 1988. The origin and biosystematic status of *Phaseolus coccineus* spp. *polyanthus*: electrophoretic evidence. **Euphytica**. 37:199-203.

Pfaffenberger, G.D. and C.D. Johnson. 1976. Biosystematics of the first-stage larvae of some North American Bruchidae (Coleoptera). **Tech. Bull.U.S. Dept. Agric.** 1525.

Podoler, H. and S.W. Applebaum. 1971d. Basic nutritional requirements of larvae of bruchid beetles, *Callosobruchus chinensis* L. **J. Stored. Prod. Res.** 7: 187-193.

Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPherson, J.N. Thompson and A.E. Weis. 1980. Interactions among tree trophic levels: influence on plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 11: 41-65.

Prokopy, R.J. and E.D. Owens. 1978. Visual generalist-visual specialist phytophagous insects: Host selection behaviour and application to management. **Entomol. Exp. Appl.** 24: 409-420.

Prokopy, R.T. and A.L. Averill; S.S. Cooley; B.A. Roitberg. 1982. Associative learning in egg-laying site by apple maggot flies. **Science** 218: 76-77.

Ramírez, T.E. 1991. Tablas de vida y fertilidad del gorgojo *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera:Bruchidae) en cinco variedades de frijol *Phaseolus vulgaris* L. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados Chapingo. Chapingo, México.

Rausher, M.D. 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. **Science** 200: 1071-1073.

Rausher, M.D. 1982. Population differentiation in *Euphydryas editha* butterflies: larval adaptation to different hosts. **Evolution** 36: 581-590.

Rausher, M.D. 1983. Ecology of host-selection behavior in phytophagous insects. In: Denno, R.F. and M.S. McClure. 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. London, New York. 771 pp.

Rausher, M.D. and D.R. Papaj. 1983. Demographic consequences of discrimination among conspecific host plants by *Battus philenor* butterflies. **Ecology** 64: 1220-1228.

Rausher, M.D. 1984. The evolution of habitat preference in subdivided populations. *Evolution*. 38:596-608. In:Thompson, J.N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phythophagous insects. *Entomol.exp.appl.*47: 3-14, .

Rhoades, D.F. and R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytochem.* 10:168-213.

Root, R.B. and P.M. Kareiva. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptative significance of Markovian movements in patchy environments. *Ecology*. 65(1): 147-165.

Rosenthal, G.A. and D.H. Janzen.1983. Avoidance of nonprotein amino acid incorporation in source for a seed the predator *Caryedes brasiliensis* (Bruchidae). *Science* 217:353-355.

Rosenthal, G.A. 1983. Biochemical adaptation of bruchid beetle *Caryedes brasiliensis* to L-canavanine, a higher plant allelochemical. *J.Chem. Ecol.* 9: 219-220.

Roy, D.H. and R.V. Bhat. 1975. Variation in neurotoxin, trypsin inhibitors and susceptibility to insect attack in varieties of *Lathyrus sativus* seeds. *Environ. Physiol. Biochem.* 5: 172-177.

Sánchez, R.A. 1992. Preferencia y supervivencia de *Zabrotes subfasciatus* en distintas variedades de frijol. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados Chapingo. Chapingo, México.

Sánchez, G.M.C. 1995. Ecología de la depredación en semillas de *Nectandra ambigens* en Los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.

SAS, Institute, 1988. SAS/STAT™ User's Guide, Release 6.03 Edition. SAS. Institute, Inc. Cray, North Carolina. 1028 pp.

Scriber, J.M. 1983. The evolution of feeding specialization, physiological efficiency and host races in selected Papilionidae and Saturnidae. 373-412 pp. In: Denno, R.F. and M.S. McClure. 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. London, New York. 771 pp.

Shuichi, Y. and O. Naota. 1993. The phenology and intrinsic quality of wild crucifers that determine the community structure of their herbivorous insects. *Res. Popul. Ecol.* 35: 151-170.

Singer, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution* 25: 383-389.

Singer, M.C. 1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 176: 75-77.

Singer, M.C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. **En insect-Plant interactions**. Miller, J.R y T.A. Miller (eds) pp 64-94.

Singer, M.C. 1989. Butterfly-hostplant relationships: Host quality, adult choice and larval success. In: Wright, R.I.V and P.R. Ackery. 1989. **The biology of butterflies**. Princeton University, New Jersey.

Smartt, J. 1988. **Morphological, Physiological and biochemical changes in Phaseolus beans**, 143-161 pp. Kluger Academic Publishers.

Soberón, M.J., C.M, Cordero and B.B. Benrey. 1988. Patterns of oviposition by *Sandia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to food plant apparency. *Ecological Entomology*, 13: 71-79.

Sotelo, A., Sousa, H. and Sánchez, M. 1995. Comparative study of the chemical composition of wild and cultivated beans. **Plant Foods for Human Nutrition**, 47: 93-100.

Southwood, T.R.E. 1987. **Ecological methods**. Chapman & Hall. 524 pp.

Stanton, M.L. 1982. Searching in a patchy environment: foodplant selection by *Colias philodice* butterflies. *Oecologia* 39: 79-91.

Tabashnik, B.E., H. Wheelock., J.D. Rainbolt and W.B. Watt. 1981. Individual variation in oviposition preference in the butterfly *Colias eurytheme*. *Oecologia* 50: 225-230.

Tadeusz, J.K. 1995. Expression of genetic and environmental variation for life history characters on the usual and novel host in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidea). *Heredity* 75: 70-76.

Tapia, B.H. 1983. Manual de producción de frijol común. Dirección General Técnicas Agropecuarias. Managua Nicaragua. pp. 16-19 y 166-169.

Thiery, D. 1982. Consequences of stress on neonate larvae of *Acanthoscelides obtectus* on penetration frequency in stored *Phaseolus vulgaris* seeds. **Entomol. Exp. Appl.** 32 (2): 195-197.

Thompson, J.N and Price P.W. 1977. Plant plasticity, phenology, and herbivore dispersion: wild parsnip and the parsnip webworm. **Ecology** 58: 1112-1119.

Thompson, J.N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phythophagous insects. **Entomol.exp.appl.** 47: 3-14.

Thymothy, A.M and H. Dingle. 1991. Maternal effects in insect life histories. **Ann. Rev. Entomol.** 36: 511-534.

Toque-Naga, Y. 1991. The mechanisms of contest and scramble competition in bruchid species. K. Fujii et al. (eds) **Bruchids and legumes: Economics, Ecology and Coevolution** 341-349.

Turlings, T.C.J., F.L. Wäckers., L.B.M. Vet., W.J. Lewis and Tumlinson, J.H. 1993. Learning of host-location cues by himenopterus parasitoids. In: A.C Lewis and D.R. Papaj, eds., **Insect Learning: Ecology and Evolutionary Perspectives**, pp 51-78. Chapman and Hall, New York.

Turlings, T.C.J., J.H. Loughrin., P.J. McCall., U.S.R. Rose., W.J. Lewis., W.J. Tumlinson. 1995. How caterpillar-damaged plants protec themselves by attracting parasitic wasps. **Proceedings of National Academy of Science** 92: 4169-4174.

Utida, S, 1967. Collective oviposition and larval aggregation in *Zabrotes subfasciatus* (Boh.) (Coleoptera: Bruchidae). **J. Stored. Prod. Res.** 2: 315-322.

Vanderborgh, T. 1979. Le dosege de l'acide cyanhydrique chez *Phaseolus lunatus* L. **Annales de Gembloux** 85: 20-41.

Vet, L.E. and A.W. Groenewold. 1990. Semiochemicals and learning in parasitoids. **Journal of Chemical Ecology** 37:147-172.

Via, S.1986. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. **Evolution** 40: 778-785.

Via, S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.* 35:421-446.

Visser, E.M. 1994. The importance of being large: The relationship between size and fitness in females of parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera:Brachonidae). *Journal of Animal Ecology*. 63: 963-978.

Waldvogel, M. and F. Gould. 1990. Variation in oviposition preference of *Heliotis virescens* in relation to macroevolutionary patterns of heliothine host range. *Evolution*, 44 (59): 1326-1337.

Wasserman, S.S. 1981. Host-induced oviposition preferences and oviposition markers in the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 74: 242-245.

Wasserman, S.S and D.J. Futuyma. 1981. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera:Bruchidae). *Evolution* 35: 605-617.

Weder, J.K.P. 1981. Protease inhibitors in the leguminosae. In R.M Polhill and P.H. Raven eds. *Advances in Legume Systematic*. Royal Botanical Garden, Kew. U.K. 533-560.

Wighthman, J.A. 1978. The ecology of *Callosobruchus analis* (Coleoptera:Bruchidae): Morphometrics and energetics of the immature stages. *J. Anim. Ecol.* 47: 117-129.

Wiklund, C. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host planta range in *Papilio machaon*. *Oecologia* 18: 185-197.

Williams, K.S. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. III. Oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia* 56: 336-340.

Wood, T.K. and S.I. Guttman, 1983. *Echenopa binotata* complex: sympatric speciation? *Science* 220: 310-312.

Wright, S. 1978. *Evolution of the genetics of populations. Variability within and among natural populations*. Vol. 4. University of Chicago Press.

Yoshida, T. 1990. Historical Review of bruchid studies in japan. K. Fujii et al. (eds) **Bruchids and legumes: Economics, Ecology and Coevolution** 1-24.

Zanger, A.R. and B.M, Berenbaum. 1990. Furanocoumarin introduction in wild parsnips: genetics and population variation. **Ecology** 71: 1933-1940.

Zar, J.H. 1974. **Biostatistica Analysis**. Prentice- Hall, Englewood Cliffs, N. J.