



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

00376

8
29.

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Relación entre la variación del tamaño del cuerpo
y algunos componentes de adecuación
en Stenocorse bruchivora (Hymenoptera: Braconidae)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)
P R E S E N T A :
Rocio Andrea Reyes López

DIRECTORA DE TESIS: Dra. Betty Benrey Boguslavsky

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1978

26020



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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	1
INTRODUCCION	
El tamaño corporal en insectos	2
Efecto del tamaño del hospedero en la biología de los insectos parasitoides	3
Factores que determinan la proporción sexual de los parasitoides	8
PREGUNTAS Y PREDICCIONES	11
SISTEMA BIOLOGICO	
<i>Stenocorse bruchivora</i>	13
<i>Zabrotes subfasciatus</i>	14
MATERIALES Y METODOS	
Cultivo de <i>Stenocorse bruchivora</i>	17
Cultivo de <i>Zabrotes subfasciatus</i>	17
Desempeño de <i>S. bruchivora</i> en <i>Z. subfasciatus</i>	18
Fecundidad	20
Proporción sexual	21
Longevidad	22
RESULTADOS	
Desempeño de <i>S. bruchivora</i> en <i>Z. subfasciatus</i>	23
Fecundidad	24
Proporción sexual	26
Longevidad	26
DISCUSION	36
CONCLUSIONES	52
LITERATURA CITADA	53

RESUMEN

En este trabajo se evaluó el desempeño del parasitoide *Stenocorse bruchivora* (Braconidae) al desarrollarse sobre *Zabrotes subfasciatus* (Bruchidae) de diferentes edades. Asimismo, se evaluó la relación entre el tamaño corporal del parasitoide adulto con la fecundidad y la longevidad y se determinó el efecto de la alimentación sobre estos mismos componentes de adecuación.

Los resultados obtenidos mostraron que el desempeño de *S. bruchivora* fue mejor cuando se desarrolló sobre individuos de *Z. subfasciatus* de 17 y 19 días de edad. La sobrevivencia y el tamaño de los parasitoides que emergieron de los hospederos de esta edad, fue mayor que el de aquellos que emergieron de hospederos de otras edades; además la proporción sexual de los parasitoides que emergieron de estos hospederos está sesgada hacia las hembras. Estos resultados concordaron con las predicciones del modelo que considera que los hospederos de mayor tamaño proporcionan un mejor recurso a los parasitoides, lo cual se refleja en un mejor desempeño.

La relación entre la fecundidad y el tamaño corporal fue positiva, lo mismo que la relación entre la longevidad y el tamaño corporal. Este tipo de correlaciones han sido reportadas anteriormente para otras especies de parasitoides. Por otra parte, la fecundidad y la longevidad aumentaron significativamente cuando los parasitoides se alimentaron, lo cual es relevante si consideramos que en condiciones naturales no siempre es posible que los parasitoides encuentren fuentes de alimento. Además, *S. bruchivora* utiliza como hospederos brúquidos que son considerados plagas de cultivos importantes como el frijol. Por tal razón la influencia que presenta el acceso al alimento en los componentes de adecuación de esta parasitoide debe considerarse si se desea incluir a *S. bruchivora* en algún programa de control biológico.

INTRODUCCION

El tamaño corporal en insectos.

La historia de vida de un organismo incluye todos los eventos que son relevantes a lo largo de su vida (Peters, 1983; Stearns, 1992). En la naturaleza encontramos una gran diversidad en las características de historias de vida, observándose variaciones entre especies y entre los individuos, aunque el intervalo de variación intraespecífica es más pequeña que la variación interespecífica (Stearns, 1992). Las características más importantes que se toman en cuenta para el estudio de las historias de vida son las que afectan la reproducción y sobrevivencia de los organismos (Roff, 1992); asimismo el tamaño corporal de los organismos es relevante porque existe evidencia de que esta variable está involucrada en su éxito reproductivo (Bailey y Ridsdill-Smith, 1991; Roff, 1992). Se ha sugerido que la sobrevivencia, la longevidad, la fecundidad y la capacidad inseminativa dependen en gran medida del tamaño corporal de los organismos (Krebs y Davies, 1987; Stearns, 1992; Roff, 1992), lo cual se refleja directamente en su adecuación. Además esta variable está relacionada con la edad a la cual los organismos alcanzan la madurez sexual, ya que el período prerreproductivo se prolonga al incrementarse el tamaño corporal (Stearns, 1992). El retraso de la madurez, permite un mayor crecimiento, lo cual es una ventaja porque un mayor tamaño corporal promueve el incremento en la fecundidad en las hembras (Clifford y Boerger, 1974; Waage, 1984; Clutton Brock *et al.* 1988; Marshall, 1990; Benrey y Denno, 1998). En especies polígamas en las que los machos compiten directamente entre ellos por el acceso a las hembras, los machos tienden a retrasar su madurez para crecer más, lo cual les permite tener una mayor habilidad competitiva (Bonstra y Krebs, 1979; Clutton Brock *et al.* 1988; Patridge, 1988).

En general, el tamaño corporal de los insectos holometábolos adultos varía interespecíficamente como resultado de los procesos de crecimiento (*i.e.* aumenta su tamaño) y desarrollo (*i.e.* cambia su forma) (Gordon, 1984; Patridge, 1988). Algunos factores que determinan el tamaño corporal de los insectos son: la disponibilidad de recursos alimenticios, la temperatura ambiental, la competencia inter e intraespecífica y los factores genéticos (Anderson, 1973; Burnet *et al.*, 1977; Atkinson, 1979). En algunos ordenes de insectos el tamaño del adulto tiene un fuerte componente genético, por ejemplo en muchas especies de lepidópteros la reducción en la cantidad y/o en la calidad del alimento usualmente retarda el crecimiento de las larvas de estos insectos, pero no reduce su tamaño como adultos (Gullan y Cranston, 1994). Sin embargo, en otros grupos la cantidad de alimento es determinante en el tamaño de los insectos en la edad adulta, tal como sucede con los insectos parasitoides (Godfray, 1994).

Efecto del tamaño del hospedero en la biología de los insectos parasitoides.

Los parasitoides son un grupo de insectos que viven como "parásitos" de otros artrópodos durante su etapa larval, causándole la muerte a su hospedero al finalizar su desarrollo, emergiendo como adultos de vida libre (Godfray, 1994). Dentro de un solo hospedero se puede desarrollar más de un parasitoide. Cuando sólo es un parasitoide por hospedero recibe el nombre de parasitoide solitario; si son dos o más se conocen como parasitoides gregarios, y se dice que hay multiparasitismo.

Las hembras parasitoides deben tomar varias "decisiones" a lo largo de su vida: al emerger del hospedero deben elegir un macho para aparearse, después del apareamiento deben localizar y elegir al hospedero en el que se desarrollará su

progenie, una vez elegido el hospedero, deben "decidir" el sexo de su progenie (Wilkes, 1965; en: Orzack y Parker, 1986). En esta serie de elecciones influye tanto el tamaño del hospedero como el tamaño de la hembra parasitoide, como se mencionará a continuación.

Localización y elección del hospedero. La localización de un hospedero se lleva a cabo a través de mecanismos de orientación. Las hembras se guían principalmente utilizando compuestos químicos volátiles producidos por el hospedero o producidos por la planta de la que se alimenta el hospedero (Sato y Ohsaki, 1987; Lewis y Gross, 1989; Turlings *et al.*, 1995). Una vez que el hospedero ha sido localizado, otra serie de factores determinan si la hembra parasitoide acepta o no al hospedero. No se ha establecido si existe una secuencia en el proceso de aceptación; se cree hay un acercamiento que involucra las antenas, los ojos, el ovipositor y los tarsos para la detección de mecanorreceptores y/o quimiorreceptores que influirán en su decisión (Hopper, 1986). Se ha registrado que las hembras evalúan la edad y el tamaño del hospedero (Charnov *et al.*, 1981; Juliano, 1982; Jong, 1989; Reznik, 1992), su forma y su textura (Weseloh, 1971; Richerson y De Loach, 1972) y el movimiento del hospedero (Richerson y De Loach, 1972; Michaud, 1994). Aunque todos estos factores son importantes, la influencia del tamaño del hospedero en la elección por parte del parasitoide ha recibido gran atención por parte de los investigadores (Flanders, 1935; Salt, 1940; Klomp y Teerink, 1967; Boldt, 1974; referencias en Kazmer y Luck, 1995). En la década de los 80's Charnov realizó varios trabajos al respecto (Charnov, 1979; Charnov *et al.* 1981; Charnov y Skinner, 1985). Más recientemente los estudios se han enfocado a la relevancia que tiene la elección de hospederos en los programas de control biológico (Hardum *et al.*, 1995; Kazmer y

Luck, 1995). En estos estudios se ha señalado que la evaluación del tamaño del hospedero por parte de la hembra es muy importante, ya que existe una estrecha relación entre el tamaño del hospedero y el tamaño del parasitoide adulto que se desarrolla sobre él. Esta relación es el resultado del hecho de que el hospedero representa el alimento con el que cuenta el parasitoide para su desarrollo larval. Los hospederos de mayor tamaño proporcionan al parasitoide un recurso de mayor cantidad y calidad que un hospedero pequeño. Si un parasitoide se desarrolla sobre un hospedero muy pequeño, el recurso con el que cuenta el parasitoide es tan escaso que el parasitoide muere antes de alcanzar la madurez. En otros casos, un hospedero pequeño puede ser recurso suficiente para que el parasitoide alcance la edad adulta, pero presentando malformaciones físicas (Godfray, 1994). La edad y la talla del hospedero están estrechamente relacionados. Sin embargo, la calidad del hospedero puede ser determinada por la edad del hospedero, independientemente de su tamaño (Charnov *et al.*, 1981; Pak, 1986; Hopper, 1986) debido a que la edad marca diferencias fisiológicas en el hospedero y éstas pueden influir en la forma en que el parasitoide aprovecha los recursos (Fujii y Mar Wai, 1990).

En algunos casos los hospederos no se encuentran visibles para las hembras, tal como sucede con los parasitoides de herbívoros que se alimentan en el interior de los frutos, por ejemplo las moscas de la fruta (Tephritidae), de las semillas o en el caso de los insectos minadores. En estos casos las hembras parasitoides pueden localizar al hospedero al detectar las vibraciones que éste produce desde el interior de donde se encuentra (Laurence, 1981). A este mecanismo se le conoce como vibrotaxis y también puede ser utilizado por la hembra parasitoide para determinar el tamaño de su hospedero aún cuando la hembra no lo pueda ver (Casas, 1989).

Proporción sexual de la progenie. Las hembras parasitoides presentan un sistema cromosómico haplo-diploide, en el cual las hembras son diploides y los machos son haploides, por lo que las hembras se desarrollan a partir de huevos fecundados y los machos se desarrollan de huevos sin fecundar. Este tipo de sistema les confiere a las hembras la capacidad de elegir el sexo de su progenie al momento de ovipositar. Después de que la hembra ha evaluado al hospedero y decide aceptarlo, debe decidir el sexo de su progenie. Si se trata de un parasitoide solitario, éste puede elegir el sexo del huevo; en cambio, cuando se trata de un parasitoide gregario, éste puede elegir el número de huevos que colocará sobre el hospedero y además el sexo de cada uno de ellos. La proporción sexual de la progenie afecta significativamente la habilidad de la hembra para pasar el mayor número posible de sus genes a la siguiente generación (King, 1993), por tal razón la capacidad que tiene una hembra parasitoide de manipular la proporción sexual de su progenie, le permite maximizar su adecuación a través de su descendencia.

Tamaño corporal del parasitoide adulto. El tamaño de los parasitoides adultos es determinado por el cociente de la tasa de crecimiento entre la tasa de desarrollo larval (Mackauer, 1996). Ambas tasas son afectadas en gran medida por el tamaño del hospedero sobre el cual se alimentan durante su etapa larval, como ya se mencionó anteriormente. En el caso de los parasitoides gregarios, otro factor que influye en su tamaño como adultos, es el número de hermanos que se desarrollan sobre un mismo hospedero. A medida que aumenta el número de parasitoides desarrollándose sobre un mismo hospedero, disminuye el tamaño de los parasitoides adultos que emergen (Waage, 1984). Esto se debe a que entre más individuos se desarrollen sobre un hospedero, la cantidad de recursos disponibles se reduce.

Así como sucede con la proporción sexual, las hembras deciden el tamaño de puesta que incrementa su adecuación. De acuerdo a esta premisa, los modelos al respecto sugieren que el tamaño de puesta se relaciona con el tamaño del hospedero. Las hembras colocarán más hijos en hospederos grandes y menos hijos en hospederos pequeños (Waage y Godfray, 1985), debido a que los hospederos grandes proporcionan una mayor cantidad de alimento en comparación con los hospederos pequeños.

Al igual que para otros insectos, el tamaño del parasitoide afecta varios componentes de la adecuación, tales como el número de huevos ovipositados, el tamaño de los huevos, la tasa de desarrollo, la eficiencia de búsqueda de las hembras, la habilidad competitiva y la capacidad inseminativa de los machos (Godfray, 1994; Kazmer y Luck, 1995; Visser, 1994). Asimismo la relación entre el tamaño corporal de las hembras parasitoides y su fecundidad ha sido ampliamente estudiada, encontrándose que ésta es positiva en la mayoría de los casos (Mendel *et al.*, 1987; Visser, 1994; Lampson *et al.*, 1996; Benrey y Denno, 1998). Además existe evidencia de que la longevidad de los parasitoides también está directamente relacionada con su tamaño corporal (Klomp y Teerink, 1967; Sandlan, 1979; Hardy *et al.*, 1992). Una mayor longevidad promueve un incremento en la fecundidad, como resultado de que las hembras disponen de más tiempo para liberar un mayor número de huevos (Sandlan, 1979; Visser, 1994).

En el caso de los machos hay evidencias que sugieren que tanto machos pequeños como grandes son igualmente exitosos en términos de la duración del período de cortejo (van den Assem *et al.*, 1989). Sin embargo, un macho pequeño es

menos eficiente en la obtención de cópulas, principalmente bajo situaciones de competencia, cuando se ha registrado un mayor éxito por parte de machos grandes (van den Assem *et al.*, 1989). Asimismo, cuando la densidad de hembras presentes es alta, los machos pequeños son menos eficientes debido a un agotamiento del esperma (Heinz, 1991). Otra posibilidad es que un macho grande incremente su éxito reproductivo como resultado de una mayor longevidad, ya que también se ha reportado una relación entre el tamaño y la longevidad de los machos (Elgar y Pierce, 1988), lo cual está asociado con la posibilidad de poder tener una mayor cantidad de cópulas.

Factores que determinan la proporción sexual de los parasitoides.

Los principales factores que pueden afectar la proporción sexual de la progenie de una hembra parasitoide son: la calidad del recurso disponible para el desarrollo de la descendencia (calidad de los hospederos; Charnov *et al.*, 1981) y la competencia local por apareamientos (LMC, por sus siglas en inglés), que se presenta en función del número de hembras presentes al momento de ovipositar (Hamilton, 1979, en King, 1993).

Calidad del recurso. El modelo de elección en función del tamaño del hospedero (Charnov *et al.*, 1981) tiene dos predicciones generales: (1) la proporción sexual de la progenie debe variar como función del tamaño del hospedero y (2) la respuesta de una hembra a un tamaño de hospedero en particular dependerá de los tamaños de hospedero disponibles. Este modelo supone que cuando una hembra parasitoide encuentre hospederos de varios tamaños, colocará a sus hijas en los hospederos grandes y a sus hijos en los hospederos pequeños, como resultado de

que el tamaño del hospedero tiene un efecto positivo mayor en el éxito reproductivo de las hembras que en el éxito de los machos parasitoides (Charnov y Skinner, 1985). De acuerdo a este modelo se considera que la manipulación de la proporción sexual es una adaptación mediada por el efecto diferencial que tiene el tamaño del hospedero en avispas de distinto sexo (Charnov *et al.*, 1981). Otros modelos suponen que la hembra es capaz de estimar la proporción de hospederos pequeños y grandes y, de acuerdo con esto, ajustar la proporción sexual (Werren, 1989).

Waage (1982) propuso que la manipulación de la proporción sexual en respuesta al tamaño del hospedero sólo podía observarse en los parasitoides solitarios y parasitoides idiobiontes (cuyos hospederos no crecen, *i.e.* huevos, pupas o adultos paralizados). Este autor considera que en los parasitoides koinobiontes (*i.e.* aquellos hospederos que continúan creciendo aún parasitados) el tamaño del hospedero no es un buen indicador de la cantidad de recurso del que dispone la larva del parasitoide. Existe evidencia que indica que la mayor proporción de especies que presentan proporciones sexuales dependientes del tamaño del hospedero son especies solitarias e idiobiontes (Referencias en King, 1989), lo cual concuerda con la hipótesis de Waage. En contraste el parasitoide *Heterospilus prosopidis*, es un koinobionte que manipula la proporción sexual en respuesta del tamaño del hospedero (Charnov *et al.*, 1981; Jones, 1982), y *Spalangia endius* es un parasitoide idiobionte que no manipula la proporción sexual en respuesta del tamaño del hospedero (King, 1989).

Competencia local por apareamientos. Los modelos de la competencia local por apareamientos predicen que las hembras modificarán su proporción sexual para optimizar su adecuación, por lo cual ésta se sesgará en función del número de

hembras presentes (Hamilton, 1967; en Hassell y Godfray, 1992). La competencia local por apareamientos se presenta cuando los hospederos están distribuidos en parches y se encuentra más de una hembra presente en cada parche. La progenie de estas hembras se va a aparear al momento de emerger, de manera que hay una fuerte competencia entre los machos por el acceso a las hembras. Estos modelos también predicen que la proporción sexual será de 0.5 cuando varias hembras estén presentes en un parche, y cuando el número de hembras sea menor, la proporción sexual estará sesgada hacia las hembras. En el caso en que sólo una hembra colonice el parche, entonces se espera que sólo se produzca el número de machos necesarios para inseminar a todas sus hijas (Waage y Godfray, 1985).

PREGUNTAS Y PREDICCIONES

El conocimiento de la relación entre el tamaño corporal y la adecuación constituye un tópico central en el estudio de la ecología de los parasitoides. Este conocimiento permite entender los factores que determinan la decisión que toma la hembra parasitoide en el momento de ovipositar. Asimismo, en los modelos de selección de especies hospederas es necesario conocer la adecuación de los parasitoides de diferentes tamaños, para así calcular el valor que tiene un hospedero en particular para una hembra parasitoide (Visser, 1994).

En este trabajo se evaluó el desempeño (medido en términos de emergencia de parasitoides adultos, tiempo de desarrollo, proporción sexual y tamaño de la progenie) y algunos parámetros de adecuación del parasitoide *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae) al desarrollarse sobre su hospedero *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae). Observaciones previas a este estudio nos permitieron determinar que existía variabilidad en el tamaño corporal de hembras y machos de *S. bruchivora*, la cual atribuimos al desarrollo de los parasitoides en diferentes estadios larvales de *Z. subfasciatus*. Las características de este sistema biológico nos permitían suponer que el tamaño corporal de *S. bruchivora* podía estar relacionado con su adecuación, tal como se ha reportado para otros sistemas parasitoide - hospedero con características similares (King, 1990; Kouame y Mackauer, 1991; Croft y Copland, 1995; Lampson *et al.*, 1996). Por tal motivo en este trabajo se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cómo varía el desempeño de *S. bruchivora* al desarrollarse sobre larvas de *Z. subfasciatus* de diferentes edades y tamaños? y ¿Cuál es el efecto del tamaño

corporal de *S. bruchivora* y de la disponibilidad de alimento sobre su fecundidad y su longevidad?. Las predicciones que se formularon fueron las siguientes:

I. Si la edad y el tamaño del hospedero afectan el desempeño de *S. bruchivora*, se esperaría que si los parasitoides se desarrollan en larvas de mayor edad (y por tanto de mayor tamaño): (1) su proporción de emergencia sea más alta, (2) su tiempo de desarrollo sea corto, (3) la proporción sexual esté sesgada hacia las hembras y (4) su tamaño corporal sea mayor, en comparación con los parasitoides que se desarrollan en larvas más jóvenes.

II. Si el tamaño corporal de *S. bruchivora* y la disponibilidad de alimento tienen un efecto sobre la longevidad y la fecundidad se esperaría que los parasitoides de mayor talla, y los que se alimentan vivan más tiempo y su fecundidad sea mayor, en comparación de los parasitoides pequeños y aquellos que no se alimentan.

SISTEMA BIOLÓGICO

Stenocorse bruchivora

La familia Braconidae (Hymenoptera) se caracteriza por incluir un gran número de especies parasitoides, muchas de las cuales parasitan insectos considerados plagas de importancia económica (Gullan y Cranston, 1994). Varias especies de esta familia han sido ampliamente utilizadas con éxito en programas de control biológico contra plagas de áfidos, lepidópteros, coleópteros y dípteros (Van Driesche y Bellows, 1996).

Stenocorse bruchivora es un ectoparasitoide solitario de esta familia que ataca a algunas especies de brúquidos, entre las que se encuentran *Acanthoscelides obtectus* y *Zabrotes subfasciatus*, que son plagas importantes de granos almacenados, principalmente frijol (Pérez, 1984). Las hembras de *S. bruchivora* paralizan al hospedero que han elegido para ovipositar, por lo cual se consideran idiobiontes (Pérez, 1984). Este parasitoide tiene la capacidad de parasitar diferentes estadios larvales y prepupas (obs. pers.), además de ser un organismo fácil de cultivar en condiciones de laboratorio, lo cual lo convierte en un sujeto adecuado para estudios referentes a la interacción con sus hospederos. Específicamente, el sistema constituido por el parasitoide *S. bruchivora* y su hospedero *Z. Subfasciatus*, proporciona un modelo ideal para este tipo de estudios, debido a que el desempeño del brúquido es mejor al desarrollarse sobre semillas cultivadas, respecto a su desempeño sobre semillas silvestres (Callejas, 1996). Como resultado de esto, los brúquidos que se desarrollan en diferentes tipos de semillas, proporcionan un recurso de diferente calidad para el parasitoide (Ríos, 1998).

Pérez (1984) ha revisado su biología. El tiempo de desarrollo de *S. bruchivora* es de 24 días. El período de incubación de los huevos es de 48 horas. El desarrollo larval tiene una duración de 6 días, aunque aún no se ha determinado el número de estadios larvales de esta especie. Al término de esta etapa, se inicia un período de prepupa, que dura de dos a tres días. El desarrollo pupal tiene una duración de 11 días para los machos y 13 días para las hembras. Los parasitoides adultos son de color café rojizo y los sexos pueden ser diferenciados porque las hembras presentan un ovipositor al final del abdomen. Las hembras miden de 3 a 4.5 mm y los machos miden de 2.5 a 4.5 mm.

Su distribución en México no se conoce con exactitud, pero se ha reportado su presencia en la localidad de Tepoztlán, Morelos (Pérez, 1984) y en el Estado de Coahuila (Flores y Aguirre, 1989).

Zabrotes subfasciatus

Los brúquidos pertenecen a un grupo de coleópteros que se desarrollan completamente en el interior de semillas o consumen varias semillas dentro de una vaina. Aquellos que atacan leguminosas tales como chicharos y frijoles son considerados plagas importantes (Gullan y Cranston, 1994). Los adultos ovipositan sobre las semillas y las larvas al emerger se abren paso hacia el interior de éstas a través de la testa (Ramírez, 1991).

El "gorgojo mexicano del frijol", *Zabrotes subfasciatus* (Bruchidae), es una plaga que causa considerables daños al frijol *Phaseolus vulgaris* almacenado y en el campo (Ramírez, 1991). También se ha reportado como plaga importante de otras

leguminosas como *P. lunatus* y *P. coccineus*, haba (*Vicia faba*) (Sánchez, 1992) y semillas de *Vigna* (*V. sinensis* y *V. subterranea*) (Hill, 1990).

Los brúquidos de esta especie presentan un notable dimorfismo sexual (Ramírez, 1991; Callejas, 1996). La hembra mide en promedio 2.47 mm, su cuerpo es ovalado y presenta manchas blancas sobre los élitros. El macho es más pequeño, mide 2.2 mm en promedio y sus élitros son de color café claro sin manchas.

Ramírez (1991) ha descrito su biología en detalle. El período de desarrollo de *Z. subfasciatus* es de 24 a 28 días. La hembra oviposita los huevos adhiriéndolos a la semilla. El período de incubación de los huevos es de 6 días. La larva de primer estadio perfora la testa de la semilla y se introduce en ella, alimentándose de los cotiledones. El desarrollo larval de este brúquido ocurre en 12 días, dividido en cuatro estadios (Tabla 1). Terminada la etapa larvaria se inicia un estado de prepupa que dura de uno a dos días. En esta etapa la larva se engrosa y deja de alimentarse. Finalmente, cesa sus movimientos por completo e inicia el estado de pupa. Las condiciones óptimas para su desarrollo son 32°C y 70% de humedad relativa, aunque soporta una temperatura mínima de 20° y máxima de 38°C (Hill, 1990).

Tabla 1. Tiempo de duración de las etapas de desarrollo de *Z. subfasciatus*.

Etapa de desarrollo	Duración (días)	Edad de <i>Z. subfasciatus</i> (días)
Huevo	6	0 - 6
Larva:		
Estadio 1	4	7 - 10
Estadio 2	2	11 - 12
Estadio 3	3	13 - 15
Estadio 4	3	16 - 18
Prepupa	2	19 - 20
Pupa	5	21 - 25

MATERIALES Y METODOS

Cultivo de *Stenocorse bruchivora*

El cultivo del parasitoide *Stenocorse bruchivora* se inició a partir de organismos colectados de semillas de frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris*) provenientes de una localidad de Tepoztlán, Morelos. Para alimentar a los parasitoides se preparaba una solución de agua con azúcar al 10% utilizando vasos de plástico cerrados (25 ml), cuya tapa tenía una perforación por donde se introducía un algodón de dentista que era humedecido con la solución de agua azucarada; además, como parte de su alimentación se ponían gotas de miel sobre la tapa del vaso. Los hospederos que se les proporcionaban a los parasitoides para ovipositar eran larvas de *Zabrotes subfasciatus* de 18 días de edad (cuarto estadio larval) desarrollándose en semillas de *Phaseolus vulgaris*. Las semillas infestadas que fueron expuestas al parasitismo se cambiaban dos veces por semana. Las semillas retiradas se guardaban a temperatura ambiente hasta que emergían los parasitoides. Una vez que emergían, los nuevos parasitoides se colocaban en cajas de vidrio (30 x 15 x 21 cm) a una temperatura constante de 24° C, 70% HR y un fotoperiodo de 16 horas luz, 8 horas oscuridad; éstas fueron las condiciones que se mantuvieron en el cultivo de parasitoides y en el trabajo experimental.

Cultivo de *Zabrotes subfasciatus*

El pie de cría para el cultivo del brúquido *Zabrotes subfasciatus*, se derivó de la colecta de semillas de *Phaseolus vulgaris*, obtenidas en los mercados de Morelos, Oaxaca y Guerrero. El cultivo de brúquidos se mantuvo en frascos de vidrio (1800 ml) en los que se colocó un kg de frijol negro (*Phaseolus vulgaris*) y aproximadamente

3500 individuos de *Zabrotes subfasciatus* (Callejas, 1986). Después de un periodo de cinco días, en el cual las hembras tenían la oportunidad de ovipositar, los brúquidos se retiraban del frijol y se cambiaban a otro frasco con la misma cantidad de semillas. Este cultivo se mantuvo en la incubadora a una temperatura constante de 30°C, 70% HR y 16 horas luz, 8 horas oscuridad.

Desempeño de *S. bruchivora* en *Z. subfasciatus*.

Se evaluó el desempeño de *S. bruchivora* en los diferentes estadios larvales y de pupa de *Z. subfasciatus*. Se estimaron los siguientes componentes del desempeño: 1) tiempo de desarrollo larval (tiempo que transcurre desde que la hembra oviposita en la semilla infestada por el hospedero hasta que emerge el adulto), 2) proporción de emergencia (número de parasitoides adultos que emergieron del hospedero/número de hospederos ofrecidos a la hembra parasitoide), 3) proporción sexual (número de machos/número de parasitoides) y 4) tamaño de la progenie (longitud de la tibia, mm).

En el sistema brúquido-parasitoide que se utilizó en este trabajo no es posible tener la certeza del estadio en el que se encuentran cada uno de los hospederos, ni tampoco de su tamaño corporal, debido a que los brúquidos se encuentran durante todo su desarrollo en el interior de las semillas. Por tal razón utilizamos las edades de los brúquidos como índice del estadio larval, suponiendo que las larvas que tienen una misma edad se encuentran en el mismo estadio fisiológico. Asimismo relacionamos la edad de *Z. subfasciatus* con su tamaño, considerando que las larvas jóvenes son pequeñas y que las larvas de mas edad son más grandes. Se utilizó la edad del brúquido como índice de su tamaño porque se ha reportado que en la familia

Bruchidae existe una correlación positiva entre la edad y el tamaño corporal de los organismos (Terrase *et al.*, 1996).

El diseño experimental para evaluar el desempeño consistió de cinco tratamientos (con 15 réplicas cada uno), representados por los diferentes estadios larvales y de pupa de *Z. subfasciatus* ofrecidos al parasitoide tal como se presenta a continuación:

Tratamiento	Estadio de desarrollo de <i>Z. subfasciatus</i>	Edad de <i>Z. subfasciatus</i> (días)
1	primer - segundo estadio larval	11
2	tercer estadio larval	14
3	cuarto estadio larval	17
4	prepupa	19
5	pupa	21

Para cada réplica se colocó en un recipiente de plástico (13 cm x 10 cm x 5.5 cm) una hembra de *S. bruchivora* recién emergida del cultivo previamente apareada con cuatro semillas de *P. vulgaris*. Cada semilla se encontraba infestada previamente con tres individuos (larvas, prepupas o pupas) de *Z. subfasciatus*. Las hembras de *S. bruchivora* se retiraron después de un período de 48 h., al final del cual se midió la longitud de su tibia, que es un buen estimador de la medida del tamaño corporal (Benrey, 1993). La medida se tomó utilizando un microscopio de disección Olympus modelo BO61, con un ocular con reglilla integrada. Las semillas se guardaron de

manera individual en recipientes de plástico y se mantuvieron en la incubadora hasta que emergieron los parasitoides. Los recipientes se revisaron diariamente y se registró: número y sexo de los parasitoides, fecha de emergencia y longitud de la tibia. Los registros permitieron determinar la proporción de emergencia, el tiempo de desarrollo larval, la proporción sexual y el tamaño corporal de la progenie.

Los resultados se analizaron mediante análisis de varianza, considerando como fuente de variación los tratamientos (representados por las diferentes edades de las larvas de *Z. subfasciatus*), y como variables dependientes la proporción de emergencia, tiempo de desarrollo, proporción sexual y tamaño del adulto: Se utilizó el paquete estadístico GLIM versión 3.77 (Crawley, 1993).

Fecundidad de *S. bruchivora*

La fecundidad de *S. bruchivora* en función de la talla se determinó en dos grupos de hembras: un grupo a las que se les proporcionó alimento y un segundo grupo que se mantuvo sin alimento, utilizando el siguiente diseño experimental. Se seleccionaron 40 hembras recién emergidas del cultivo, cuyo tamaño variaba entre 0.9 y 1.8 mm. Las hembras seleccionadas fueron apareadas con machos provenientes del mismo cultivo y de la misma edad que las hembras. Se prestó un cuidado especial al tamaño de los machos, tratando de que éste no difiriera mucho entre ellos. Al concluir el apareamiento, las hembras se dividieron en dos grupos (con y sin alimento) de 20 hembras cada uno y se colocaron de manera individual en recipientes de plástico transparente (13 cm x 10 cm x 5.5 cm).

A cada hembra se le ofreció un total de 20 larvas de *Z. Subfasciatus* de 17 días de edad (correspondientes al cuarto estadio larval), repartidas en semillas de *P. vulgaris*, en densidades de una a tres larvas por semilla. En todos los casos se igualó el número de semillas a 20, completando con semillas no infestadas. Las semillas se cambiaron diariamente hasta el último día de vida de las hembras. Una vez que se retiraban las semillas, éstas se guardaban en vasos de plástico dentro de la incubadora. Los recipientes de plástico con las semillas se revisaron diariamente para detectar la emergencia de los parasitoides. Se registró para cada recipiente: tiempo de desarrollo de los parasitoides, número de parasitoides emergidos y proporción sexual.

Para evaluar la relación entre la fecundidad y el tamaño, y entre la fecundidad y la longevidad, se utilizaron análisis de regresión lineal (Statistica versión 4.3; Zar, 1984).

Proporción sexual

Durante la realización del experimento de fecundidad se observó una proporción sesgada hacia los machos conforme aumentaba la edad de las hembras al momento de ovipositar. Una posible explicación a esto es que las hembras sólo se aparearon una vez y es posible que el esperma se hubiese terminado y por tanto no fuese posible haber producido más hembras. Para corroborar esta idea, se realizó un experimento que consistió de tres tratamientos: 1) hembras apareadas únicamente al momento de emerger, 2) hembras apareadas al momento de emerger y a los 15 días de edad y 3) hembras apareadas al momento de emerger y que se mantuvieron toda su vida con el macho con el cual se aparearon. En los casos en que el macho moría antes que la hembra, se colocaba un nuevo macho.

Como en el experimento anterior, se utilizaron organismos que emergieron del cultivo el mismo día. Después de ser apareadas por primera vez, las hembras se colocaron individualmente en cajas de plástico transparente (13 x 10 x 5.5 cm) dentro de la incubadora y con alimento. A cada una se le ofrecieron dos veces por semana 20 larvas de *Z. Subfasciatus* de 17 días de edad, siguiendo el mismo procedimiento que se utilizó en el experimento de fecundidad. Para cada tratamiento se registró: proporción sexual de la progenie y porcentaje de parasitismo. Los resultados de este experimento se analizaron mediante un análisis de varianza (GLIM, versión 3.77; Crawley, 1993).

Longevidad

Se estimó la longevidad de *S. bruchivora* en función de su talla y en dos grupos, uno al que se le proporcionó alimento y otro sin alimento, incluyendo los siguientes tratamientos para cada uno de los grupos: (1) hembras con hospederos, (2) hembras sin hospederos y (3) machos. Los parasitoides que correspondían a cada uno de los tratamientos se colocaron en una caja de plástico transparente de 19 x 12.5 x 10 cm, bajo condiciones controladas. Todos los grupos se revisaron diariamente y se registró el sexo y el número de los parasitoides conforme iban muriendo. Los parasitoides muertos se retiraban de la caja, se guardaban en cápsulas de gelatina y se mantenían en refrigeración hasta el momento de ser medidos. La longevidad de cada uno de los tratamientos se comparó mediante una prueba de chi cuadrada (Statistica versión 4.3; Zar, 1984).

RESULTADOS

Desempeño de *Stenocorse bruchivora*.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que en general, el tamaño del hospedero tiene un efecto significativo sobre el desempeño del parasitoide *S. bruchivora*. Se registró que el desempeño (medido en términos de emergencia de parasitoides adultos, tiempo de desarrollo, proporción sexual y talla de la progenie) fue más alto cuando los parasitoides se desarrollaron sobre hospederos de *Z. subfasciatus* de 17 y 19 días de edad en comparación con aquellos que se desarrollaron sobre hospederos de 14 y 21 días de edad (Tabla 2). No se registró emergencia de parasitoides de las larvas de 11 días de edad.

Se encontró un efecto significativo de la edad del hospedero sobre la proporción de emergencia de *S. bruchivora* ($F_{(3,56)} = 5.98$, $P = 0.0013$), la proporción de parasitoides que emergieron de hospederos de 14, 17 y 19 días fue significativamente mayor que la proporción de parasitoides que emergió de hospederos de 21 días de edad (Tabla 2). Asimismo se encontró un efecto significativo de la edad del hospedero sobre el tiempo de desarrollo larval de *S. bruchivora* ($F_{(3,78)} = 5.77$, $P = 0.0013$). Los parasitoides que emergieron de brúquidos de 21 días de edad completaron su período larval en un tiempo más corto en comparación de aquellos que se desarrollaron sobre brúquidos de 14, 17 y 19 días de edad (Tabla 2). También se encontró un efecto significativo del sexo sobre el tiempo de desarrollo ($F_{(1,78)} = 17.83$, $P = 0.0001$), pero no de la interacción edad x sexo sobre el tiempo de desarrollo larval de los parasitoides ($F_{(3,78)} = 1.757$, $P = 0.1623$). Por otra parte la edad del hospedero tuvo un efecto

significativo sobre la proporción sexual de la progenie de *S. bruchivora* ($F_{(3,52)} = 5.49$, $P = 0.0024$), presentándose un sesgo hacia las hembras en la proporción sexual de los parasitoides que se desarrollaron sobre hospederos de 19 días de edad (Tabla 2). También se encontró un efecto significativo de la edad del hospedero sobre el tamaño corporal de los parasitoides ($F_{(3,81)} = 21.76$, $P = 0.00001$), aquellos que emergieron de hospederos de 17, 19 y 21 días de edad fueron significativamente más grandes que los que emergieron de larvas de 14 días de edad (Tabla 2). Este resultado concuerda con trabajos anteriores donde se ha reportado que el tamaño del parasitoide se incrementa en función de un incremento en la edad del hospedero (Sandlan, 1979; Kouamé y Mackauer, 1991; Croft y Copland, 1995; Urano e Hijii, 1995). Sin embargo, no hubo un efecto significativo del sexo del parasitoide sobre su tamaño corporal ($F_{(1,81)} = 1.37$, $P = 0.244$), ni de la interacción entre la edad del hospedero parasitado y el sexo del parasitoide sobre su tamaño ($F_{(3,81)} = 1.15$, $P = 0.321$).

Fecundidad

La fecundidad promedio de *S. bruchivora* sin alimento fue de 5.5 hijos (intervalo: 0-15), en tanto que la de las hembras con alimento fue de 90 hijos (intervalo: 18-144). Las hembras con alimento, parasitaron una mayor fracción de hospederos de los 11 a los 22 días (0.44 - 0.41) antes y después de este período la fracción de hospederos parasitados que se registró fue reducida (0.09) (Fig. 1). En el grupo sin alimento se observó que la proporción de parasitismo alcanzó los más altos valores en las hembras de 4, 7 y 8 días de edad (0.20 - 0.25) (Fig. 2).

Se encontró una relación positiva entre la fecundidad y el tamaño corporal de las hembras de *S. bruchivora*. Esta relación fue significativa tanto en las hembras que se mantuvieron con alimento ($Y=-161.161+(168.379*X)$, $r^2=0.7071$, $P=0.0001$), como en aquellas que no fueron alimentadas ($Y=-14.7351+(13.346*X)$, $r^2=0.4851$, $P=0.0009$) (Fig. 3). La regresión entre la fecundidad y longevidad de *S. bruchivora*, también fue significativa para ambos grupos, hembras alimentadas ($Y=20.1131+(1.207*X)$, $r^2=0.5022$, $P=0.0015$) y hembras no alimentadas ($Y=-2.98853+(1.5707*X)$, $r^2=0.7109$, $P=0.00001$) (Fig. 4).

Tabla 2. Valores promedio (\pm e.e.) de los parámetros de historia de vida de *Stenocorse bruchivora* al desarrollarse sobre individuos de *Zabrotes subfasciatus* de distintas edades. Las letras diferentes en cada renglón denotan diferencias significativas.

Variable	Edad de <i>Zabrotes subfasciatus</i> (días)					
	11	14	17	19	21	
Proporción de emergencia	0	6.37 (2.1) a	15.5 (3.2) a	10.8 (2.2) a	2.76 (1.5) b	
Tiempo de desarrollo (días)	hembras	—	20.5 (0.7) a	21 (0.43) a	21.3 (0.2) a	19 (0) b
	machos	—	19.1 (0.5) b	18.4 (0.4) b	20.1 (0.7) b	19.6 (0.9) b
Proporción sexual (machos/total)	—	0.6 (0.68) a	0.46 (0.5) a	0.15 (0.17) b	0.6 (0.73) a	
Longitud de la tibia (mm)	—	1.2 (0.05) a	1.6 (0.03) b	1.5 (0.03) b	1.6 (0.07) b	

Proporción sexual

En los grupos experimentales donde las hembras se aparearon una vez (tratamiento 1) y dos veces (tratamiento 2), se observó que la proporción sexual de su progenie varió en función de la edad de las hembras al momento de ovipositar. Conforme avanzó la edad de las hembras, disminuyó el número de hijas y aumentó el número de hijos (Fig. 5). En el grupo experimental donde las hembras tuvieron la oportunidad de aparearse más de una vez (porque permanecieron con un macho a lo largo de su vida), la proporción sexual tiende a estar sesgada hacia las hembras a lo largo del tiempo (Fig. 5). Sin embargo el análisis estadístico de los datos, indicó que no hay diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,50)}=1.53$, $P=0.226$). Pero si hubo un efecto significativo del tiempo sobre la proporción sexual ($F_{(1,50)}=70.63$, $P=0.00001$), lo cual indica que conforme aumenta la edad de las hembras, disminuye el número de hijas que producen, lo que propicia una proporción sexual sesgada hacia los machos.

Longevidad

La alimentación incrementa la longevidad tanto de hembras como de machos. La longevidad de las hembras alimentadas fue 11 y 15 veces más alta (para las hembras con y sin hospederos, respectivamente) que la longevidad de las hembras no alimentadas. La longevidad de los machos alimentados fue 10 veces más alta que la de los machos no alimentados. Asimismo la longevidad de las hembras sin hospederos (que no ovipositaron) fue significativamente más alta que la de las hembras con hospederos disponibles (que sí ovipositaron), tanto en el grupo con alimento ($\chi^2=27.444$, $P<0.0000$) como en el grupo sin alimento ($\chi^2=20.377$, $P<0.0004$) (Tabla 3).

El análisis de regresión lineal que se utilizó para describir la relación entre la longevidad y el tamaño corporal de *S. bruchivora*, mostró que ésta relación fue afectada por el sexo de los organismos, si fueron alimentados o no, y en el caso de las hembras, si tuvieron oportunidad de ovipositar (figs. 6-8). Se encontró que la relación entre la longevidad y el tamaño corporal fue positiva únicamente para las hembras que no fueron alimentadas y que contaron con hospederos para ovipositar ($Y = -7.709 + (8.6487 \cdot X)$, $r^2 = 0.707$, $P = 0.00001$) (fig. 7) y para los machos que no fueron alimentados ($Y = 1.8072 + (3.064 \cdot X)$, $r^2 = 0.1806$, $P = 0.0192$) (fig. 8). Esta relación fue marginalmente significativa para las hembras que fueron alimentadas y que contaron con hospederos ($Y = -10.383 + (47.0152 \cdot X)$, $r^2 = 0.1883$, $P = 0.093$) (fig. 6).

Tabla 3. Valores promedio (\pm e.e.) de la longevidad (días) de hembras y machos de *Stenocorse bruchivora* con y sin alimento. Las letras diferentes en cada renglón denotan diferencias significativas.

	Hembras sin hospederos	Hembras con hospederos	Machos
sin alimento	7.4 (0.53) a	5.4 (0.48) b	5.6 (0.31) b
con alimento	107.4 (6.34) a	58.2 (4.73) b	58.6 (5.5) b

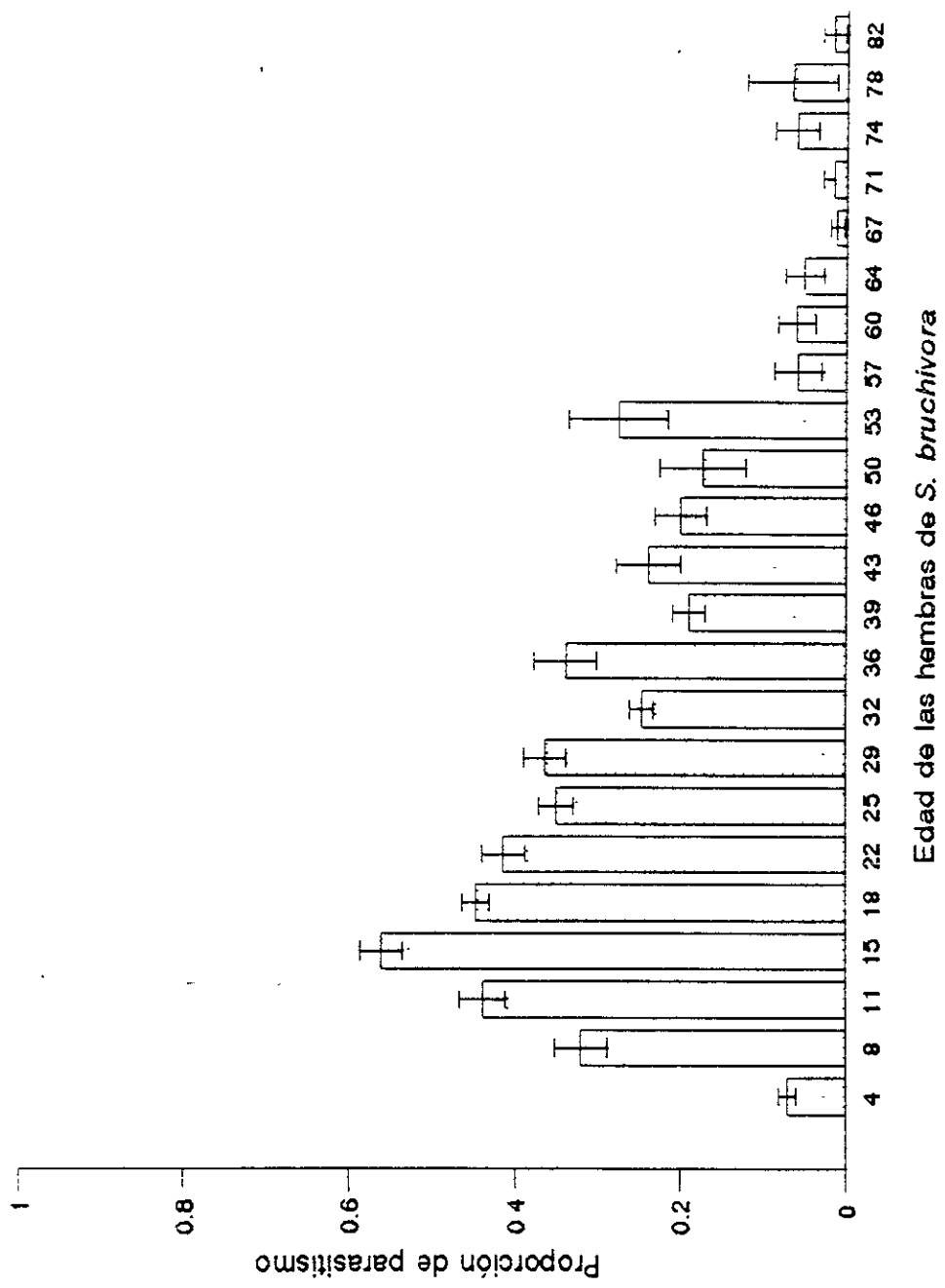


Figura 1. Proporción de parasitismo de *S. bruchivora* durante toda su vida, con alimento y desarrollándose sobre larvas de *Z. subfasciatus*.

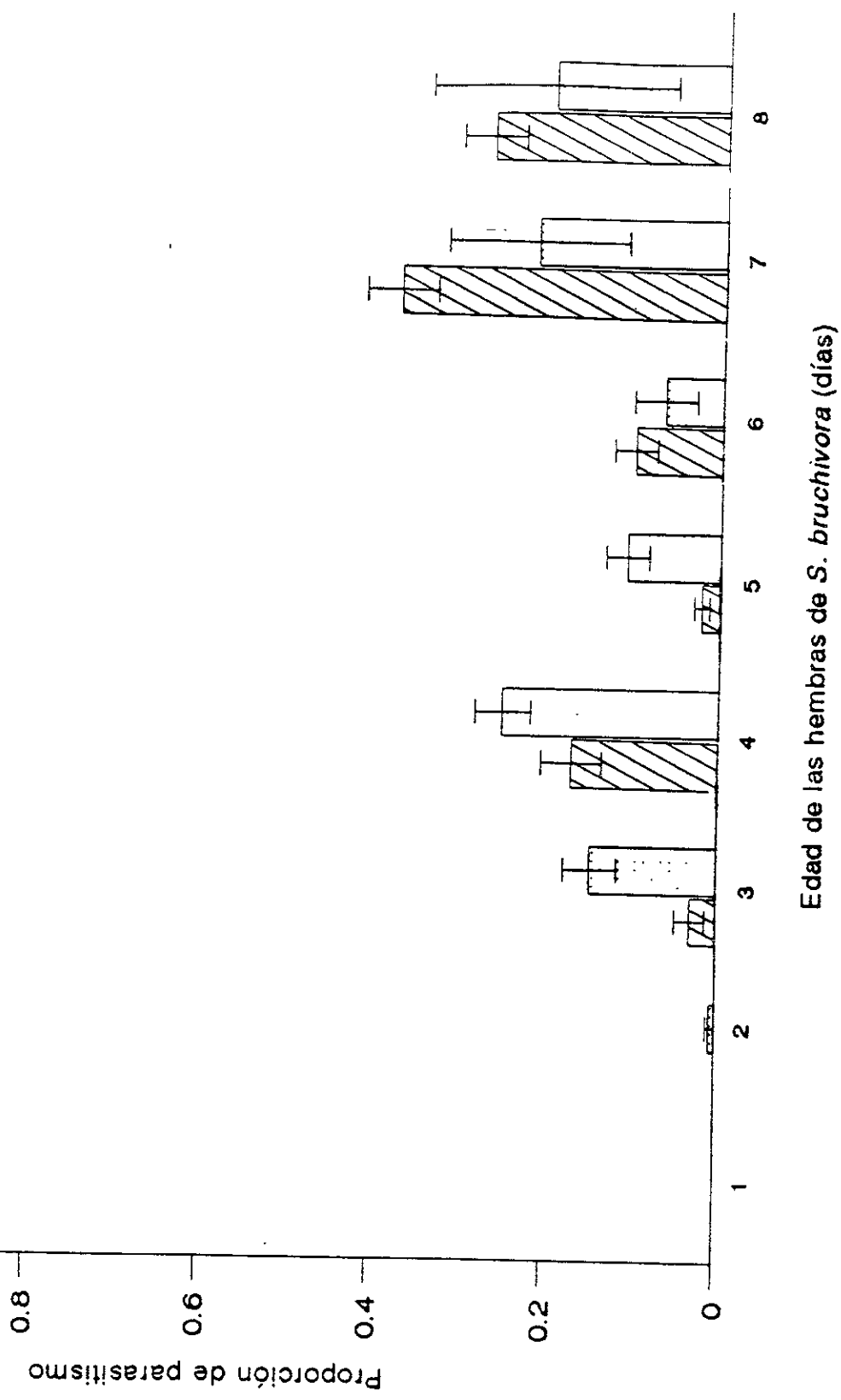


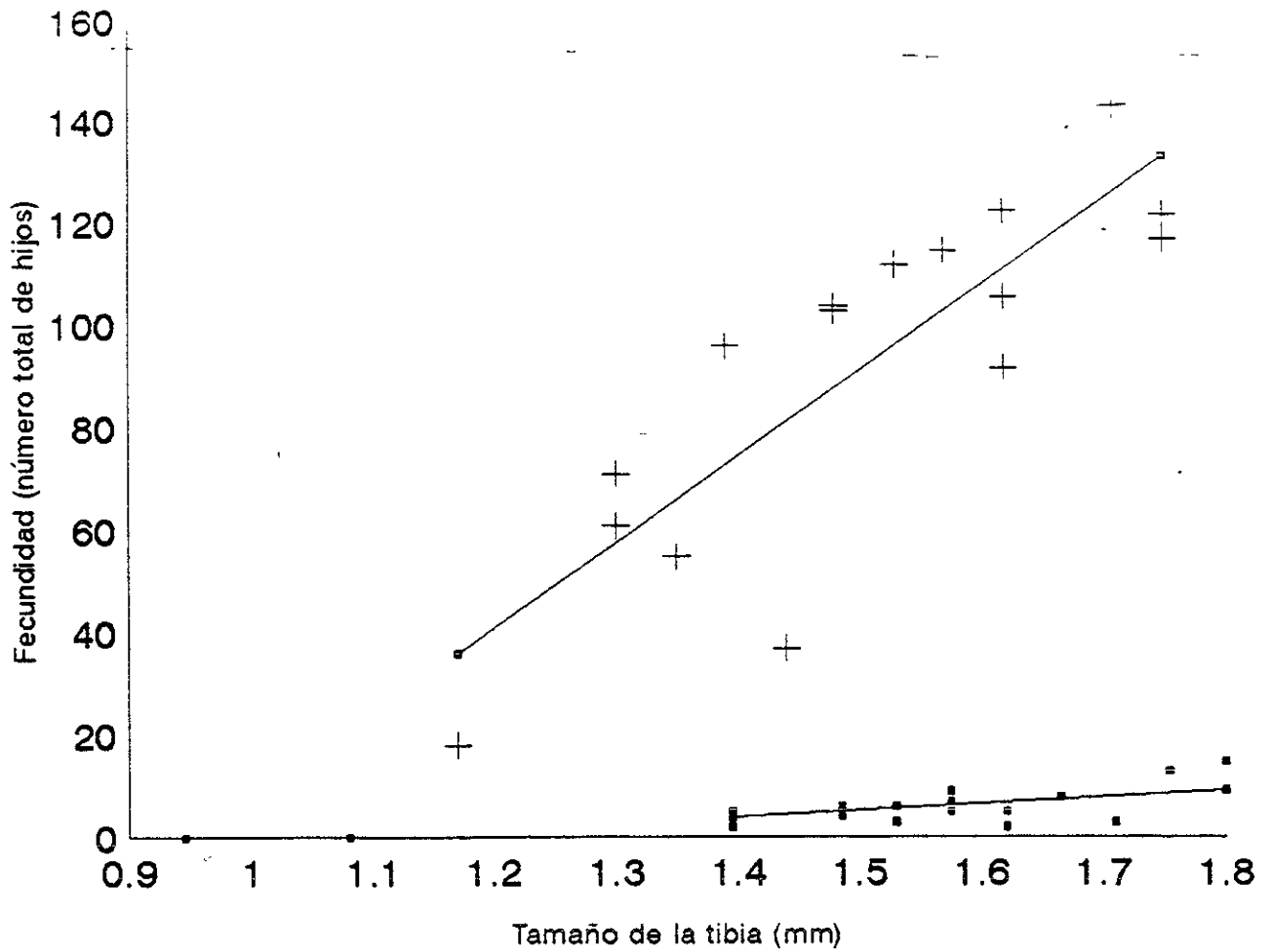


Figura 2. Proporción de parasitismo de *S. bruchivora* al desarrollarse sobre larvas de *Z. subfasciatus*.

-  Hembras con alimento
-  Hembras sin alimento



+ Hembras con alimento ($Y = -161.161 + (168.3797X)$, $r^2 = 0.7071$, $P = 0.0001$)

□ Hembras sin alimento ($Y = -14.7351 + (13.34606X)$, $r^2 = 0.4851$, $P = 0.0009$)

Figura 3. Regresión entre el tamaño corporal y la fecundidad de hembras de *S. bruchivora* con y sin alimento.

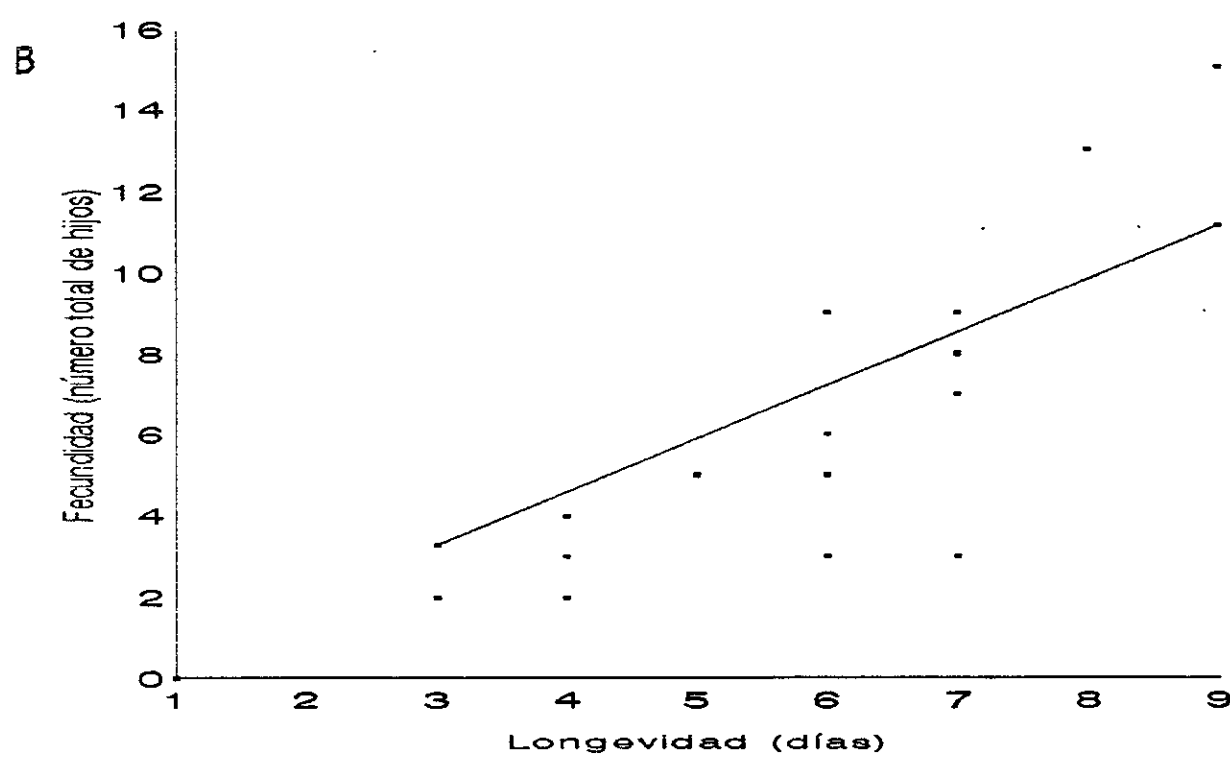
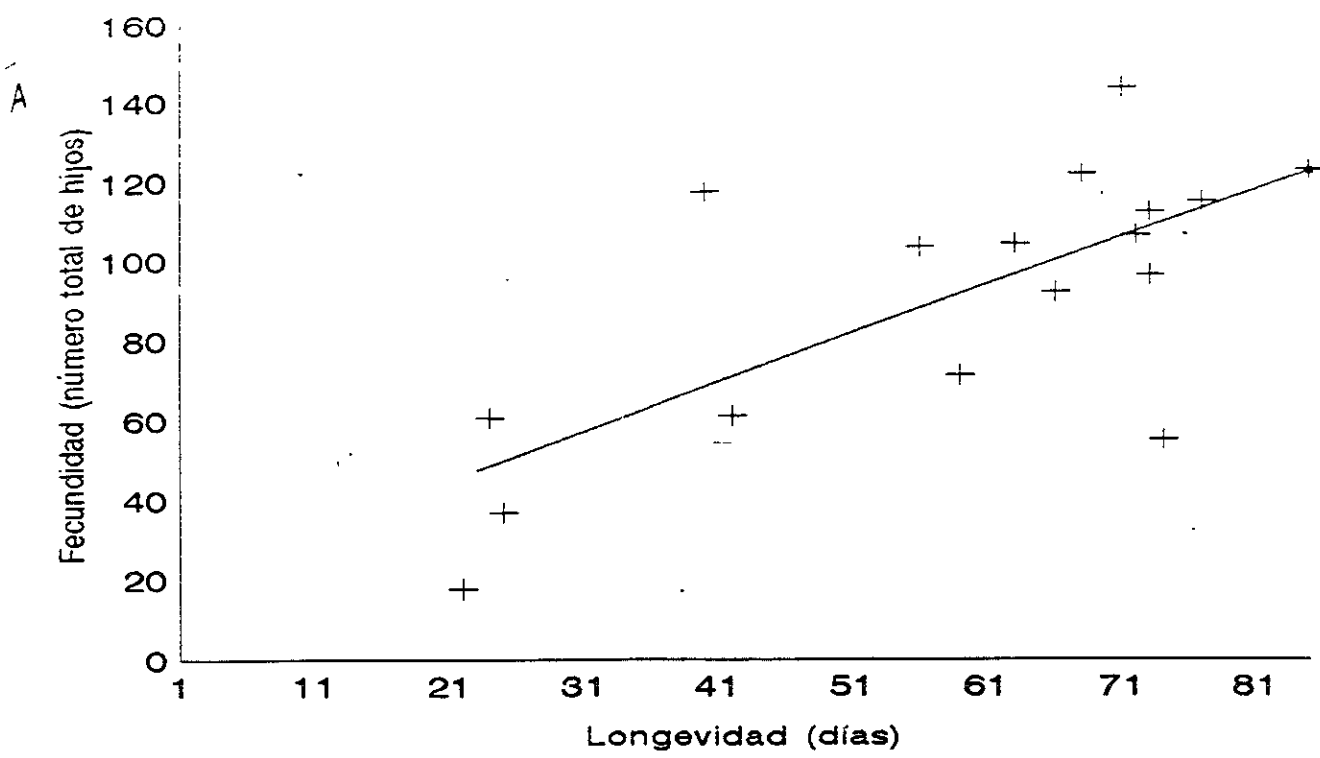
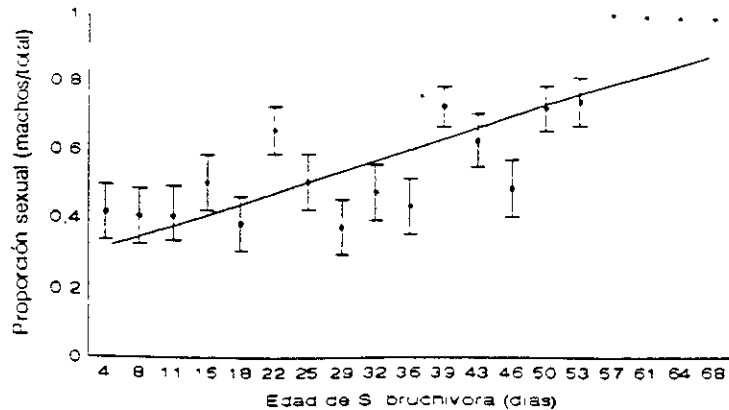
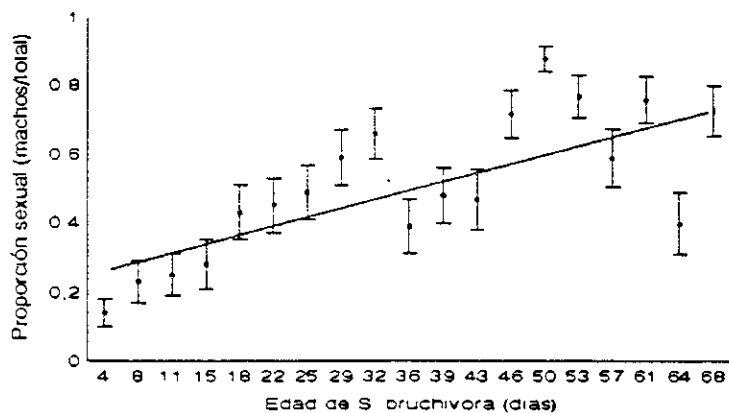


Figura 4. Regresión entre la longevidad y la fecundidad de *Stenocorse bruchivora*
 (A) con alimento ($Y=20.11316+(1.2071X)$, $r^2=0.5022$, $P=0.0015$)
 (B) sin alimento ($Y=-2.98853+(1.5707X)$, $r^2=0.7109$, $P=0.00001$)

A



B



C

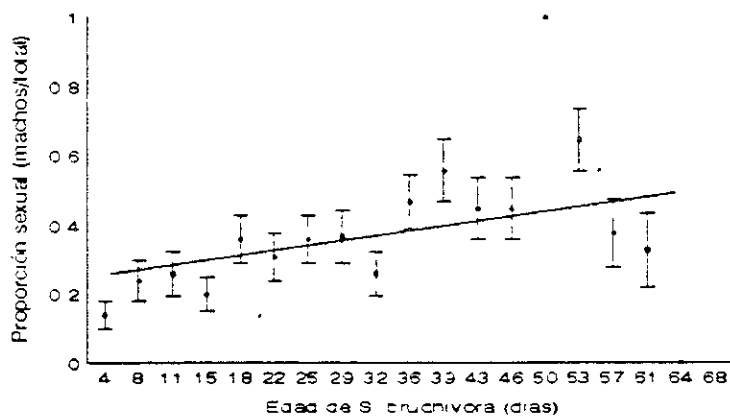
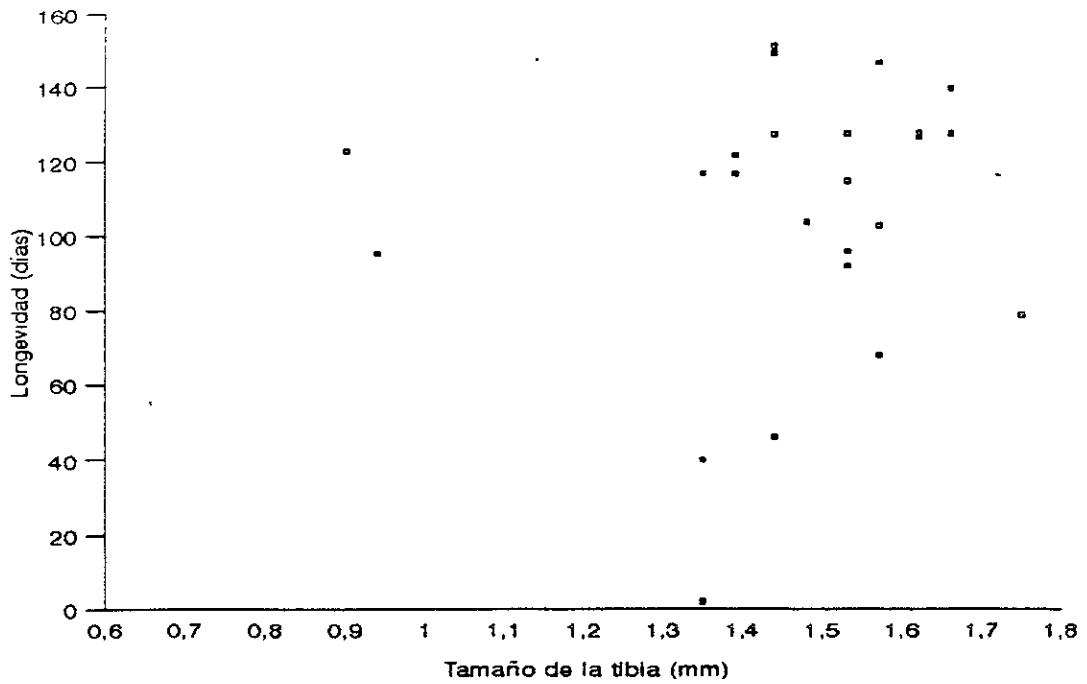


Fig. 5. Proporción sexual de hembras de *S. bruchivora* al desarrollarse sobre larvas de *Z. subfasciatus*.

- (A) Hembras apareadas una vez (B) Hembras apareadas dos veces
(C) El macho permaneció con la hembra durante todo el experimento.

A



B

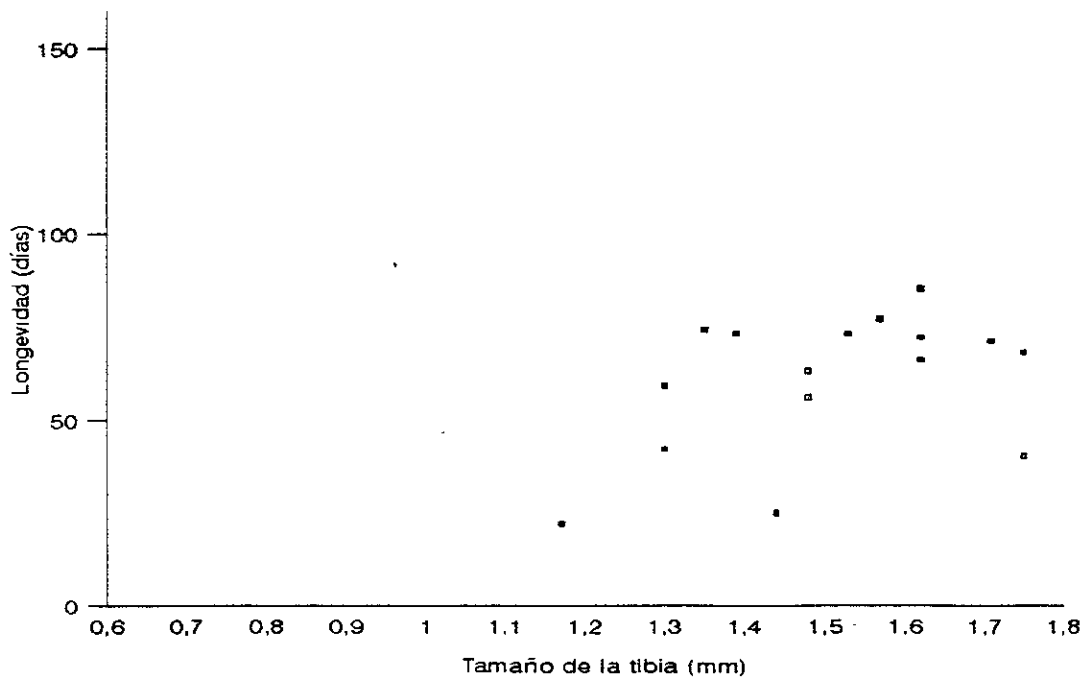
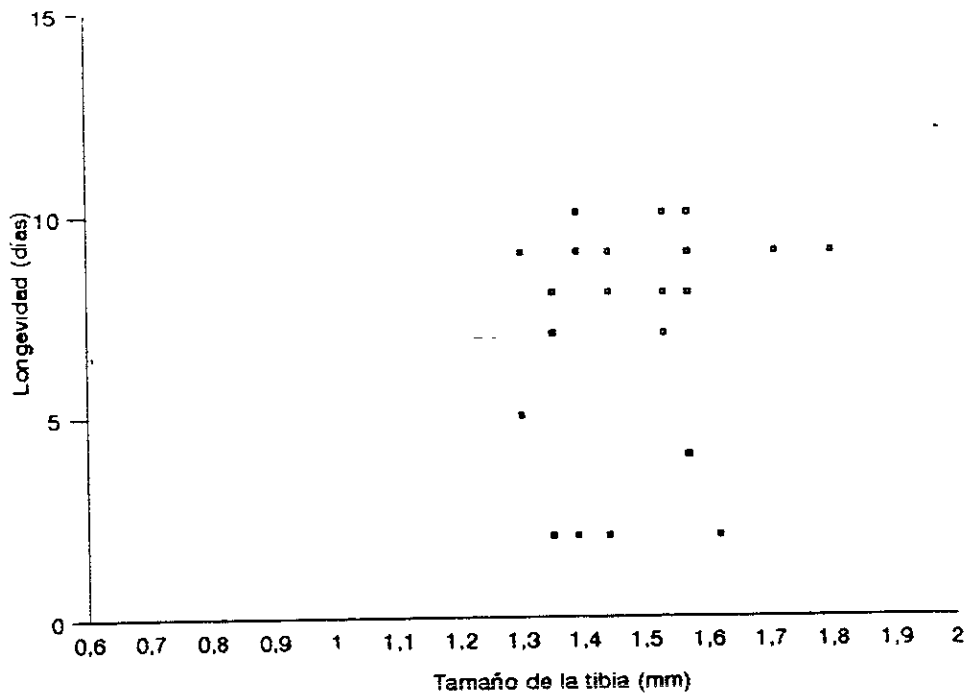


Figura 6. Regresión entre el tamaño de *S. bruchivora* con alimento y su longevidad
 (A) Hembras sin hospederos ($Y=66.3558+(28.1992X)$, $r^2=0.0233$, $P=0.456$)
 (B) Hembras con hospederos ($Y=-10.383+(47.01526X)$, $r^2=0.1883$, $P=0.093$)

A



B

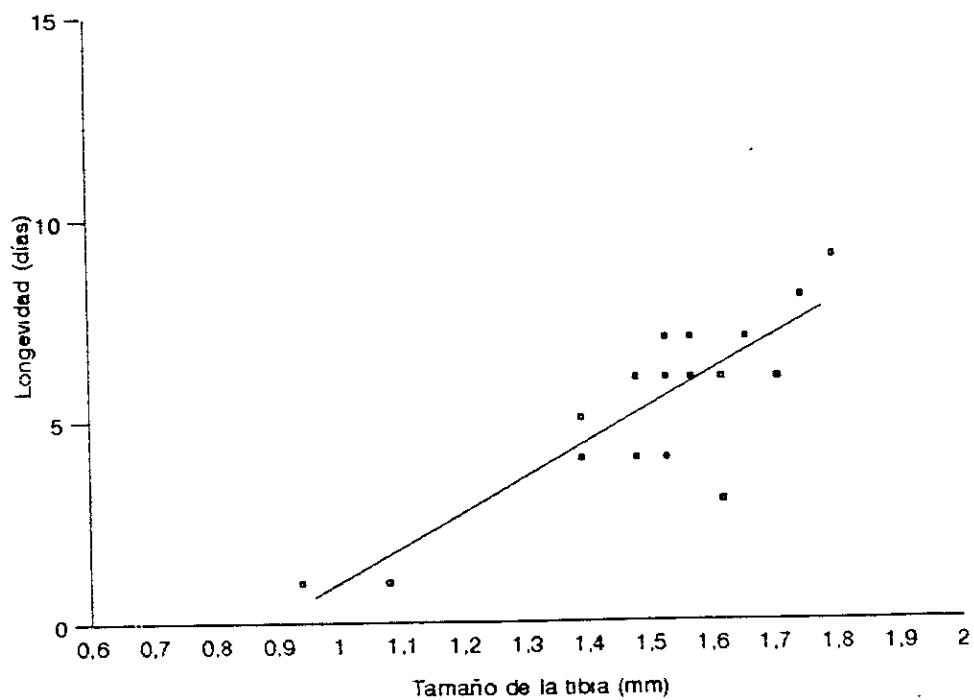
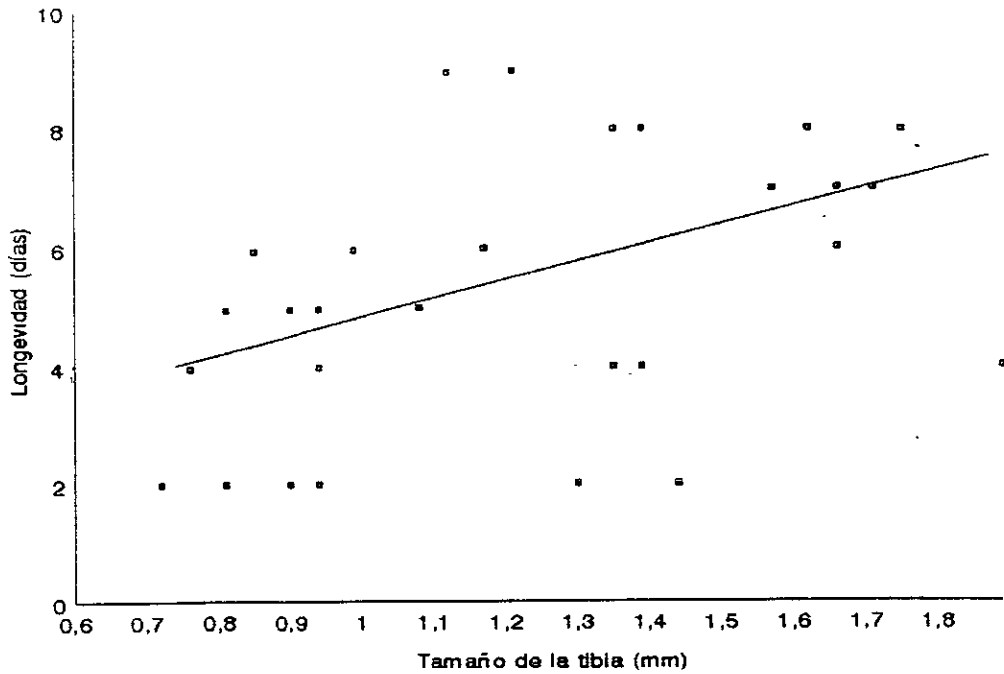


Figura 7. Regresión entre el tamaño de las hembras de *S. bruchivora* y su longevidad, cuando no tienen alimento disponible

(A) Hembras sin hospederos ($Y = -0.4801 + (5.1479X)$, $r^2 = 0.0802$, $P = 0.17$)

(B) Hembras con hospederos ($Y = -7.7091 + (8.6487X)$, $r^2 = 0.707$, $P = 0.00001$)

A



B

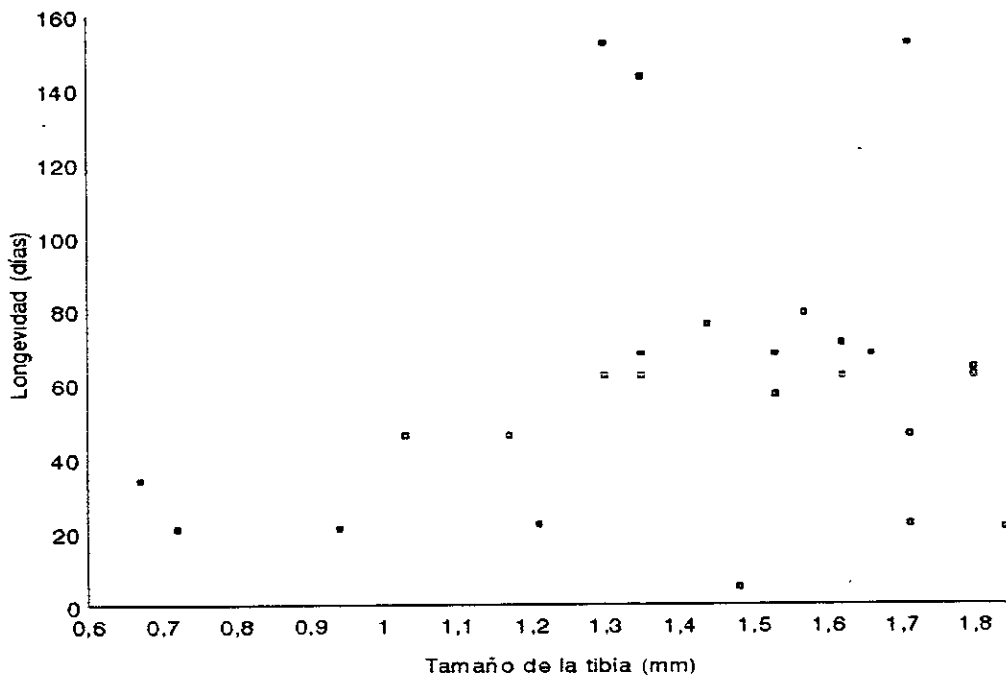


Figura 8. Regresión entre el tamaño de los machos de *S. bruchivora* y su longevidad.

(A) Machos sin alimento ($Y=1.8072+(3.0639X)$, $r^2=0.1806$, $P=0.0192$)

(B) Machos con alimento ($Y=23.9211+(26.3661X)$, $r^2=0.0485$, $P=0.2597$)

DISCUSION

Desempeño de *Stenocorse bruchivora*.

Proporción de emergencia. La literatura señala que la proporción de parasitismo se incrementa sobre hospederos de mayor tamaño, lo cual en muchos casos está relacionado con una mayor edad del hospedero (Kistler, 1985; De Jong y van Alphen, 1989). Por tal motivo esperábamos que la proporción de emergencia de *S. bruchivora* aumentara conforme se incrementaba la edad del hospedero parasitado. Sin embargo la proporción de parasitoides que emergieron de *Z. subfasciatus* fue significativamente mayor cuando éstos se desarrollaron sobre brúquidos de 14, 17 y 19 días de edad (tercer y cuarto estadio larval y prepupas respectivamente) en comparación con los parasitoides que se desarrollaron sobre *Z. subfasciatus* de 21 días de edad (pupas). La baja proporción de emergencia que se obtuvo cuando las hembras de *S. bruchivora* parasitaron pupas, puede asociarse a una mala calidad de éstas. Se ha reportado que los huevos y las pupas proveen al parasitoide menos recursos que las larvas ya que estas etapas sí pueden metabolizar nutrientes, convirtiéndolos en sustancias que no pueden ser aprovechadas por la larva del parasitoide que se está desarrollando sobre ellos (King, 1990). Algunos parasitoides de pupas parasitan preferentemente pupas jóvenes, porque los cambios fisiológicos y morfológicos son cada vez mayores conforme aumenta la edad de la pupa, lo cual los hace constituirse como hospederos inadecuados para el desarrollo del parasitoide (Klein *et al.*, 1991; Hailemichael *et al.*, 1994). Sin embargo, en contraste con estos resultados, Terrasse *et al.* (1996) reportaron que la proporción de la progenie del parasitoide *Eupelmus vuilleti* (Pteromalidae), se incrementó con la edad del hospedero, observándose la mayor proporción de emergencia de parasitoides cuando las hembras parasitaron pupas. Ellos atribuyen este resultado al

peso de los hospederos, ya que encontraron que las larvas de este hospedero eran más ligeras que las pupas.

Aunque no se encontraron diferencias significativas entre la emergencia de *S. bruchivora* de hospederos de 14, 17 y 19 días de edad, se observó un incremento de la emergencia de parasitoides al desarrollarse sobre hospederos de 17 días de edad. Esta tendencia concuerda con los resultados obtenidos por Mendoza (en prep.), quien evaluó la interacción competitiva entre *S. bruchivora* y un pteromárido. Como parte de su trabajo realizó un experimento para determinar las preferencias de *S. bruchivora* y el pteromárido por algún estadio larval de *Z. subfasciatus*, ofreciéndoles a las hembras de cada parasitoide larvas de 16, 18 y 21 días de edad simultáneamente. En el caso de *S. bruchivora* encontró un orden de preferencia por hospederos de 18 (cuarto estadio larval) y 16 días (tercer estadio larval); rechazando a aquellos de 21 días de edad (pupas).

No se observó emergencia de *S. bruchivora* de larvas de brúquido menores de 14 días de edad (larvas de segundo estadio). Anteriormente se había reportado que otros parasitoides de *Z. subfasciatus* tampoco pudieron parasitar larvas muy pequeñas. Los parasitoides *Anisopteromalus calandrae* (Pteromalidae) y *Heterospilus prosopidis* (Braconidae) no parasitaron larvas de *Z. subfasciatus* con edades menores a 11 y 13 días de edad, respectivamente (Kistler, 1985). Es probable que *S. bruchivora* no ovipositará sobre larvas de corta edad, y de tamaño pequeño, por considerarlas un recurso poco adecuado para el desarrollo de su progenie. Las hembras parasitoides tienen la capacidad para determinar el tamaño (Bragg, 1974) y la edad (Sato, 1976; Sato, 1980) de su hospedero, y en función de esto decidir si lo aceptan o no. Hospederos muy pequeños pueden ser rechazados, porque el tamaño del hospedero

representa la cantidad de alimento disponible para que el parasitoide se desarrolle (Godfray, 1994; Turlings y Benrey, 1998) y si el hospedero es muy pequeño resulta ser un recurso insuficiente para que el parasitoide alcance la edad adulta. Asimismo se ha sugerido que las hembras que ovipositan en un hospedero grande pueden incrementar su adecuación, porque su progenie producirá a su vez más progenie en comparación con la que produciría si se hubiera desarrollado en un hospedero de menor tamaño (Sandlan, 1979). Por tal razón, el rechazo de hospederos muy pequeños estaría de acuerdo con lo que predice el modelo de selección óptima de presas (Hughes, 1979), este modelo sugiere que las hembras parasitoides elegirán siempre al hospedero de mayor valor, lo que ayudará a maximizar su adecuación.

Una menor preferencia por los estadios larvales tempranos también puede deberse a la dificultad que tenga la hembra para localizar con su ovipositor a las larvas muy pequeñas (Hopper, 1986). Por ejemplo, el parasitoide *Microplitis croceipes* parasita en porcentajes muy bajos las larvas de primer estadio de *Heliotis zea*, debido a que son muy pequeñas y por lo tanto difíciles de encontrar (Lewis, 1970). En otro trabajo, Weis y Abrahamson (1985) reportan que los parasitoides del género *Eurytoma* (Eurytomidae) sólo pueden ovipositar sobre agallas (*Eurosta solidaginis*) cuya pared sea más delgada que el largo de su ovipositor. *Stenocorse bruchivora* también podría tener problemas para localizar las larvas pequeñas del primer estadio de *Z. subfasciatus* debido a que las larvas de este brúquido se introducen hacia el centro de la semilla del frijol y hasta que alcanzan el cuarto estadio larval se acercan a la superficie de la semilla. Por tal razón es probable que las larvas de mayor edad, las prepupas y las pupas de *Z. subfasciatus* estuvieran más expuestas al ataque de *S. bruchivora* en comparación con las larvas más jóvenes. También existe la posibilidad de que las hembras de *S. bruchivora* sí hubieran

ovipositado sobre larvas de brúquido menores de 14 días de edad, pero que su progenie haya muerto antes de alcanzar la edad adulta, y por esa razón no se detectó parasitismo en brúquidos de esta edad. Con la finalidad de determinar la mortalidad de los huevos y/o larvas de *S. bruchivora*, al finalizar el experimento de desempeño se abrieron las semillas de frijol de las cuales no había emergido ni el brúquido ni el parasitoide. En la mayoría de los casos, al abrirlas se encontraron las larvas del brúquido muertas, sin embargo no se pudo precisar si la larva murió porque fue parasitada y el parasitoide no concluyó su desarrollo, o el brúquido murió antes de ser parasitado. La mortalidad de larvas y pupas de un parasitoide, debida al tamaño del hospedero, ya se ha reportado anteriormente. En el bracónido, *Perilitus coccinellae*, se registró una mayor mortalidad de larvas y pupas de este parasitoide al parasitar especies de hospederos pequeños, en comparación con la mortalidad registrada al parasitar hospederos de mayor tamaño (Richerson y De Loach, 1972).

Tiempo de desarrollo. El tiempo de desarrollo larval fue significativamente diferente en función del sexo de los parasitoides que emergieron. Al igual que otros parasitoides (Podoler y Mendel, 1979; Noda y Hirose, 1989), los machos de *S. bruchivora* emergieron antes que las hembras. El tiempo de desarrollo es más corto en los machos que en las hembras de la misma especie probablemente como resultado de que los machos son de tamaño pequeño, aunque también existe la posibilidad de que suceda lo inverso, esto es, que los machos sean pequeños como resultado de un tiempo de desarrollo corto (King, 1988). La relación entre el tamaño del hospedero y el tiempo de desarrollo de hembras y machos ha sido ampliamente reportada. Sin embargo, los resultados no son consistentes. En algunos casos hay una relación positiva para ambos sexos (Podoler y Mendel, 1979; van den Assem, 1971), para otras especies la relación

es negativa para ambos sexos (Flanders y Oatman, 1982; Hebert y Cloutier, 1990) y en otras no se encontró relación alguna (Sandlan, 1982; Liu Shu-sheng, 1985). Para algunos parasitoides se ha registrado que su tiempo de desarrollo es corto al desarrollarse sobre hospederos muy jóvenes, y por tanto pequeños, y el tiempo de desarrollo se incrementa cuando el parasitoides se desarrolla sobre hospederos de mayor tamaño (Seidl y King, 1993; Croft y Copland, 1995). Este hecho se relaciona con la cantidad de alimento con la que cuentan. De acuerdo a Godfray (1994) los parasitoides idiobiontes se desarrollan en menor tiempo sobre hospederos pequeños, porque al parasitoide le toma menos tiempo consumir un hospedero de este tamaño. También se ha registrado una disminución del tiempo de desarrollo cuando el parasitoide se desarrolla sobre hospederos viejos como son las pupas (Podoler y Mendel, 1979; King, 1990). Por otra parte, en algunas especies de parasitoides se ha reportado una relación entre una mayor calidad del hospedero y un menor tiempo de desarrollo (Harvey *et al.*, 1994; Benrey *et al.*, 1998), lo cual puede ser benéfico para el parasitoide, porque un tiempo de desarrollo corto puede conferirle ciertas ventajas, ya sea por librarlo de la depredación (Benrey y Denno, 1997) o al facilitarle encontrar una pareja para aparearse (King, 1993). En el caso de *S. bruchivora* no se observó que la calidad de su hospedero influya en su tiempo de desarrollo. Únicamente para el caso de las hembras se registró un tiempo de desarrollo significativamente menor para aquellas que se alimentaron sobre pupas. Sin embargo, en otro estudio donde se evaluó el efecto que tienen las semillas de plantas silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* sobre el desempeño de *S. bruchivora*, se reportó un tiempo de desarrollo corto en relación a una mejor calidad del recurso (Rios, 1998). El tiempo de desarrollo de este parasitoide fue más corto al desarrollarse sobre brúquidos que a su vez se alimentaban de semillas cultivadas y que constituían un mejor recurso para los parasitoides en comparación con los brúquidos que

se alimentaban de semillas silvestres (Rios, 1998). Esperaríamos que en este trabajo el tiempo de desarrollo de *S. bruchivora* fuera menor cuando los parasitoides se alimentaron sobre brúquidos de 17 y 19 días de edad y mayor al desarrollarse sobre brúquidos de 14 y 21 días de edad sin embargo, como ya se mencionó no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de desarrollo en estos tratamientos. La información que hasta este momento se tiene sobre *S. bruchivora*, no nos permite determinar si un mayor o menor tiempo de desarrollo le confiere alguna ventaja. De acuerdo a Seidl y King (1993), el efecto del tiempo de desarrollo sobre la adecuación no es fácil de predecir, aunque se ha sugerido que para detectar los posibles efectos del tiempo de desarrollo sobre el éxito reproductivo de un parasitoide, sería necesario hacer un seguimiento de varias generaciones del parasitoide o exponerlo a posibles depredadores y/o hiperparasitoides (King, 1988). Por otra parte, también es posible que el tiempo de desarrollo que se registró en el laboratorio haya variado respecto al tiempo de desarrollo que tienen los parasitoides en el campo, como resultado de las condiciones controladas bajo las que se mantuvieron en el laboratorio.

Proporción sexual. Los resultados referentes a la proporción sexual son consistentes sólo parcialmente con el patrón observado en otras especies de parasitoides, donde la proporción sexual está sesgada hacia las hembras en los parasitoides que emergen de hospederos de mayor tamaño (Jones, 1982; Kistler, 1985; Croft y Copland, 1995; King, 1996; Benrey y Denno, 1998). No podemos decir que *S. bruchivora* se ajusta por completo al patrón observado en otras especies porque no se encontraron diferencias significativas entre la proporción sexual de los parasitoides que emergieron de brúquidos de 14 y 17 días de edad, aún cuando las larvas de 14 días son mucho más pequeñas que las larvas de 17 días de edad. Sin embargo, la proporción

sexual de parasitoides que emergieron de hospederos de 19 días de edad, sí presentó un sesgo hacia las hembras. Este resultado podría ser un indicativo de que los hospederos de esta edad son probablemente el mejor recurso para este parasitoide, porque las hembras parasitoides generalmente ovipositan huevos que originan hijas en los hospederos de mayor calidad, y huevos que originan hijos en los hospederos de menor calidad, determinando así la proporción sexual de su progenie. La teoría referente a las proporciones sexuales señala que cuando la adecuación de un sexo es afectada diferencialmente por la calidad del hospedero, la selección natural favorecerá a los padres que colocan a los individuos del sexo menos afectado en el hospedero de menor calidad y al más afectado en el hospedero de mayor calidad (Charnov, 1979). Sin embargo, una determinada proporción sexual también puede ser el resultado de la mortalidad diferencial entre sexos. Esto se refiere a los casos en que las hembras colocan en igual proporción a los dos sexos sobre un determinado tipo de hospedero, pero hay una menor sobrevivencia de uno de los sexos, por lo que al emerger los parasitoides se observa un sesgo en la proporción sexual. Esta diferencia en sobrevivencia puede deberse a que el recurso que proporciona el hospedero es suficiente para que se desarrolle un sexo pero no el otro. Por lo general los machos son los que pueden concluir su desarrollo, muy probablemente porque son más pequeños que las hembras de la misma especie y por tanto requieren una menor cantidad de recurso para desarrollarse (Fujii y Wai, 1990). Para poder descartar la posibilidad de que existe mortalidad diferencial en *S. bruchivora* es necesario realizar experimentos específicos para este fin. En otros sistemas se ha registrado la proporción sexual de hembras vírgenes y apareadas, y las diferencias entre ambas se ha utilizado como indicativo de la manipulación materna de la proporción sexual de su progenie (Nishimura, 1997). Otra opción que se ha utilizado para determinar la manipulación materna es

disectar las semillas inmediatamente después de que las hembras tuvieron oportunidad de ovipositar, extraer los huevos del parasitoide y trasladarlos a un hospedero que previamente se sabe que es de muy buena calidad (y por tanto es muy baja la probabilidad de que el parasitoide muera). Al emerger los parasitoides adultos se registra su sexo y se compara la proporción sexual de este grupo con la proporción sexual de un grupo donde no se transplantaron los parasitoides a otro hospedero (Fujii y Wai, 1990). Si la proporción sexual de ambos grupos es similar, entonces no hay mortalidad diferencial de los sexos y la proporción sexual que se observa es la que determina la hembra parasitoide.

Charnov *et al.* (1981) señalan que cuando una hembra encuentra sólo un tamaño de hospedero, la proporción sexual no debe variar en función del tamaño de hospedero presentado. Esto se relaciona con la predicción de que una hembra debe juzgar a su hospedero en forma relativa y no absoluta. Es decir, un hospedero será relativamente grande o pequeño de acuerdo a la distribución de tamaños de los hospederos disponibles. Sin embargo, los resultados de este trabajo sugieren que *S. bruchivora* juzga a su hospedero de manera absoluta, porque a pesar de que a cada hembra se le ofreció un sólo tipo de hospedero, la proporción sexual de su progenie varió entre los diferentes hospederos de distintas edades. Aún cuando este comportamiento es contrario a lo que señala la teoría, ya ha sido reportado anteriormente en los parasitoides *Mesopolobus spp.* (Hails, 1989), *Aphytis melinus* (Aphelinidae) (Harè y Luck, 1991) y *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) (Nishimura, 1993).

En este trabajo también se registró la proporción sexual de la progenie de *S. bruchivora* a lo largo de su vida. Como ya se ha mencionado, la literatura ha señalado la

influencia que tiene la calidad del hospedero sobre la proporción sexual de la progenie de un parasitoide (Charnov *et al.*, 1981; Waage, 1984; Heinz, 1991). Sin embargo, se observó que a pesar de que la calidad de los hospederos se mantuvo lo mas constante posible, la proporción sexual varió sesgándose hacia los machos conforme aumentaba la edad de las hembras parasitoides. Un comportamiento similar se ha registrado en los parasitoides *Anastatus semiflavus* (Eupelmidae) (Mendel *et al.* 1987), *Cotesia glomerata* (Benrey y Denno, 1998) y *Eupelmus vuilleti* (Pteromalidae) (Terrasse *et al.*, 1996). En todos los casos se atribuyó el sesgo en la proporción sexual a un agotamiento del esperma. Pensando en esta posibilidad, se colocó a las hembras de *S. bruchivora* con un macho durante toda su vida, de manera que tenían la oportunidad de aparearse nuevamente. El resultado esperado era que en este grupo no se presentaran sesgos en la proporción sexual. Sin embargo la proporción sexual de hembras apareadas una y más de una vez, no fue significativamente diferente. No obstante, se observa una tendencia a un mayor sesgo hacia los machos en el caso en que las hembras fueron apareadas sólo una vez en su vida. Mendel *et al.* (1987) sugieren que si la proporción sexual de la progenie de hembras longevas está sesgada hacia los hijos, aún cuando las hembras siguen en contacto con los machos, puede deberse a que la calidad del esperma de los machos de mayor edad ya no es buena.

Fecundidad de *Stenocorse bruchivora*.

La relación entre el tamaño corporal de *S. bruchivora* y su fecundidad fue positiva y significativa. Las hembras de mayor tamaño (intervalo de longitud de la tibia: 0.94 - 1.53 mm) pusieron en promedio 113.8 huevos, mientras que las hembras más pequeñas (intervalo de longitud de la tibia: 1.57 - 1.8) pusieron en promedio 56.3 huevos. Este patrón ya ha sido observado anteriormente para otros parasitoides (Lampson *et al.*,

1996; Benrey y Denno, 1998) e insectos en general (Marshall, 1990; Waage, 1984). Además del tamaño corporal, la alimentación de *S. bruchivora* durante su etapa adulta también influyó en su fecundidad. Algunas especies de parasitoides necesitan alimentarse para reproducirse (Vison y Barbosa, 1987). Los resultados de este trabajo muestran que las hembras de *S. bruchivora* pueden ovipositar aún sin haber ingerido algún tipo de alimento; sin embargo, con alimento disponible su fecundidad aumenta 16 veces en relación a la fecundidad de las hembras sin alimento. Este incremento en la fecundidad como consecuencia de la alimentación, ya ha sido reportado anteriormente. La fecundidad de las hembras de *Anastatus semiflavus* (Eupelmidae) con alimento fue 54 veces mayor que la fecundidad de las hembras sin alimento (Mendel *et al.*, 1987). De igual manera, la relación entre la fecundidad y longevidad de *S. bruchivora* fue positiva, tanto para hembras alimentadas como para las no alimentadas. Esto implica que si una hembra vive más tiempo su fecundidad se incrementará considerablemente. La relación entre tamaño y longevidad también es positiva, por tanto la longevidad de las hembras pequeñas es menor y su fecundidad se reduce. Este tipo de relaciones ya ha sido reportada para otros parasitoides (Syme, 1977; Sandlan, 1979). Visser (1994) encontró que en el parasitoide *Aphaereta minuta* (Braconidae) el número de huevos liberados a lo largo de su vida está relacionado con su tamaño. Esta relación es posible como resultado de la relación directa entre el tamaño y la longevidad. Sandlan (1979) sugirió que un incremento en la longevidad proporciona a las hembras una mayor capacidad reproductiva como consecuencia de tener un amplio período de tiempo para ovipositar. Benrey (1993) menciona que el vivir más tiempo proporciona a las hembras mas grandes el potencial de depositar más huevos, pero también incrementa su tasa de encuentros con hospederos. En conclusión, la alimentación y el tamaño de las hembras afectan la fecundidad de ésta.

Longevidad de *Stenocorse bruchivora*.

Los resultados obtenidos al estimar la longevidad de hembras y machos de *S. bruchivora* con y sin alimento, mostraron que la alimentación incrementa considerablemente la longevidad tanto de hembras como de machos. El incremento de la longevidad como resultado de la alimentación ha sido reportado anteriormente para otros parasitoides (Syme, 1975; Syme, 1977; Mendel *et al.*, 1987; Lampson *et al.*, 1996; Mc Dougall y Mills, 1997). Asimismo se ha reportado que el tipo de alimento que se le proporciona al parasitoide (el hospedero y diferentes clases y concentraciones de azúcares) determina el desarrollo de éstos (Mendel *et al.*, 1987; Lampson *et al.*, 1996). En condiciones naturales la presencia de fuentes de alimento pueden influir en el comportamiento de búsqueda del parasitoide. Cuando el alimento y los hospederos se encuentran presentes en el mismo parche, el parasitoide dispone de más tiempo para la búsqueda de hospederos, de manera que puede incrementar su tasa de parasitismo (Syme, 1977). Por otra parte, el parasitoide no abandona la localidad cuando requiere alimento, lo cual es importante porque después de alimentarse, el parasitoide puede no regresar a la localidad donde se encuentran los hospederos (Stapel *et al.*, 1998). Esto sugiere que el acceso al alimento por parte de los parasitoides, debe considerarse para la elaboración de programas de control biológico, determinando las mejores fuentes de alimento para el parasitoide, incluyéndolas en las localidades donde se liberen los parasitoides. Los resultados obtenidos en este estudio podrían ser utilizados en trabajos futuros referentes al área del control biológico, ya que *S. bruchivora* utiliza como hospederos a algunas de las plagas de frijol que más daños causan en los cultivos y en semillas almacenadas, por lo cual es un serio candidato para ser utilizado en programas de control biológico.

La longevidad de las hembras de *S. bruchivora* sin hospederos (lo cual implica que no ovipositaron) fue significativamente mayor en relación con la longevidad de las hembras con hospederos (que sí ovipositaron). Este resultado podría estar indicando un compromiso ("trade-off") entre reproducción y longevidad de las hembras de esta especie. Un compromiso fisiológico es el resultado de las decisiones de asignación de energía entre dos o más procesos (Stearns, 1992), de manera que al asignar más energía a un proceso, el otro sufre restricciones. El caso de la reproducción - longevidad, ha sido evaluado comparando la longevidad de hembras y machos apareados y sin aparear registrándose una reducción en la longevidad como resultado de un incremento en la actividad sexual (Partridge y Farquhar, 1981; Fowler y Partridge, 1989). Asimismo se ha sugerido que la longevidad de las hembras que ovipositan puede ser menor que la longevidad de las hembras que no lo hacen como resultado de los costos de oviposición. Estos se refieren a la cantidad de energía y/o tiempo gastado en ovipositar un huevo, incluyendo la búsqueda y manejo del hospedero utilizado (Stephens y Krebs, 1986). Por ejemplo, las hembras del parasitoide *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) que se aparean, viven menos tiempo en comparación de las hembras vírgenes. Esto se explica porque las hembras vírgenes sólo liberan huevos no fecundados, mientras que las hembras apareadas liberan tanto huevos fecundados como huevos no fecundados, lo que se traduce en un mayor costo energético que se refleja en una menor longevidad (Nishimura, 1997). Todas las hembras que se utilizaron para estimar longevidad, tanto a las que se les proporcionó hospederos como a las que no tuvieron contacto con estos, fueron apareadas al inicio del experimento. Por tal razón es posible que la diferencia de longevidad entre las hembras que ovipositaron y las que no lo hicieron se deba a que las hembras que no ovipositaron reabsorbieron el semen, el cual sería utilizado como nutriente y les permitiría vivir más tiempo. Las secreciones accesorias del semen de

ortópteros, hemípteros, coleópteros, lepidópteros e himenópteros, incluyen entre sus componentes proteínas y carbohidratos (Leopold, 1976). Por esta razón entre los insectos es común que las hembras utilicen el esperma y los fluidos seminales como nutrientes (Boggs, 1981; Thornhill, 1976). También se ha reportado que las hembras parasitoides pueden presentar reabsorción de sus oocitos (oabsorción) cuando no tienen hospederos para ovipositar (King y King, 1994; Sugimoto *et al.* 1982).

Para las hembras que tuvieron hospederos disponibles, la relación entre tamaño corporal y longevidad fue positiva y significativa en el grupo sin alimento, y marginalmente significativa en el grupo con alimento. Este resultado concuerda con lo reportado en trabajos anteriores. En presencia de hospederos, la relación entre tamaño y longevidad fue positiva para los parasitoides *Trichogramma embryophagum* (Trichogrammatidae) (Klomp y Teerink, 1967), *Lariophagus distinguendus* (Pteromalidae) (van den Assem *et al.*, 1989) y *Goniozus nephantidis* (Bethilidae) (Hardy *et al.*, 1992). Para las hembras sin hospederos, la relación entre el tamaño y la longevidad no fue significativa en ninguno de los dos grupos: con y sin alimento. Este resultado no coincide con los resultados de trabajos anteriores, donde reportan una relación positiva entre tamaño y longevidad en hembras sin hospederos (Klomp y Teerink, 1967; Waage y Ng, 1984; Hardy *et al.*, 1992).

En cuanto a los machos, la relación entre tamaño y longevidad fue positiva y significativa para el grupo sin alimento y no significativa para el grupo con alimento. Esto está indicando que cuando no se encuentre alimento disponible, los machos pequeños vivirán menos tiempo que los machos grandes. Mientras que si se alimentan, los pequeños tendrán la capacidad de vivir tanto tiempo como los grandes. Lo anterior

muestra la relevancia de la alimentación y el tamaño corporal sobre la longevidad de los machos. Sin embargo a diferencia de las hembras, una longevidad mayor en los machos no siempre está asociada con un mayor éxito reproductivo. Existen reportes de parasitoides en los que su tamaño se relaciona positivamente con su longevidad pero no con su éxito reproductivo. Por ejemplo en el caso del parasitoide *Spalangia cameroni* se ha registrado que los machos grandes viven más tiempo que los pequeños. Sin embargo no hay evidencia de que su tamaño influya en su capacidad para conseguir copulas (King, 1988); además los machos grandes no transfieren cantidades de esperma mayores a las que transfieren los machos pequeños durante la cópula (King y King, 1994). Una situación similar sucede con el parasitoide *Muscidifurax raptor* (Seidl y King, 1993). En este trabajo no se realizaron experimentos que nos permitieran determinar de qué manera afecta la longevidad el éxito reproductivo de los machos. Se puede suponer que si un macho vive más tiempo, tendrá la oportunidad de conseguir un mayor número de cópulas a lo largo de su vida. El aparearse más veces incrementaría su éxito reproductivo, siempre y cuando sea posible que los machos copulen a edades avanzadas. Como ya se mencionó anteriormente, los machos de *S. bruchivora* emergen antes que las hembras y copulan en el momento en que ellas emergen. Los días posteriores a estas cópulas los machos intentan nuevamente copular con las hembras, pero no siempre lo consiguen. Por tal motivo existe la posibilidad de que el éxito reproductivo de los machos de *S. bruchivora* esté determinado por las cópulas que consigue al momento de emerger. Se ha sugerido que cuando los apareamientos de los parasitoides tienen lugar durante las primeras horas de emergencia de las hembras, las diferencias en longevidad entre los machos, no son significativas en términos de adecuación (Waage y Ng, 1984). Si este fuera el caso para *S. bruchivora*, no sería tan

importante para los machos como para las hembras alimentarse durante la edad adulta e incrementar su longevidad.

Por otra parte, el tamaño puede ser una limitante en el éxito reproductivo de los machos en situaciones donde el número de hembras presentes es grande. Cuando hay muchas hembras presentes, los machos pequeños no pueden inseminar el mismo número de hembras que los machos grandes, como resultado de un agotamiento del esperma. Pero cuando la densidad de hembras es baja, los machos pequeños y grandes podrán inseminar el mismo número de hembras, ya que en este caso los machos grandes no utilizarán todo su esperma (Heinz, 1991).

Estudios futuros.

Cuando el tamaño corporal está relacionado significativamente con la longevidad, fecundidad y capacidad de búsqueda de las hembras parasitoides, entonces su adecuación se incrementa en función de su tamaño. Los resultados de este trabajo nos permiten suponer que esta premisa se cumple para *S. bruchivora*; ya que la relación entre fecundidad y tamaño fue altamente significativa para esta especie, así como la relación entre fecundidad y longevidad y la relación entre longevidad y tamaño (cuando las hembras tuvieron hospederos para ovipositar). En este trabajo no se incluyeron experimentos que nos proporcionaran información respecto a la capacidad de búsqueda de este parasitoide. Se ha señalado que existe una relación entre el tamaño de las hembras y la capacidad de búsqueda (Visser, 1994), probablemente como resultado de que las hembras pequeñas se mueven a menor velocidad entre las plantas y vuelan cortas distancias, en comparación con las hembras de mayor tamaño (Waage y Sook Ming, 1984); sin embargo, la información al respecto es muy escasa. Se requieren

experimentos que permitan determinar si el tamaño es una limitante en la capacidad de búsqueda de *S. bruchivora* en el campo.

La información respecto a los factores que pueden afectar la adecuación de los machos es reducida en comparación con los trabajos que se han realizado con hembras. En el caso específico de *S. bruchivora* es necesario realizar más experimentos que nos permitan determinar si el tamaño afecta la adecuación de los machos, evaluando la relevancia del tamaño en la obtención de cópulas, bajo condiciones de competencia con otros machos, y también determinando la capacidad inseminativa de los machos en relación a su tamaño corporal.

CONCLUSIONES

En concordancia con las predicciones que se formularon al inicio de este trabajo, los resultados mostraron que el desempeño de los parasitoides que se desarrollaron sobre hospederos grandes (19 días de edad) fue más alto, que el de aquellos que se desarrollaron sobre hospederos más pequeños. Sin embargo, se observó que esta predicción no se cumplió para hospederos mayores (21 días de edad) debido probablemente a los cambios fisiológicos que se presentan en los hospederos de esta edad. Asimismo se determinó que los factores que pueden afectar la adecuación del parasitoide *S. bruchivora* son principalmente su tamaño como adulto y su alimentación. La adecuación de este parasitoide se estimó en función de su longevidad y fecundidad, observándose que el tamaño del parasitoide tuvo un efecto sobre estos dos parámetros; como se esperaba, los parasitoides de mayor tamaño vivieron más tiempo que los pequeños y las hembras de mayor talla tuvieron más hijos en comparación con las de menor tamaño. Sin embargo también se registró un posible costo asociado a la reproducción, que se tradujo en un decremento de la longevidad de aquellas hembras que ovipositaron, en comparación con aquellas que no lo hicieron. Por otra parte los resultados mostraron que la alimentación incrementa considerablemente la longevidad de este parasitoide y permite a los parasitoides pequeños vivir tanto como los parasitoides de mayor tamaño.

FALTA PAGINA

No.

53

LITERATURA CITADA

- Bailey, W.J. y J. Ridsdill-Smith. 1991. **Reproductive behavior of insects.** Chapman & Hall, Nueva York.
- Benrey, B.B. 1993. **Host-plant effect on the interaction of an insect herbivore and its larval parasitoid: The case of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) and *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae).** Tesis Doctoral. Universidad de Maryland, Maryland, E.U.A.
- Benrey, B.B. y R.F. Denno. 1997. The slow growth-high mortality hypothesis: test using the cabbage butterfly and its parasitoid. **Ecology** 78:987-999.
- Benrey, B.B., A. Callejas, L. Rios, K. Oyama y R.F. Denno. 1998. The effects of plant domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. **Biological Control** 11:130-140.
- Blakley, N. y S.R. Goodner. 1978. Size-dependent timing of metamorphosis in milkweed bugs (*Oncopeltus*) and its life history implications. **Biological Bull.** 155:499-510.
- Boonstra y Krebs, 1979. Viability of large and small sized adults in fluctuating vole populations. **Ecology** 60:567-573.
- Bragg, D.E. 1974. Ecological and behavioral studies of *Phaeogenes cynarae*: Ecology, host specificity, searching and oviposition, and avoidance of superparasitism. **Ann. Entomol. Soc. Am.** 67:931-936.
- Caldwell, J.P., J.H. Thorp y T.O. Jervey. 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders and frogs. **Oecologia** 46:285-289.
- Callejas, A. 1996. **Variación de la conducta y parámetros de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus*.** Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Casas, J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. **Ecol. Entomol.** 14:257-265.
- Charnov, E.L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. **Am. Nat.** 113:465-480.
- Charnov, E.L., R.L. Los-den Hartogh, W.T. Jones y J. van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. **Nature** 289:27-33.

- Charnov, E.L. y S. Skinner, 1985. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions. **Environ. Entomol.** 14:383-391.
- Cliford, H.F. y H. Boerger. 1974. Fecundity of mayflies (Ephemeroptera) with special reference to mayflies of a brown-water stream of Alberta, Canada. **Can. Entomol.** 106:1111-1119.
- Crawley, M.L. 1993. **Glim for Ecologist.** Blackwell Scientific Publications. Oxford. 378 pp.
- Croft, P. y M.J.W. Copland. 1995. The effect of host instar on the size and sex ratio of the endoparasitoid *Dacnusa sibirica*. **Entomol. Exp. Appl.** 74:121-124.
- Daly, H.V. 1985. Insect morphometrics **Ann. Rev. Entomol.** 30:415-438.
- De Jong, P.W. y J.M. van Alphen, 1989. Host size selection and sex allocation in *Leptomastix dactylopii*, a parasitoid of *Planococcus citri*. **Entomol. Exp. Appl.** 50:161-169.
- Elgar, M.A. y N.E. Pierce. 1988. Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. pp. En: T.H. Clutton-Brock, (ed.) **Reproductive success studies of individual variation in contrasting breeding systems.** University of Chicago Press, Chicago.
- Fowler, K y L. Partridge. 1989. A cost of mating in female fruit flies. **Nature** 338:760-761.
- Flores, M.D. y L. Aguirre. 1989. Géneros de Braconidae (Hymenoptera) del sureste de Coahuila. En: A.H. González (ed.), **Primer Simposio sobre himenópteros parasíticos (Memorias).** México.
- Fujii, K. y K. Mar Wai. 1990. Sex-ratio determination in three wasp species ectoparasitic on bean weevil larvae, pp. 331-340. En: Fujii, K (ed.), **Bruchids and legumes: Economics, ecology and coevolution.** Kluwer Academic Pub. Netherlands.
- Godfray, H.C.J. 1994. **Parasitoids. Behavioural and evolutionary ecology.** Princeton University Press, Princenton, Nueva Jersey.
- Gordon, H.T. 1984. Growth and development of insects, En: C.B. Huffaker y R.L. Rabb (eds.) **Ecological Entomology.** Wiley & Sons, Nueva York.

- Gullan, P.J. y P.S. Cranston. 1994. **The insects: an outline of entomology**. Chapman & Hall, Londres.
- Hailemichael, Y., J.W. Smith, R.N. Wiedenmann. 1994. Host finding behavior, host acceptance, and host suitability of the parasite *Xanthopimpla stemmator*. **Entomol. Exp. Appl.** 71:155-166.
- Hails, R.S. 1989. Host size and sex allocation of parasitoids in a gall forming community. **Oecologia** 81:28-32.
- Hardy, I.C.W., N.T. Griffiths y H.C. Godfray. 1992. Clutch size in a parasitoid wasp: A manipulation experiment. **J. Anim. Ecol.** 61:121-129.
- Hare, J.D. y R.F. Luck. 1991. Indirect effects of citrus cultivars on life history parameters of a parasitic wasp. **Ecology** 72:1576-1585.
- Harvey, J.A., I.F. Harvey, D.J. Thompson. 1994. Flexible larval growth allows use of a range of host size by a parasitoid wasp. **Ecology** 75:1420-1428.
- Hassell, M.P. y H.C.J. Godfray. 1992. The population biology of insect parasitoids. En: M.J. Crawley (ed.), **Natural enemies. The population biology of predators, parasites and diseases**. Blackwell. Oxford.
- Heinz, K.M. 1991. Sex specific reproductive consequences of body size in the solitary ectoparasitoid *Diglyphus begini*. **Evolution** 45:1511-1515.
- Herbert, C. y C. Cloutier. 1990. Host instar as a determinant of preference and suitability for two parasitoids attacking late instars of the spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.** 83:734-741.
- Hill, D.S. 1990. **Pest of stored products and their control**. CRC, Londres.
- Hopper, K. R. 1986. Preference, acceptance, and fitness components of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) attacking various instars of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). **Environ. Entomol.** 15:274-280.
- Hopper, K. R. y E.G. King. 1986. Linear functional response of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) to variation in *Heliothis* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) density in the field. **Environ. Entomol.** 15:476-480.
- Hughes, R.H. 1979. Optimal diets under the energy maximization premise: The effects of recognition time and learning. **Am. Nat.** 113:209-221.

- Jones, W.T. 1982. Sex ratio and host size in a parasitic wasp. **Behav. Ecol. and Sociobiol.** 10:207-210.
- Juliano, S.A. 1982. Influence of host age on host acceptability and suitability for a species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) attacking aquatic diptera. **Can. Entomol.** 114:713-720.
- Kazmer, D.J. y R.F. Luck 1995. Field tests of the size - fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. **Ecology** 76:412-425.
- King, B.H. 1988. Sex ratio manipulation in response to host size by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*: a laboratory study. **Evolution** 42:1190-1198.
- King, B.H. 1989. Host-size dependent sex ratios among parasitoid wasps: does host growth matter?. **Oecologia** 78:420-426.
- King, B.H. 1990. Sex ratio manipulation by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni* in response to host age: a test of the host - size model. **Evol. Ecol.** 4:149-156.
- King, B. H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. Pp. 418-432. En: D.L. Wrensch y M.A. Ebbert (eds.), **Evolution and diversity of sex ratio. In insects and mites.** Chapman & Hall, Nueva York.
- King, B.H. 1996. Fitness effects of sex ratio response to host quality and size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. **Behav. Ecol.** 7:35-42.
- King, B.H. y R.B. King. 1994. Sex ratio manipulation in response to host size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*: is it adaptive?. **Behav. Ecol.** 5:448-454.
- Kistler, R. 1985. Host age structure and parasitism in a laboratory system of two Hymenopterous parasitoids and larvae of *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae). **Environ. Entomol.** 14:507-511.
- Klein, J.A., D.K., Ballard, K.S., Lieber, W.E., Burkholder y E. Beckage. 1991. Host developmental stage and size as factors affecting parasitization of *Trogoderma variabile* (Coleoptera: Dermestidae) by *Laelius pedatus* (Hymenoptera: Bethyridae). **Ann. Entomol. Soc. Am.** 84:72-78.
- Klomp, H. y B.J. Teerink. 1962. Host selection and number of eggs per oviposition in the egg - parasite *Trichogramma embryophagum* Htg. **Nature** 195:1020-1021.

- Kouamé, L. y M. Mackauer. 1991. Influence of aphid size, age and behaviour on host choice by the parasitoid wasp *Ephedrus californicus*: a test of host-size models. **Oecologia** 88:197-203.
- Lampson, L.J., J.G. Morse y R.F. Luck. 1996. Host selection, sex allocation, and host feeding by *Metaphycus helvolus* (Hymenoptera: Encyrtidae) on *Saissetia oleae* (Homoptera: Coccidae) and its effect on parasitoid size, sex and quality. **Environ. Entomol.** 25:283-294.
- Lewis, W.J. 1970. Study of species and instars of larval *Heliothis* parasitized by *Microplitis croceipes*. **J. Econ. Entomol.** 63:363-365.
- Lewis, W.J. y H.R. Gross. 1989. Comparative studies on field performance of *Heliothis* larval parasitoids *Microplitis croceipes* and *Cardiochiles nigriceps* at varying densities and under selected host plant conditions. **Flo. Entomol.** 72:6-14.
- Lewis, W.J., L. Vet, J.H. Tumlinson, J.C. Van Lenteren y D.R. Papaj. 1990. Variations in parasitoid foraging behavior: Essential element of a sound biological control theory. **Environ. Entomol.** 19:1183-1193.
- Liu, S. 1985. Development, adult size and fecundity of *Aphidius sonchi* reared in two instars of its aphid host *Hyperomyzus lactucae*. **Entomol. Exp. Appl.** 37:41-48.
- Mackauer, M. 1996. Sexual size dimorphism in solitary parasitoid wasps: influence of host quality. **Oikos** 76:265-272.
- Marshall, L.D. 1990. Intra-specific variation in reproductive effort by female *Parapediasia teterrilla* (Lepidoptera: Pyralidae) and its relations to body size. **Can. J. Zool.** 68:44-48.
- McDougall, S.J. y N.J. Mills. 1997. The influence of host, temperature and food sources on the longevity of *Trichogramma platneri*. **Entomol. Exp. Appl.** 83:195-203.
- Mendel, M.J., P.B. Shaw y J.C. Owens. 1987. Life - history characteristics of *Anastatus semiflavus* (Hymenoptera: Eupelmidae), an egg parasitoid of the range caterpillar, *Hemileuca oliviae* (Lepidoptera: Saturniidae) over a range of temperatures. **Environ. Entomol.** 16:1035-1041.
- Mendoza, L. (En prep.). **Interacción competitiva y discriminación interespecífica entre dos especies de parasitoides de *Zabrotes subfasciatus***. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Nijhout, H.F. y C.M. Williams 1974. Control of moulting and metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L): growth of the last-instar larva and the decision to pupate. **J. Exp. Biol.** 61:481-491.
- Nishimura, K. 1993. Oviposition strategy of the parasitic wasp *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Evol. Ecol.** 7:199-206.
- Nishimura, K. 1997. Host selection by virgin and inseminated females of the parasitic wasp, *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Func. Ecol.** 11:336-341.
- Noda, T. y Y. Hirose. 1989. "Males second" strategy in the allocation of sexes by the parasitic wasp, *Gryon japonicum* **Oecologia** 81:145-148.
- Pak, G.A., H.C. Buis, I.C. Heck y M.L. Hermans. 1986. Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp.: Host-age selection. **Entomol. Exp. Appl.** 40:247-258.
- Partridge, L. 1988. Lifetime reproductive success in *Drosophila*. En: T.H. Clutton-Brock (ed.), **Reproductive success studies of individual variation in contrasting breeding systems**. University of Chicago Press, Chicago.
- Partridge, L. y M. Farquhar. 1981. Sexual activity reduces lifespan of male fruit flies. **Nature** 294:580-582.
- Pearson, D.L. y E.J. Mury. 1979. Character divergence and convergence among tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). **Ecology** 60:557-566.
- Pérez, G. 1982. **Himenópteros parasitoides asociados a *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae) en Tepoztlán, Morelos**. Tesis de Licenciatura, ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pérez, G. y A. Bonet. 1984. Algunas características biológicas de *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae), ectoparasitoide de *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae). **Folia Entomol. Mex.** 62:59-74.
- Peters, R.H. 1983. **The ecological implications of body size**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Podoler, H. y Z. Mendel. 1979. Analysis of a host-parasite (*Ceratitis-Muscidifurax*) relationship under laboratory conditions. **Ecol. Entomol.** 4:45-59.
- Price, P.W. 1984. **Insect ecology**. Wiley & Sons, Nueva York.

- Ramírez, T.E. 1991. **Tablas de vida y fertilidad del gorgojo *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera: Bruchidae) en cinco variedades del frijol *Phaseolus vulgaris* L.** Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Edo. de México, México.
- Reznik, S.Y., D.G. Chernoguz y K.B. Zinovjeva. 1992. Host searching, oviposition preferences and optimal synchronization in *Alysia manducator* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the blowfly, *Calliphora vicina*. **Oikos** 65:81-88.
- Richerson, J.V. y C.J. De Loach. 1972. Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae*. **Ann. Entomol. Soc. Am.** 65:834-839.
- Ríos, L. 1998. **Efecto de la variabilidad intraespecífica en *Phaseolus coccineus* sobre el desempeño y elección de hospedero del parasitoide *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae).** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Roff, D.A. 1992. **The evolution of life histories.** Theory and Analysis. Chapman & Hall, Nueva York.
- Sánchez, R.A. 1992. **Preferencia y supervivencia de *Zabrotes subfasciatus* en distintas variedades de frijol.** Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Edo. de México, México.
- Sandlan, K. 1979. Sex ratio regulation in *Coccygomimus turionella* Linnaeus (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its ecological implications. **Ecol. Entomol.** 4:365-378.
- Sato, Y. 1976. Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera: Braconidae). I. Parasitization to different species of genus *Pieris*. **Appl. Ent. Zool.** 11:165-175.
- Sato, Y. 1980. Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus*. V. Relationships between growth rate of parasitoid and host age at the time of oviposition. **Entomophaga** 25:123-128.
- Sato, Y. y N. Ohsaki. 1987. Host-habitat location by *Apanteles glomeratus* and effect of food-plant exposure on host-parasitism. **Ecol. Entomol.** 12:291-297.
- Seidl, S.E. y B.H. King. 1993. Sex ratio manipulation by the parasitoid wasp *Muscidifurax raptor* in response to host size. **Evolution** 47:1876-1882.

- Sequeira, R. y M. Mackauer. 1992. Covariance of adult size and development time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its host, *Acyrtosiphon pisum*. **Evol. Ecol.** 6:34-44.
- Stapel, J.O., A. Cortesero, C. de Moraes, J. Tumlinson y W.J. Lewis. 1998. Effects of extrafloral nectar, honeydew and sucrose on searching behavior and efficiency of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in Cotton. **Environ. Entomol.**
- Stearns, S.C. 1992. **The evolution of life histories**. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, D.W. y J.R., Krebs. 1986. **Foraging theory**. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Sugimoto, T., T. Imoarai y H. Tsuji. 1982. Oosorption in eulophid wasp, *Chrysocheris pentheus* Walker. **Appl. Entomol. Zool.** 18:287-289.
- Syme, P.D. 1975. The effects of flowers on the longevity and fecundity of two native parasites of the European Pine Shoot Moth in Ontario. **Environ. Entomol.** 4:337-346.
- Syme, P.D. 1977. Observations on the longevity and fecundity of *Orgilus obscurator* (Hymenoptera: Braconidae) and the effects of certain foods on longevity. **Can. Entomol.** 109:995-1000.
- Terrasse, C., B. Nowbahari y D. Rojas-Rousse. 1996. Sex ratio regulation in the wasp *Eupelmus vuilleti* (crwf), an ectoparasitoid on bean weevil larvae (Hymenoptera: Pteromalidae). **J. Insect Behav.** 9:251-263.
- Turlings, T.C., J.H. Loughrin, P.J., McCall, U.S. Rose, W.J. Lewis y W. Tumlinson. 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. **Proc. Nat. Acad. Sci.** 92:4169-4174.
- Urano, T. y N. Hijii. 1995. Resource utilization and sex allocation in response to host size in two ectoparasitoid wasp on subcortical beetles. **Entomol. Exp. Appl.** 74:23-35.
- Van Den Assem, J. 1971. Some experiments on sex ratio and sex regulation in the Pteromalid *Lariophagus distinguendus*. **Neth. J. Zool.** 21:373-402.
- Van Den Assem, J., J.J. Van Iersel y R.L. Los-Den Hartogh. 1989. Is being large more important for female than for male parasitic wasps?. **Behaviour** 108:160-195.

- Van Driesche, R.G. y T.S. Bellows. 1996. **Biological control**. Chapman & Hall, Nueva York.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. **Ann. Rev. Entomol.** 21:109-133.
- Vinson, S.B. y P. Barbosa. 1987. Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids. Pp. 673-695. En: F. Slansky y G.J. Rodriguez (eds.), **Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. Wiley & Sons, Inc., Nueva York.
- Visser, M.E. 1994. The importance of being large: The relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). **J. Anim. Ecol.** 63:963-978.
- Waage, J.K. 1982. Sex ratio and population dynamics of natural enemies - some possible interactions. **Ann. Appl. Biol.** 101:159-164.
- Waage, J.K. y N.G. Sook Ming. 1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. I. Optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. **J. Anim. Ecol.** 53:401-415.
- Waage, J.K. y H.C.J. Godfray. 1985. Reproductive strategies and population ecology of insects parasitoids. En: R.M. Sibly y R.H. Smith (eds.), **Behavioral Ecology. Ecological Consequences of adaptive behavior**. Blackwell, Oxford.
- Weis, A.E. y W.G. Abrahamson. 1985. Potential selective pressures by parasitoids on a plant - herbivore interaction. **Ecology** 66:1261-1269.
- Werren, J.H. y G. Simbolotti. 1989. Combined effects of host quality and local mate competition on sex allocation in *Lariophagus distinguendus*. **Evol. Ecol.** 3:203-213.
- Weseloh, R.M. 1971. Influence of host deprivation and physical host characteristics on host selection behavior of the hyperparasite *Cheiloneurus noxius* (Hymenoptera: Encyrtidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.** 64:580-586.
- Woodring, J.P. 1983. Control of moulting in the house cricket, *Acheta domesticus*. **J. Insect Physiol.** 29:461-464.
- Zar, J.H. 1984. **Biostatistica Analysis**. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.