



003/6
- 6 -
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

INTERACCION COMPETITIVA Y DISCRIMINACION
INTERESPECIFICA EN DOS ESPECIES DE PARASITOIDES
DEL GORGOJO DEL FRIJOL *Zabrotes subfasciatus*.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :
BIOLOGO LUIS FELIPE MENDOZA CUENCA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. BETTY BENREY BOGUSLAVSKY

MEXICO, D.F.

280332

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas aquellas personas que de una u otra manera contribuyeron para que este trabajo pudiera realizarse.

Primero que a nadie quiero agradezco a mi tutora la Dra. Betty Benrey, por haberme dado la oportunidad de realizar este trabajo bajo su tutoría. Por apoyarme durante estos años y siempre estar dispuesta a escuchar cuanta tontería nueva se me ocurría, pero sobre todo por evitar que acabara haciendo con parasitoides todo menos esta tesis.

A mi comité tutorial Dr. Cesar Domínguez, Dr. Constantino Macías y Dra. Nora Galindo por haber revisado mi tesis, asistir cada semestre a escucharme en los tutoriales, y por aguantar que siempre entregara de última hora los escritos de cada tutorial.

También a los sinodales que revisaron la tesis Dra. Betty Benrey, Dr Constantino Macías, Dr. Cesar Domínguez, Dra. Nora Galindo, M. en C. Alicia callejas, Dr. Rogelio Macías y Dra. Astrid Eben por sus valiosas sugerencias para lograr la versión final de este trabajo.

Al Dr. Ted Turlings, por siempre estar dispuesto a escucharme y aconsejarme la mejor manera de interpretar los resultados, pero sobre todo por su confianza para participar en alguno de sus proyectos.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Insectos, por los buenos momentos que pase todos estos años en el laboratorio, y de los cuales les aseguro todavía me sigo riendo y por su amistad y ayuda tanto dentro como fuera del instituto: Luis Zepeda, Sergio y David. Antonio Oviedo, Gaby Flores, Jose Luis, pero muy en especial a: Alicia Callejas (*abuelita*) por ser tan buena onda y esos inolvidables sándwiches de las salidas al campo, Andrea Reyes (*andreoide*) siempre estar dispuesta a ayudar sin importar que la molestara tanto. Leticia Rios por tantos y tantos chistes y guarradas (propias y del Chano) que hacían divertidísima la vida en el laboratorio, Gabriela Jiménez por siempre aguantarme todas las molestias y “pinkis” que has y seguirás sufriendo y por tu bella amistad.

A todos mi grandes amigos, de la facultad que siguen siéndolo hasta ahora y con los cuales e compartido tantos buenos momentos en estos años y que siempre me han servido de motivación y ejemplo para seguirle dando a esta onda académica y con los cuales espero convivir y colaborar durante mucho tiempo más, y aunque no necesito mencionarlos porque ellos saben quienes son. para que conste en papel aquí va el nombre de estos personajes: Pablo, Nacho, Oscar, Evodio, Carla, Ana, Iriana, Edgar, Rogelio Macías, Erika, Elleli. Si alguien no esta aquí es sólo en el papel.

En especial a toda mi familia. mi mamá María Luisa, mi papá José Mendoza, mis hermanos: Pepe, Chucho, Gela, Lupita y Fernando, mi sobrina Mariana, por su ayuda incondicional, su comprensión y esos excelentes momento compartidos durante los reventones familiares. A ustedes debo esta tesis y ser tan feliz.

Finalmente quiero agradecer a la familia Cuevas por su amistad de ya muchos años, pero de entre ellos muy en especial a la persona que más quiero (no, no es Pablo), y quien espero me aguante mucho tiempo más para poder compartir no sólo esta tesis ni la de doctorado sino toda la vida: Mónica “ La Idalia”, te amo y espero no te rajés después del examen.

ÍNDICE.

páginas

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

INTRODUCCIÓN GENERAL

SISTEMA BIOLÓGICO

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

CAPÍTULO I

Porcentajes de parasitismo por parte de *S. bruchivora* y

D. basalis en condiciones naturales

Material y métodos

Resultados

Discusión

1

2

12

16

19

20

23

CAPÍTULO II

Preferencias de *S. bruchivora* y *D. basalis*, por los diferentes estadios de *Z. subfasciatus*

Material y Métodos

resultados

Discusión

26

30

33

CAPÍTULO III

Desempeño y multiparasitismo de *S. bruchivora* y *D. basalis*, sobre diferentes estadios de *Z. subfasciatus*.

Material y métodos

Resultados

Discusión

35

39

42

CAPÍTULO IV

Conductas de búsqueda, localización y aceptación de *S. bruchivora* y

D. basalis en larvas de *Z. subfasciatus* desarrollándose en semillas de *P. vulgaris*

Introducción

Material y métodos

Resultados

Discusión

46

46

47

49

CAPÍTULO V

Interacción competitiva entre *S. bruchivora* y *D. basalis*

Material y métodos

Resultados

Discusión

50

52

56

DISCUSIÓN GENERAL

LITERATURA CITADA

APÉNDICE

60

64

70

Resumen

La ocurrencia e importancia de la competencia en poblaciones naturales de insectos ha recibido una considerable atención en la literatura ecológica. Se ha sugerido que en insectos parasitoides, la competencia puede ser de especial importancia, debido principalmente a que los parasitoides dependen de un restringido rango de hospederos tanto para ovipositar como para desarrollarse y, a que en condiciones naturales las poblaciones de sus hospederos pueden tener severas fluctuaciones tanto en el espacio como en el tiempo.

Este trabajo se enfocó principalmente en determinar si dos especies simpátricas de parasitoides *Stenocorse bruchivora* y *Dinarmus basalis*, son competidoras potenciales de larvas de *Zabrotes subfasciatus* (su principal hospedero) cuando estas se desarrollan en semillas del frijol *Phaseolus vulgaris* así como el efecto de la competencia en la adecuación de los individuos de ambas especies de parasitoides.

Los resultados de este trabajo muestran que ambas especies de parasitoides además de ocupar frecuentemente las mismas regiones, son similares en otros rasgos como: el estadio de *Z. subfasciatus* que prefieren parasitar (larvas de cuarto estadio), el desempeño de su progenie en los hospederos y el esfuerzo que asignan a la localización, selección, evaluación y aceptación de sus hospederos. Lo que apoya fuertemente el que ambas especies son competidoras potenciales de larvas de *Z. subfasciatus*.

Los resultados del experimento de interacción competitiva entre ambas especies de parasitoides y los datos de los muestreos de campo, apoyan el supuesto de que ambas especies compiten por el acceso a los hospederos de oviposición, ya que se cumplen las dos condiciones necesarias para que ocurra competencia en este sistema: en condiciones naturales sus hospederos de oviposición están en disponibilidad limitada y cuando ambas especies coexisten, ocurre un decremento en la adecuación de al menos una de ellas, en este caso *S. bruchivora*. En esta interacción *D. basalis* es la especie dominante, pues la competencia por hospederos no reduce su adecuación, lo que puede explicarse al menos parcialmente por su mayor eficiencia en la localización de los hospederos dentro de la semilla.

INTRODUCCIÓN GENERAL.

Individuos de la misma o diferentes especies pueden tener requerimientos similares para su sobrevivencia, crecimiento y reproducción (Begon, *et al.* 1996). Ello puede conducir a que la demanda de recursos exceda su disponibilidad, ocasionando interacciones competitivas entre los individuos (genotipos o poblaciones) (Keddy, 1989).

Tanto en la competencia intraespecífica como en la interespecífica, los individuos que están compitiendo deben ser "equivalentes" en cuanto a las necesidades y uso de recursos. Se espera que la competencia sea más rigurosa a nivel intraespecífico ya que los requerimientos de los individuos de la misma especie son iguales (Begon, *et al.* 1996). Connell en 1983, revisó todos los estudios publicados en el periodo 1974-1982 en donde se había probado competencia en el campo (72 artículos que incluían 215 especies con 527 experimentos de campo), de estos, en aquellos casos donde se distinguió entre los dos tipos de competencia, la competencia intraespecífica resultó tanto o más fuerte que la interespecífica en tres cuartas partes de los casos.

La competencia por recursos origina interacciones negativas entre los individuos, ya sea por consumo directo del recurso común (competencia por explotación), o porque la presencia y actividad de uno de los competidores sobre el recurso evita el acceso a este (competencia por interferencia) (Grover, 1997; Pijls, *et al.* 1996).

Cuando individuos de dos poblaciones compiten, una de las especies de competidores puede extinguirse, en cuyo caso estaríamos hablando de exclusión competitiva. Cuando los individuos de ambas especies persisten hablamos de coexistencia. En cualquier caso, la especie que mantiene la mayor densidad poblacional en el largo plazo se le denomina competidor superior o competidor dominante (Connell, 1983; Keddy, 1989; Grover, 1997).

Para que ocurra la competencia (sea por explotación o por interferencia), se deben cumplir dos condiciones: la primera es que el recurso por el cual los individuos compiten sea limitado y/o

impredecible (MacArthur, 1972; MacArthur, 1975; en Lawton y Strong, 1981), y la segunda es que el efecto de la interacción sea un decremento en la adecuación de uno o ambos competidores (Connell, 1983; Grover, 1997).

El recurso por el cual los individuos de la misma o diferentes especies pueden competir, no es siempre alimento, sino que dependiendo de los requerimientos propios de cada especie, este recurso puede ser un factor ambiental como luz, un espacio físico o un área defendida (territorio), que puede ser un área de reproducción, de alimentación y/o un refugio (Begon, *et al.* 1996).

En el caso de los insectos parasitoides la competencia puede llegar a ser muy intensa, ya que los hospederos representan pequeños paquetes de recurso que son en su mayoría apenas suficientes para que una sola larva de parasitoides se desarrolle y sobreviva hasta emerger como adulto (Briggs, 1993). Aunque es generalmente aceptado que las interacciones competitivas son comunes dentro de las comunidades de parasitoides, los efectos de tal competencia, tanto para los parasitoides como para los hospederos, son muy poco conocidos (Hawkins y Sheehan, 1994).

Es difícil probar que la competencia sea o haya sido una presión selectiva importante entre los parasitoides, sin embargo estos presentan una serie de estrategias que pueden haber sido modeladas por la competencia intra e interespecífica (Visser, 1995). Diversos autores (Wilson, 1960; McLeod 1962; McGugan y Coppel, 1962; DeBach y Sundby, 1963; Greathead, *et al.* 1976; Clausen, 1978; ver Luck y Podoler, 1985), relacionados sobre todo con el campo del control biológico, han documentado ejemplos que apoyan la existencia de competencia como presión de selección importante en parasitoides. Algunas de las evidencias son, por ejemplo, la existencia de especies capaces no sólo de dejar marcas sobre hospederos una vez que los han parasitado, sino de discriminar entre las marcas dejadas por hembras de su propia especie o de especies diferentes (Chow y Mackauer, 1986).

También se han reportado efectos sobre la conducta de oviposición de los parasitoides como producto de la competencia intra e interespecífica. Por ejemplo, el tamaño de puesta de una hembra

se modifica conforme se incrementa la densidad de parasitoides (Visser, 1993). De igual manera, hay evidencias de un aumento del *superparasitismo* (más de una hembra de la misma especie ovipositando sobre el mismo hospedero) en respuesta a un incremento en el número de parasitoides en un parche de hospederos (van Alphen y Galis, 1983; Visser y van Alphen., 1990).

Existe también evidencia indirecta de competencia en las comunidades de insectos parasitoides, la cual consiste en la repartición de recursos y la exclusión competitiva. Yu y colaboradores (1990), al estudiar dos especies de parasitoides de larvas de la escama roja *Aonidiella aurantii*, encontraron que tanto *Encarsia perniciosi* (endoparasitoide), como *Aphytis melinus* (ectoparasitoide) prefieren parasitar el mismo estadio larvario, pero mientras *E. perniciosi* no es capaz de discriminar entre hospederos parasitados por *A. melinus*, este último si es capaz de hacerlo, e incluso multiparasa hospederos con larvas de hasta segundo estadio de *E. perniciosi*. Cuando en condiciones de laboratorio ambas especies parasitan el mismo hospedero, *E. perniciosi* es siempre excluido. Esta exclusión competitiva parece ser la causa del reparto de recursos que estas dos especies presentan en el medio natural, ya que mientras *E. perniciosi* busca a sus hospederos en los tallos de los cítricos, *A. melinus* lo hace en las hojas y los frutos. Del mismo modo, Luck y Podoler (1985), estudiando el mismo sistema encontraron que después de su introducción en California, *A. melinus* ha desplazado en ciertas áreas al parasitoide nativo *A. lingnanensis*, lo cual aparentemente se debe a que *A. melinus* parasita estadios más tempranos de la escama roja con lo que *A. lingnanensis* ve reducido el número de hospederos disponibles.

Biología y proceso de selección de hospederos en avispas parasitoides.

Las avispas parasitoides (Hymenoptera) son insectos cuyas larvas se desarrollan alimentándose de los cuerpos de otros artrópodos, generalmente insectos, y donde la alimentación de la larva resulta en la mayoría de los casos en la muerte del hospedero (Godfray, 1994).

El ciclo de vida de todos los parasitoides, como cualquier insecto holometábolo, se divide en cuatro estadios: huevo, larva, pupa y adulto. Las hembras adultas son de vida libre y generalmente se encargan de localizar un hospedero en el cual depositar sus huevos. De acuerdo al tipo de conducta alimenticia de la larva, los parasitoides pueden ser divididos en dos clases. Los endoparasitoides, cuyas larvas se desarrollan dentro del cuerpo del hospedero, como por ejemplo la avispa *Copidosoma floridanum* (Encicridae), la cual deposita sus huevos dentro de huevos de palomillas nocturnas (Ode y Strand, 1995). Los ectoparasitoides, cuyas larvas se desarrolla sobre el cuerpo de sus hospederos, con las partes bucales enterradas en el cuerpo de estos (Wharton, 1993; Godfray, 1994), como la avispa *Stenocorse bruchivora* (Braconidae), la cual es ectoparasito de varios estadios larvarios del gorgojo del frijol *Zabrotes subfasciatus* (Rios, 1998; Reyes, 1999).

Los parasitoides se pueden clasificar también de acuerdo al número de huevos que ovipositan en un hospedero. Los parasitoides cuya hembra pone solo un huevo en cada hospedero son conocidos como parasitoides solitarios (Wharton, 1993), esta característica es muy común en avispas de la familia Pteromalidae. En algunas especies de la familia Encyrtidae, como el caso de *Copidosoma floridanum*, de este único huevo puede emerger más de un adulto, lo cual se conoce como poliembrionia (Ode y Strand, 1995). En contraste, los parasitoides gregarios son aquellos cuyas hembras ponen más de un huevo en un mismo hospedero (Godfray, 1994), tal es el caso de la avispa *Aphaereta minuta*, que es endoparasitoides de larvas de dípteros (Visser, 1995).

Los parasitoides no remueven del hábitat a los hospederos atacados como los depredadores hacen con sus presas, por lo que los hospederos pueden ser reencontrados y aceptados nuevamente para oviposición (Visser *et al.*, 1990). Si la segunda hembra que oviposita en el hospedero es de la misma especie que la primer, a esto se le denomina superparasitismo (van Alphen y Visser, 1990; Baur y Yeorgan, 1995; Henneman. *et al.* 1995). Por otro lado, si la segunda hembra que oviposita en un hospedero parasitado es de otra especie, se considera como multiparasitismo y representa un

fenómeno muy extendido entre las avispas parasitoides (van Alphen y Visser, 1990; Pijls, 1995; Baur y Yeorgan, 1995).

En los parasitoides, las conductas de forrajeo y reproducción son procesos estrechamente relacionados. Las hembras adultas, distribuyen sus huevos sobre recursos (hospederos) que ocurren en unidades discretas de tamaño limitado, lo que confina a su descendencia a una cantidad fija de alimento durante todo su desarrollo (Godfray, 1994; Pijls, 1996). Por lo tanto, la selección de hospederos por parte de los parasitoides debe estar frecuentemente bajo fuertes presiones de selección, de tal forma que aquellas hembras que distribuyan sus huevos de manera tal que de como resultado la maximización en la sobrevivencia de su progenie, serán favorecidas por selección (Turlings, *et al.* 1985; van Alphen y Visser, 1990; Pijls, 1995).

Los hospederos difieren respecto a su calidad como alimento para el desarrollo de las larvas de los parasitoides. Características como son el tamaño, tipo y calidad de alimento a partir del cual se han desarrollado, influyen en el desempeño de las larvas de sus parasitoides (Vinson y Barbosa, 1987; Turlings y Benrey, 1998). Se esperaría entonces que los parasitoides seleccionen a los mejores hospederos, ya que con ello estarán incrementando la cantidad y calidad del alimento disponible para su progenie, con lo que incrementan la sobrevivencia y éxito reproductivo propios y de la misma (van Alphen *et al.*, 1990; Nishimura, 1997; Turlings y Benrey, 1998).

Existen además, diferencias individuales entre los parasitoides en su tamaño, edad, fecundidad, experiencia previa, así como tasas diferenciales de encuentro con las diferentes clases de hospederos. Estas diferencias influyen en las decisiones de oviposición, incluyendo la decisión de poner un huevo fertilizado (del cual emergerá hembra) o no fertilizado (del que emergerá un macho) (Charnov *et al.*, 1981; ver Mackauer, 1990).

Para evaluar la calidad del hospedero, los parasitoides utilizan una gran variedad de señales químicas y físicas (Turlings *et al.* 1993; Mackauer, 1990; Powell *et al.* 1998). El proceso de selección se inicia con un examen del hospedero, para el cual generalmente realizan un

“tamborileo” por medio de las antenas, ya sea directamente sobre el hospedero, o en el caso de hospederos que se encuentre en el interior de alguna estructura vegetal (como por ejemplo una semilla), este examen se realiza sobre la superficie de dicha estructura. Tras el examen externo, sigue un examen interno del hospedero mediante el ovipositor, a lo que generalmente se conoce como “tiempo de manejo” (Mackauer, 1990). Se ha sugerido que el tiempo de manejo es constante en cada especie y no parece estar afectado por la densidad de hospederos, aunque sí por el hecho de que el hospedero esté parasitado o no (van Roermund y van Lenteren, 1995).

En general, la probabilidad de aceptación de un hospedero por parte del parasitoide esta determinada por su calidad (tamaño, tipo y calidad de alimento a partir del cual se han desarrollado, estadio de desarrollo, etc.), por la presencia de otros hospederos en el ambiente, y de si está parasitado o no (van Alphen y Janssen 1982; en Godfray, 1994; Luck y Podoler, 1985; Turlings, *et al* 1985; Briggs, 1993; Flanagan, *et al.* 1998). La capacidad de los parasitoides de discernir a través del examen interno y/o externo de los hospederos si estos están parasitados o no (discriminación del hospedero), puede ser de tres tipos: (1) La auto discriminación, que consiste en la capacidad de la hembra de reconocer a aquellos hospederos que han sido previamente parasitados por ella misma. (2) La discriminación conespecífica, que es la capacidad de la hembra de identificar a hospederos parasitados por otra hembra de su misma especie, y (3) la discriminación interespecífica, que se refiere al reconocimiento de hospederos parasitados por hembras de una especie diferente (Pijls, 1995, Visser, 1995).

Se han planteado razones teóricas para explicar porqué los parasitoides discriminan entre hospederos parasitados y no parasitados: a) evitar el desperdicio de huevos, sobre todo en aquellas especies donde las hembras nacen con una carga de huevos determinada; b) evitar el desperdicio de hospederos, cuando la multiplicidad de ataques incrementa la probabilidad de muerte del hospedero y, por lo tanto, de la larva del parasitoide; c) ahorrar tiempo, cuando el tiempo que toma rechazar a un hospedero es más corto que el tiempo de aceptarlo, lo cual incrementa el número potencial de

hospederos que un parasitoide tiene oportunidad de parasitar por unidad de tiempo; y d) inducir al parasitoide a dejar el parche después de probar un número de hospederos parasitados, pues esto podría ser un buen indicador de que quedan pocos hospederos libres y la tasa de encuentro con estos es muy baja (van Alphen y Visser, 1990).

La probabilidad de rechazar o aceptar a un hospedero previamente parasitado varía con la duración del intervalo entre la primera y la segunda oviposición (van Roermund y van Lenteren, 1995). Las hembras pueden dejar una marca química dentro o sobre el hospedero durante la oviposición (feromona) que proporciona, no solo a ella sino a otras hembras, información acerca de si el hospedero se encuentra parasitado y evita que tanto ella como otras hembras lo parasiten (van Alphen y Visser, 1990). Se esperaría que estas marcas químicas en los hospederos no duraran por mucho tiempo, ya que marcas de este tipo podrían ser muy costosas. lo que disminuiría la cantidad de recursos disponibles para la oviposición (van Alphen y Visser, 1990). Se ha sugerido que el tiempo de duración de estas marcas, se reduce al periodo durante el cual la primera larva pueda perder en competencia con otra larva, lo cual parece ser apoyado por que algunas especies de parasitoides utilizan marcas hidrosolubles, cuya persistencia es corta (van Alphen y Visser, 1990, Strand, 1986).

La capacidad de los parasitoides para decidir aceptar o rechazar la oviposición en hospederos parasitados varía ampliamente entre especies, y en algunas está ausente. Aunque se ha reportado discriminación para varios sistemas parasitoide-hospedero, algunas especies de parasitoides capaces de discriminación realizan conductas de super o multiparasitismo (Visser *et al.*, 1990). Turlings *et al.*(1985) han propuesto dos posibles explicaciones funcionales para éstas conductas. La primera consiste en que el superparasitismo es la mejor estrategia cuando los hospederos son escasos y el complemento de huevos de la hembra no es una limitante. La segunda explicación propone que las hembras multiparasitan hospederos cuando sus larvas tienen una alta probabilidad de ganar la competencia por el hospedero con larvas de otras especies. Por ejemplo,

Steinberg *et al.* (1987) encontraron que *A. holoxanthus* evita poner sus huevos sobre hospederos que tienen larvas de segundo estadio de *P. smithi*, pero sí parasita estos hospederos si la larva de *P. smithi* es de primer estadio. En general podemos predecir la ventaja de la larva más vieja para ganar en la competencia por el hospedero. Esto es especialmente cierto en la competencia intraespecífica, donde se puede esperar que las habilidades competitivas de ambas larvas sean más simétricas que entre larvas de especies diferentes. Es posible entonces, que la mayor ventaja entre larvas de la misma especie derive de haber llegado primero (Chow y Mackauer, 1984).

Proporción sexual.

Durante la oviposición, las avispas parasitoides deben tomar decisiones que tienen potencialmente un efecto substancial sobre su adecuación. Una de ellas es la decisión de poner un huevo fertilizado del que se desarrollará una hembra, o un huevo no fertilizado del cual se desarrollará un macho (King, 1993; Godfray, 1994). La proporción sexual de la progenie influye significativamente en la adecuación de sus críos (King, 1996), por lo que es de esperarse que la proporción sexual se encuentre bajo fuertes presiones de selección (Charnov, 1982).

La teoría de las proporciones sexuales fue desarrollada por Fisher en 1930. En poblaciones panmícticas, donde cada sexo tenga los mismos costos y otorgue los mismos beneficios en términos de adecuación, se espera una proporción de 1:1, pues la selección natural favorece a aquellos padres que invierten por igual en ambos sexos (Hamilton, 1967 en King, 1993). En aquellas poblaciones en las que las proporciones sexuales se desvían del esperado 1:1, el valor de hijos e hijas es diferente, y los padres que sesgan la proporción sexual de su progenie hacia el sexo que les otorgue mayor éxito reproductivo (sexo raro) se verán favorecidos. Así por ejemplo, Hamilton (1967) encontró que la selección natural puede favorecer a aquellas madres que invierten más en hijas si su descendencia forma grupos locales en los cuales la descendencia se aparee antes de la dispersión de las hembras.

Las avispas parasitoides modifican la proporción sexual de su progenie aparentemente en respuesta a dos condiciones ambientales; cantidad y/o calidad recursos disponibles para sus crías (Charnov et al. 1981) y número de hembras presentes (que se encuentren ovipositando en un parche); (Hamilton, 1979 en Charnov, 1982; Kenis, 1996; Terrasse *et al.*, 1996). La proporción sexual óptima que se esperaría en respuesta a estos factores es predicha por dos modelos: 1) modelos de calidad de hospedero y 2) modelos de competencia local por apareamientos (King, 1993). Sin embargo, pueden existir otros factores, probablemente no adaptativos, que modifiquen la proporción sexual de la progenie, por ejemplo, reducción en los conteos de esperma asociados a la edad de los padres o la mortalidad diferencial de los sexos (Nishimura, 1997).

Respuestas a la calidad del hospedero.

Una predicción básica de los modelos de manipulación de las proporciones sexuales, es que las hembras ovipositan una mayor proporción de huevos fecundados (hijas) en los hospederos de mejor calidad, lo que en muchos casos se relaciona con el tamaño de estos. Charnov (1981) sugirió que el tamaño del hospedero puede tener un mayor efecto en las hembras que en los machos. Esto se espera sobre todo si el tamaño del hospedero está positivamente correlacionado con el tamaño de las avispas que se desarrollan en estos, ya que las hembras presumiblemente requieren más recursos que los hijos para completar su desarrollo y llegar al estadio adulto. Por ello, las hembras de los parasitoides al utilizar los hospederos de mayor calidad para ovipositar huevos fecundados (hijas), incrementarían en mayor proporción el éxito reproductivo de estas en comparación con la de sus hijos, ya que machos pequeños pueden inseminar tantas hembras como los machos grandes, pero las hembras pequeñas no pueden producir tantos huevos como las hembras grandes (Charnov y Skinner, 1985; Heinz, 1991; King, 1993). Estudios en laboratorio con la avispa *Stenocorse bruchivora*, ectoparasitoide solitario de estadios larvarios de gorgojos del frijol (Bruquidae), han

demostrado que de hospederos más grandes emergen parasitoides más grandes, y que el tamaño de las hembras está directamente relacionado con su fecundidad (Rios, 1998 y Reyes, 1999).

Respuestas a la presencia de otras hembras.

En insectos parasitoides, la descendencia se aparca en el parche del cual emergen, por lo que los modelos de competencia local predicen que las hembras de especies solitarias producirán una mayor proporción de hijos en parches donde hay otras hembras ovipositando, en comparación con parches donde están solas, para disminuir en este último caso la competencia entre sus hijos por conseguir apareamientos (Hamilton, 1979).

Evidencia empírica.

La evidencia empírica encontrada en avispas parasitoides de las familias Braconidae y Pteromalidae, indica que las hembras de ambas familias producen una mayor proporción de hijos en hospederos pequeños que en grandes (Wrensch y Ebbert, 1993; Urano y Hijnii, 1995; Wen *et al.*, 1995; Kenis, 1996). En la familia Braconidae, no hay evidencia de "ajustes" en las proporciones sexuales de la descendencia en función del número de hembras presentes en el parche. En contraste, las avispas de la familia Pteromalidae producen un número menor de hijas conforme el número de hembras presentes en el parche se incrementa (Wrensch y Ebbert, 1993).

El tipo y la localización de las señales que las hembras utilizan para evaluar el tamaño del hospedero y para detectar la presencia de otras hembras pueden limitar la manipulación de las proporciones sexuales. Por ejemplo, la persistencia de las señales olfativas a través de las cuales una hembra detecta la presencia de otra(s) hembra(s), las tasas de encuentro con hospederos parasitados y, la dificultad de determinar el sexo de los huevos depositados por las otras hembras pueden provocar que se den errores en las estimaciones del número de hembras presentes en el parche y, por lo tanto, en las proporciones sexuales producidas (Wrensch y Ebbert, 1993).

SISTEMA BIOLÓGICO.

Planta de alimentación del hospedero

En América existen alrededor de 40 especies silvestres de frijoles del genero *Phaseolus*, pero solamente cuatro han sido domesticadas, una de las más relevantes es *P. vulgaris*, pues representa una de las fuentes de proteínas más importantes en la dieta de los habitantes de América (Sotelo *et al.*, 1995). Actualmente es posible encontrar ancestros silvestres así como variedades domesticadas de *P. vulgaris* desde México hasta Argentina. En toda esta región, los frijoles del genero *Phaseolus* son consumidos de diferentes formas (Sotelo *et al.*, 1995). En México, la intensidad de ataque a las semillas por parte de varias especies de gorgojos (medida como el número de adultos emergidos por semilla), es muy alta tanto en *P. vulgaris* cultivado (3.6 adultos) como silvestre (1.9 adultos) (Delgado *et al.*, 1988).

Hospedero de los parasitoides

El gorgojo mexicano del frijol *Zabrotes subfasciatus*, es una de las plagas que causa mayor daño, tanto en el campo como en los sitios de almacenamiento de *Phaseolus vulgaris* o frijol negro (Calderón *et al.*, 1992). Callejas (1996) reportó que en los brúquidos de esta especie (bajo condiciones de laboratorio) las hembras ovipositan entre 40 y 60 huevos a lo largo de su vida, los cuales adhieren a las semillas. El periodo de oviposición dura de tres a cuatro días, y el de incubación de tres a cinco días, después de los cuales la larva eclosiona y rompe el corion por la parte adherida a la semilla, perforando la testa hasta llegar a los cotiledones. *Z. subfasciatus* presenta cuatro estadios larvales que se desarrollan dentro de la semilla, con una duración total aproximada de 21 a 24 días. Los estadios de prepupa y pupa duran de 4 a 5 días (Figura 1; tomada de Callejas, 1996). Todo esto en condiciones de 28 -30°C y 70% de HR. La longevidad adulta de los machos es de 9 días y la de las hembras de 14 días. Existe un marcado dimorfismo sexual en la especie; las hembras miden en promedio 2.47 mm de longitud y tienen dos manchas blancas sobre

los élitros, mientras que los machos miden en promedio 2.20mm de longitud y sus élitros son de color café claro uniforme.

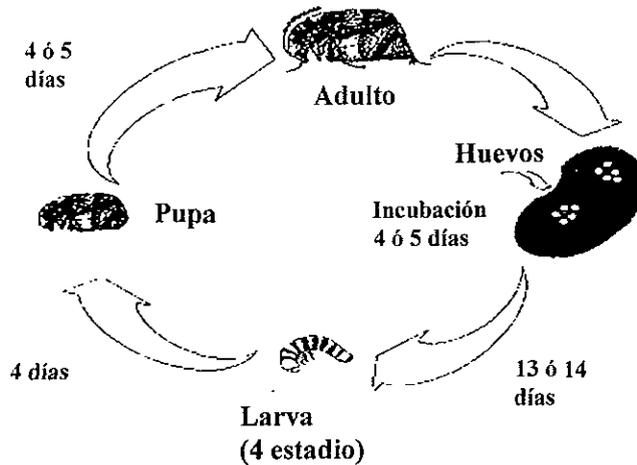


Figura 1. Ciclo de vida de *Zabrotes subfasciatus*

Los parasitoides

Asociados a este sistema planta-herbívoro existen algunas especies de parasitoides capaces de atacar a los diferentes estadios larvarios de los gorgojos del frijol y, por lo tanto, capaces de limitar el desarrollo de estos herbívoros (Delgado *et al.*, 1988).

Se ha reportado un gran número de avispas parasitoides que utilizan a *Z. subfasciatus* como hospedero. Entre los más importantes se encuentra una especie de la familia Braconidae (*Stenocorse bruchivora*) y otra de la familia Pteromalidae (*Dinarmus basalis*). Ambos ectoparasitoides solitarios especialistas, que atacan los estadios de larva y pupa de los brúquidos *Z. subfasciatus* (obs. per.) y *Acanthoscelides obtectus* (Pérez y Bonet, 1984).

En ambas especies, una vez que la hembra localiza la semilla donde se está desarrollando el hospedero, palpa la superficie de ésta con las antenas hasta detectar la posición del hospedero dentro de la semilla. La hembra coloca la punta del ovipositor de manera perpendicular a la superficie de la semilla y perfora la testa con movimientos ascendentes y descendentes del abdomen, introduce el ovipositor "evaluando" al hospedero con las sencilas presentes en el extremo distal de este, antes de parasitarlo; mientras esto ocurre mantiene las antenas quietas en contacto con la semilla.

Al ovipositar, las hembras paralizan total y permanentemente al hospedero (parasitoides idiobiontes). Los huevos de ambas especies de parasitoides son fusiformes con un péndulo en el extremo adherido al hospedero (Ríos, 1998; obs. per.). El desarrollo de las larvas es similar en ambos parasitoides: El estadio de huevo dura de 2 a 3 días, después de los cuales eclosiona la larva. Presentan cuatro estadios larvarios que en conjunto tienen una duración de 6 a 7 días, los estadios prepupal y pupal tienen una duración en conjunto de 13 a 16 días (Figuras 2, tomada de Ríos, 1998; y Figura 3, tomada y modificada de Ríos, 1998). Todo esto en condiciones de laboratorio, 25°C y 50-60% HR (Pérez y Bonet, 1984). Los machos emergen casi siempre de 24 a 48 horas antes que las hembras, por lo que el tiempo de desarrollo de los machos es de entre 14 y 18 días, mientras que el de las hembras es de entre 15 y 19 días (Ríos, 1998, obs.per.).

Se ha reportado que la fecundidad potencial de *S. bruchivora* es de alrededor de 161 huevos durante toda su vida y su longevidad de 58 días, cuando tiene hospederos disponibles constantemente (Reyes, 1999); esto contrasta con una fecundidad potencial de 65 huevos en *D. basalis*, aunque se desconoce su longevidad (van Alebeek, *et al.* 1993).

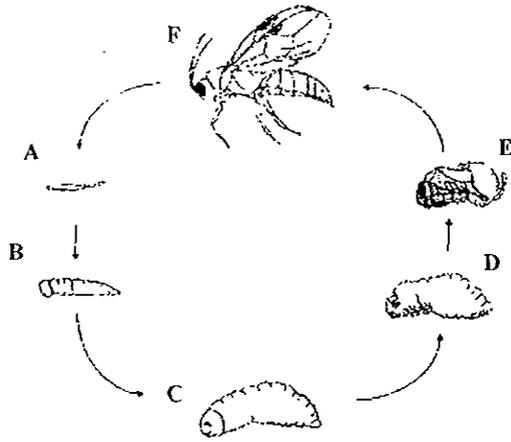


Figura 2. Ciclo de vida de *Stenocorçe bruchivora*, A) Huevo, B) Larva I, C) Larva IV, D) Prepupa, E) Pupa, F) Adulto.

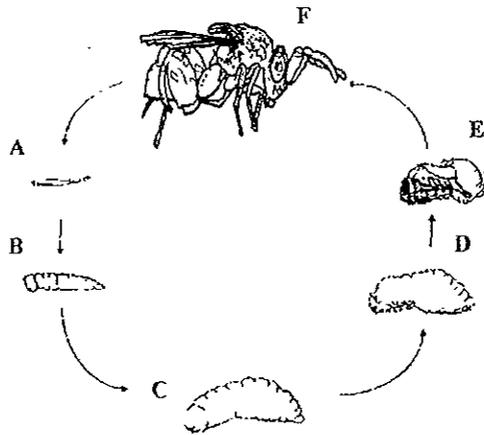


Figura 3. Ciclo de vida de *Dmarmus basalis*, A) Huevo, B) Larva I, C) Larva IV, D) Prepupa, E) Pupa, F) Adulto.

Bajo el supuesto de que especies simpátricas de parasitoides que atacan a una misma especie de hospedero pueden presentar una interacción de tipo competitiva al nivel de adultos y/o sus larvas (Mackahuer, 1990), en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL:

Determinar si las avispas parasitoides *S. bruchivora* Crawford (Hymenoptera: Braconidae) y *D. basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) compiten por el acceso a las larvas del brúquido *Z. subfasciatus* que se desarrollan en *P. vulgaris* y, en caso que esto ocurra, describir como se lleva a cabo la competencia y, determinar su efecto en la adecuación de los individuos de ambas especies de parasitoides.

Objetivos particulares:

1. Determinar si los parasitoides *S. bruchivora* y *D. basalis* presentan las mismas preferencias de oviposición por el(los) mismos estadios larvarios de su hospedero *Z. subfasciatus* para determinar si potencialmente pueden competir por este(os) estadios larvarios
2. Determinar el desempeño que presentan las larvas de ambas especies de parasitoides al desarrollarse en diferentes estadios larvarios (parasitados y no parasitados) de *Z. Subfasciatus*, y evaluar a través de ello (1) si las preferencias de los parasitoides por ovipositar en cierto(s) estadios de su hospedero se deben a que este(os) hospederos representan un recurso de mayor calidad en dónde el desempeño de su progenie es mayor y, (2) si el encontrarse con hospederos parasitados por otra especie de parasitoide afecta el desempeño de su progenie.
3. Determinar el efecto que la interacción competitiva por hospederos de *Z. subfasciatus* entre individuos de ambas especies de parasitoides tiene sobre un componente de su fecundidad (número de hijos).

Bajo el supuesto de que especies simpátricas de parasitoides que atacan a una misma especie de hospedero pueden presentar una interacción de tipo competitiva al nivel de adultos y/o sus larvas (Mackahuer, 1990), en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL:

Determinar si las avispas parasitoides *S. bruchivora* Crawford (Hymenoptera: Braconidae) y *D. basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) compiten por el acceso a las larvas del brúquido *Z. subfasciatus* que se desarrollan en *P. vulgaris* y, en caso que esto ocurra, describir como se lleva a cabo la competencia y, determinar su efecto en la adecuación de los individuos de ambas especies de parasitoides.

Objetivos particulares:

1. Determinar si los parasitoides *S. bruchivora* y *D. basalis* presentan las mismas preferencias de oviposición por el(los) mismos estadios larvarios de su hospedero *Z. subfasciatus* para determinar si potencialmente pueden competir por este(os) estadios larvarios.
2. Determinar el desempeño que presentan las larvas de ambas especies de parasitoides al desarrollarse en diferentes estadios larvarios (parasitados y no parasitados) de *Z. Subfasciatus*, y evaluar a través de ello (1) si las preferencias de los parasitoides por ovipositar en cierto(s) estadios de su hospedero se deben a que este(os) hospederos representan un recurso de mayor calidad en dónde el desempeño de su progenie es mayor y, (2) si el encontrarse con hospederos parasitados por otra especie de parasitoide afecta el desempeño de su progenie.
3. Determinar el efecto que la interacción competitiva por hospederos de *Z. subfasciatus* entre individuos de ambas especies de parasitoides tiene sobre un componente de su fecundidad (número de hijos).

4. Medir para ambas especies de parasitoides si existen diferencias en el tiempo que asignan a las conductas de búsqueda, localización y aceptación de hospederos de *Z. subfasciatus* desarrollados en semillas de *P. vulgaris*, para determinar el efecto que esta asimetría en la asignación puede tener en el resultado de la competencia por hospederos.

5. Estimar las tasas de parasitismo de ambas especies sobre *Z. Subfasciatus* en condiciones naturales, en diferentes localidades, y durante diferentes épocas del año, para determinar si estas especies están coexistiendo espacial y temporalmente y, por lo tanto, si pueden estar compitiendo por hospederos en condiciones naturales.

HIPÓTESIS DE TRABAJO.

La hipótesis que se sustenta es que si *S. bruchivora* y *D. basalis* son especialistas sobre el(los) mismos estadios de *Z. Subfasciatus* y estos hospederos representan un recurso limitado, los parasitoides pueden presentar una interacción competitiva, lo cual se verá reflejado en la disminución de la adecuación de una o ambas especies. Así mismo, mientras más simétricas sean ambas especies en sus preferencias de hospederos, desempeño de sus larvas, y en sus conductas de búsqueda, localización y aceptación de hospederos, el efecto de la competencia interespecífica en la adecuación de ambas especies será mayor.

Para cumplir con los objetivos se dividió el trabajo en cinco partes que serán tratadas como capítulos separados, iniciando cada uno con la descripción de la metodología específica empleada, e incluyendo los resultados y la discusión de los mismos.

Material y métodos

Los parasitoides y brúquidos que se utilizaron en los experimentos se obtuvieron de un cultivo que se mantiene en el laboratorio de Ecología de Insectos, en el Instituto de Ecología de la UNAM. Para detalles del cultivo de *Z. subfasciatus* véase Callejas, 1996; para detalles del cultivo de *S. bruchivora* véase Ríos, 1998, y para detalles del cultivo de *D. basalis* véase el apéndice al final de este trabajo.

Las hembras de ambas especies de parasitoides en todos los experimentos provenían de los cultivos citados anteriormente, en los que se utilizaron como hospederos larvas *Z. subfasciatus* alimentándose en semillas de *P. vulgaris*. El primer día en que estas hembras emergieron de las semillas de *P. vulgaris* fueron puestas en cápsulas de gel transparente junto con un macho hasta que se observó el apareamiento. Posteriormente estas hembras eran mantenidas en cajas de vidrio que contenían únicamente alimento (ver apéndice) hasta que cumplían seis días, edad a la cual se utilizaron en los experimentos. Se eligió esta edad pues seis días es el tiempo necesario para que las hembras de ambas especies maduren los huevos y alcancen su mayor fecundidad (Ríos, 1988). Estas hembras carecían de experiencia con sus hospederos.

Las semillas de *P. vulgaris* utilizadas en todos los experimentos fueron infestadas con 3 individuos de *Z. subfasciatus*. Se eligió esta densidad porque en observaciones anteriores se encontró que semillas con tres hospederos son más parasitadas en comparación con semillas con densidades menores (Reyes, 1999). Para lograr esta densidad se colocó en un frasco de vidrio de 1800 ml aproximadamente un kilogramo de semillas que fueron infectados con aproximadamente 1 cm³ de adultos (3525 adultos) de *Z. subfasciatus* (Callejas, 1996). Después de que éstos brúquidos ovipositaron durante un periodo de 24 horas se sacaron y se mantuvo a las semillas en incubadoras con foto-período de 16 horas de luz y 8 de obscuridad, a una temperatura de 29° C y una humedad relativa de 70%. El día anterior a que las semillas fueran utilizadas, estas se sacaban del frasco y se seleccionaba aquellas semillas que tenían 3 hospederos.

CAPITULO I

Porcentajes de parasitismo por parte de *S. bruchivora* y *D. basalis* en condiciones naturales

Material y métodos.

En el campo se llevaron a cabo muestreos sistemáticos de semillas silvestres de *P. vulgaris* durante los meses de producción de estas semillas (diciembre de 1998 a febrero de 1999). Se colectaron vainas de *P. vulgaris* en 4 localidades: Tepoztlán en el estado de Morelos; Malinalco, Estado de México; Ahuehueyo y Atila en el estado de Puebla. En cada una de estas localidades se realizaron 3 colectas de semillas (a excepción de Ahuehueyo en que por la disponibilidad de semillas sólo se realizaron 2 muestreos). Cada colecta correspondía con la maduración de un grupo de vainas en cada localidad y se colectaban el total de vainas maduras encontradas. En cada sitio se registró el total de brúquidos y parasitoides que emergieron de las semillas. Estos datos se utilizaron para determinar para cada localidad el porcentaje de semillas dañadas ($\frac{\# \text{ semillas con brúquido}}{\text{total de semillas}} \times 100$), el porcentaje de parasitismo por cada especie de parasitoide ($\frac{\# \text{ S. bruchivora o D. basalis que emergen de las semillas}}{\text{total brúquidos}} \times 100$), el porcentaje de parasitismo total ($\frac{\# \text{ de S. bruchivora} + \# \text{ de D. basalis}}{\text{total de brúquidos}} \times 100$) y la distribución de los brúquidos en las semillas dañadas en cada localidad (número de brúquidos por semilla).

Estos muestreos, además de proporcionar información con respecto a la intensidad de daño de semillas y parasitismo en el campo, permitieron evaluar la coexistencia de *S. bruchivora* y *D. basalis* y, por lo tanto, su probabilidad de competencia.

Análisis estadístico.

Las diferencias entre ambas especies de avispas en el número de parasitoides emergidos en cada colecta y localidad, obtenidos durante los muestreos de campo, se analizaron mediante una prueba de χ^2 (usando tablas de contingencia de 2×2), para poner a prueba la hipótesis nula de que no hay diferencias en el número de larvas parasitadas por *D. basalis* y *S. bruchivora* (Sokal y Rohlf, 1998).

Resultados.

Los resultados muestran que el porcentaje de semillas dañadas en ninguna de las localidades es mayor al 10% con excepción del 1^{er} muestreo en Tepoztlan (tabla 1), y que en todos los casos este porcentaje es resultado del número de semillas dañadas por dos especies de brúquidos *Z. subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus*. En todas las localidades (ha excepción de Ahuehuevo) se observo que las semillas dañadas, contenían en su mayoría un solo brúquido (tabla 2).

A partir de los registros de los parasitoides que emergieron de las semillas, se observó que *S. bruchivora* y *D. basalis* coexisten y utilizan los mismos hospederos en todas las localidades (tablas 1, 3 y 4). El análisis de χ^2 usado para comparar entre el parasitismo de *S. bruchivora* y *D. basalis* mostró, que *D. basalis* es la especie competitivamente dominante, ya que al considerar tanto el porcentaje de parasitismo total (PPT) (tabla 1 y 5) como el porcentaje de parasitismo en *Z. subfasciatus* (PPZ) (tabla 3 y 5), *D. basalis* es la especie que parasita el mayor porcentaje de los hospederos disponibles. Para el porcentaje de parasitismo en *A. obtectus* (PPA) no existe un patrón claro de dominancia, pues en cada localidad hay muestreos en dónde una especie es dominante, y muestreos donde no haya diferencias entre el porcentaje de parasitismo de ambas especies (tabla 4 y 5).

Tabla 1. Porcentaje de semillas de *P. vulgaris* dañadas, porcentaje de parasitismo total, porcentaje de parasitismo por parte de *D. basalis* y el porcentaje de parasitismo por parte de *S. bruchivora*. En cada caso se indica con un asterisco (*) la especie de parasitoides que tuvo un porcentaje de parasitismo significativamente mayor a lo esperado en una distribución aleatoria, g.l.= 1, $p < 0.05$.

Localidad	Malinalco			Tepoztlan			Atila			Ahuehuevo		
	N° Colecta	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
Porcentaje de semillas dañadas	27	3.95	3.34	18	4.51	10.6	0.28	2.40	8.91	0.89	2.06	
Porcentaje de parasitismo total	4.02	6.24	8.11	8.12	11.58	7.29	13.64	13.11	11.64	6.1	6.44	
Porcentaje de parasitismo de <i>D. basalis</i>	2.41	5.25*	5.16*	5.13*	9.09*	5.53*	9.09	7.65	7.41	4.36*	5.58*	
Porcentaje de parasitismo de <i>S. bruchivora</i>	1.61	0.99	2.95	2.99	2.49	1.76	4.55	5.46	4.23	1.74	0.86	

Tabla 2. Distribución de los brúquidos en las semillas de *P. vulgaris* colectadas en las cuatro localidades de campo. Se muestra la media de las colectas de cada localidad (\pm desviación estándar).

Localidad	Porcentaje de semillas con:		
	1 brúquido	2 brúquidos	3 ó más
Malinalco	71.27 \pm 9.59	25.25 \pm 7.77	3.48 \pm 2.91
Tepoztlán	70.00 \pm 3.35	21.66 \pm 3.83	8.34 \pm 4.14
Atíla	67.40 \pm 2.77	22.87 \pm 5.77	9.73 \pm 4.22
Ahuehuevo	46.72 \pm 8.43	34.74 \pm 10.47	18.56 \pm 2.04

Tabla 3. Porcentaje de semillas de *P. vulgaris* dañadas por *Z. subfasciatus*, porcentaje de parasitismo total, porcentaje de parasitismo por parte de *D. basalis* y el porcentaje de parasitismo por parte de *S. bruchivora*. En cada caso se indica con un asterisco (*) la especie de parasitoide que tuvo un porcentaje de parasitismo significativamente mayor a lo esperado en una distribución aleatoria, g.l.= 1, $p < 0.05$.

Localidad	Malinalco			Tepoztlán			Atíla			Ahuehuevo		
	N° Colecta	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
Porcentaje de semillas dañadas por <i>Zabrotes subfasciatus</i>	1.29	1.15	1.23	8.55	1.15	1.75	0.18	1.54	3.9	0.42	1.13	
Porcentaje de parasitismo total	4.32	15.57	8.69	10.23	17.95	20.22	16.13	8.09	15.86	10.14	6.31	
Porcentaje de parasitismo de <i>D. basalis</i>	2.16	14.0*	5.35	7.26*	17.9*	20.2*	16.1*	4.41	15.8*	10.14*	6.31*	
Porcentaje de parasitismo de <i>S. bruchivora</i>	2.16	1.50	3.34	2.97	0.0	0.0	0.00	3.68	0.0	0.0	0.0	

Tabla 4. Porcentaje de semillas de *P. vulgaris* dañadas por *A. obtectus*, porcentaje de parasitismo total, porcentaje de parasitismo por parte de *D. basalis* y el porcentaje de parasitismo por parte de *S. bruchivora*. En cada caso se indica con un asterisco (*) la especie de parasitoide que tuvo un porcentaje de parasitismo significativamente mayor a lo esperado en una distribución aleatoria, g.l.= 1, $p < 0.05$.

Localidad	Malinalco			Tepoztlán			Atíla			Ahuehuevo		
	N° Colecta	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
Porcentaje de semillas dañadas por <i>Acanthoscelides obtectus</i>	1.43	2.8	2.1	9.54	3.56	8.85	0.1	0.86	5.01	0.46	0.93	
Porcentaje de parasitismo total	3.45	2.99	7.78	6.65	22.27	5.10	10.42	27.66	9.01	3.06	6.60	
Porcentaje de parasitismo de <i>D. basalis</i>	2.59	2.19*	5.06*	3.58	15.5*	3.05	0.0	17.02	2.15	0.0	4.62	
Porcentaje de parasitismo de <i>S. bruchivora</i>	0.86	0.86	2.72	3.07	6.77	2.05	10.4*	1.64	6.87*	3.06*	1.98	

Tabla 5. Resultados de las pruebas de ji-cuadrada aplicadas en cada colecta y localidad para las PPT, PPZ y PPA. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas a $p < 0.05$, g. l. = 1 (en todos los casos), entre paréntesis se indica la especie "dominante": *S bruchivora* (Sb) o *D basalis* (Db).

Fuente de variación	PPT		PPZ		PPA	
	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
Malinalco colecta 1	2	0.1573	0	1.000	5	0.0254
Malinalco colecta 2	82.71	0.0001* (Db)	74.24	0.00001* (Db)	13.35	0.0003* (Db)
Malinalco colecta 3	7.36	0.0067* (Db)	2.07	0.1496	5.4	0.0201* (Db)
Tepoztlán colecta 1	3.94	0.047* (Db)	5.45	0.0196* (Db)	0.154	0.6949
Tepoztlán colecta 2	13.34	0.0003* (Db)	42	0.00001* (Db)	16.6435	0.0001* (Db)
Tepoztlán colecta 3	36.79	0.00001* (Db)	55	0.00001* (Db)	3.12	0.0773
Atila colecta 1	1.66	0.1968	10	0.0016* (Db)	5	0.0254* (Sb)
Atila colecta 2	0.66	0.4145	0.09	0.7642	0.692	0.4055
Atila colecta 3	3.27	0.0705	23	0.00001* (Db)	5.76	0.0164* (Sb)
Ahuehuevo colecta 1	3.85	0.0495* (Db)	15	0.0001* (Db)	6	0.0001* (Sb)
Ahuehuevo colecta 2	24.2	0.0001* (Db)	25	0.00001* (Db)	3.2	0.0736

Discusión.

Los datos obtenidos en los muestreos de campo de las cuatro localidades, apoyan la hipótesis del presente trabajo aportando evidencias de que entre *D. basalis* y *S. bruchivora*, no sólo puede ocurrir una interacción de tipo competitivo, sino que aparentemente está ocurriendo en condiciones naturales.

Ambas especies se encuentran coexistiendo en espacio y tiempo en todas las localidades donde se realizaron los muestreos, y están utilizando él o los mismos hospederos para alimentar a su progenie. Los porcentajes de parasitismo observados no son en ningún caso superiores al 13%, lo cual parecería indicar que los recursos no son limitados y que por lo tanto no debería ocurrir competencia entre estas especies. Sin embargo antes de concluir que los brúquidos no son un recurso limitado, hay que considerar el proceso a través del cual los parasitoides buscan y eligen a sus hospederos. Primero tiene que localizar dentro de toda la complejidad estructural de las plantas el hábitat de su hospedero (Andow y Prokrym, 1990), usando señales físicas y/o químicas como el tamaño y los olores de las plantas dónde se alimentan éstos. Una vez localizado el hábitat de su hospedero, deben localizar al hospedero en la planta, lo cual es complejo para parasitoides cuyos hospederos se encuentran dentro de estructuras como frutos o semillas, dónde los estímulos visuales o químicos no son fácilmente emitidos al exterior (Schmidt, 1974 en Rios, 1998). Estos parasitoides localizan a sus hospederos en el interior de estas estructuras a través de las vibraciones producidas por éstos al alimentarse y que son detectadas por medio de las antenas o el ovipositor (Meyhofer, *et al.* 1994; van dem Assem, 1958 y Schmith, 1974 en Rios, 1998). Por lo que la densidad de hospederos dentro de estas estructuras es un factor muy importante en su localización y explotación por parte de los parasitoides, pues a bajas densidades de herbívoros en frutos o semillas ocurren bajas proporciones de parasitismo (Sivinski, *et al.*, 1997; Reyes, 1999). Esto puede deberse tal vez a la baja emisión de estímulos (vibraciones) y a que los herbívoros son menos vulnerables (difíciles de alcanzar) en semillas con esta densidad de hospederos. Finalmente, aunque los parasitoides

localicen a su hospedero, pueden no aceptarlo para oviposición si este es inadecuado para el desarrollo de su progenie (Vinson y Barbosa, 1987; Turlings y Benrey, 1998).

Considerando lo anterior, parece que en todas las localidades se cumple con uno de los supuestos más importantes para que pueda existir competencia: que el recurso (en este caso brúquidos), se encuentre en una disponibilidad limitada (MacArthur, 1972; MacArthur, 1975; en Lawton y Strong, 1981). Lo anterior parte de considerar que: a) estos parasitoides o al menos *S. bruchivora* parecen no detectar a sus hospederos a través de volátiles emitidos por semillas infestadas de *P. vulgaris* (Rios, 1998; Abei, datos no publicados). Por lo que para encontrar a sus hospederos tienen que localizar visualmente a las vainas maduras, y una vez en sobre estas, tienen que buscar a su hospedero a través de la vaina y de la testa de la semilla utilizando las antenas y el ovipositor: b) ambas especies tienen problemas en detectar o parasitar a sus hospederos si éstos se encuentran en densidades menores a 2 ó 3 por semilla (Reyes, 1999; Rios, 1998); c) las colectas de campo muestran que todas las localidades presentan porcentajes de semillas dañadas menores al 5% a excepción de Tepoztlán que es del 11% y, de estas semillas dañadas, casi en todas las localidades (a excepción de Ahuehuevo) menos del 30% contienen más de un brúquido y menos del 10% 3 o más brúquidos. Además, de esa fracción de hospederos, no todos pueden ser usados para oviposición pues los brúquidos dentro de las semillas pueden estar en diferentes etapas de desarrollo (Callejas, tesis doctoral en proceso; Obs. per.).

Con respecto a la otra condición necesaria para poder decir que esta ocurriendo competencia, y que se refiere a un decremento en la adecuación de uno o ambos competidores (Connell, 1983; Grover, 1997). Este podría ser evaluado con los datos de las colectas, sí: a) consideramos la proporción de emergencia del primer muestreo por localidad como un buen estimador de la densidad de competidores en cada localidad; b) las proporciones de parasitismo en los muestreos sucesivos son un estimador de la adecuación de los parasitoides; c) el porcentaje de semillas dañadas refleja el número de hospederos disponibles.

Tenemos entonces que aparentemente en estado natural se están cumpliendo las dos condiciones necesarias para poder decir que puede estar ocurriendo una interacción competitiva entre *S. bruchivora* y *D. basalis*, y que son: que el recurso sea una limitante y que haya un efecto negativo sobre la adecuación de alguno o ambos competidores (MacArthur, 1972; MacArthur, 1975, en Lawton y Strong, 1981; Grover, 1997). Siendo *D. basalis* el competidor dominante, en el hospedero preferido que es en este caso *Z. subfasciatus* (Callejas, tesis doctoral en proceso).

En cuanto a sí el resultado de la competencia entre ambas especies por el acceso a hospederos de *Z. subfasciatus* es la coexistencia o la exclusión competitiva. Los datos de los porcentajes de parasitismo de ambas especies en este hospedero muestran que ambos resultados pueden ocurrir (tabla 2). Aparentemente dos condiciones principales están involucradas en que ocurra la coexistencia o la exclusión y son por una parte la densidad inicial de ambas especies de parasitoides sobre *Z. subfasciatus* (estimada como su respectivo PPZ en la colecta 1 de cada localidad). Esto se sugiere porque aparentemente en sitios donde ésta densidad inicial es igual para ambos parasitoides (Malinalco, colecta 1, en tabla 3), se favorece la coexistencia, pues aunque *S. bruchivora* reduce su adecuación (porcentaje de parasitismo) en las colectas sucesivas, en ningún caso desaparece de este hospedero (colectas 2 y 3, en tabla 3). Mientras que en las localidades donde *D. basalis* es dominante desde el inicio (Ahuehuevo colecta 1, en tabla 3), ocurre la exclusión de *S. bruchivora* (colectas 2 y 3, en la misma tabla).

El otro factor involucrado es la presencia de un hospedero alternativo, en este caso *A. obtectus* (tabla 4), que permite que no solamente *S. bruchivora* no sea completamente excluido de una localidad, sino que dependiendo de su desempeño sobre este hospedero (Atila, colecta 1, tabla 4), pueda seguir compitiendo con *D. basalis* por el acceso a *Z. subfasciatus* e incluso volver a coexistir sobre este hospedero (Atila colecta 2, tabla 3).

CAPITULO II

Preferencias de *S. bruchivora* y *D. basalis*, por los diferentes estadios de *Z. subfasciatus*.

Material y métodos.

Con el objeto de determinar cuáles son los estadios de *Z. subfasciatus* que cada especie de avispa prefiere parasitar, y evaluar así si estas especies prefieren ovipositar en el mismo estadio de su hospedero y ser por ello potencialmente competidoras mutuas (*i.e.* si la especie A parasita estadios tempranos, y la B estadios tardíos, B compete con A pero no viceversa), se realizó el siguiente experimento:

En una caja de plástico (2.2 l.) se colocó una hembra de *S. bruchivora* o de *D. basalis* junto con 12 semillas de *P. vulgaris*. Cada semilla contenía tres larvas de *Z. subfasciatus*, repartidas de la siguiente forma: tres semillas contenían tres larvas de *Z. subfasciatus* de 13 días de edad (segundo estadio), tres semillas con tres larvas de *Z. subfasciatus* de 16 días de edad (tercer estadio), tres semillas con tres larvas de *Z. subfasciatus* 18 días de edad (cuarto estadio) y tres semillas con tres larvas de 21 días (prepupas); ver figura 4.

Las semillas estuvieron expuestas a los parasitoides durante dos días bajo condiciones controladas de temperatura y humedad (25°C y 70% de HR), después de las cuales se sacó a las hembras. Las semillas se guardaron individualmente bajo estas mismas condiciones separadas por estadio hasta la emergencia de la progenie de parasitoides. Se registró para cada estadio de *Z. subfasciatus* (tratamiento): la proporción de emergencia de avispas (# avispas emergidas/total de insectos emergidos por tratamiento) y proporción de emergencia de hembras (# hembras emergidas/ total de insectos emergidos por tratamiento). Se realizaron 16 réplicas por especie de parasitoide, pero para el caso de *S. bruchivora* una de las hembras murió durante el

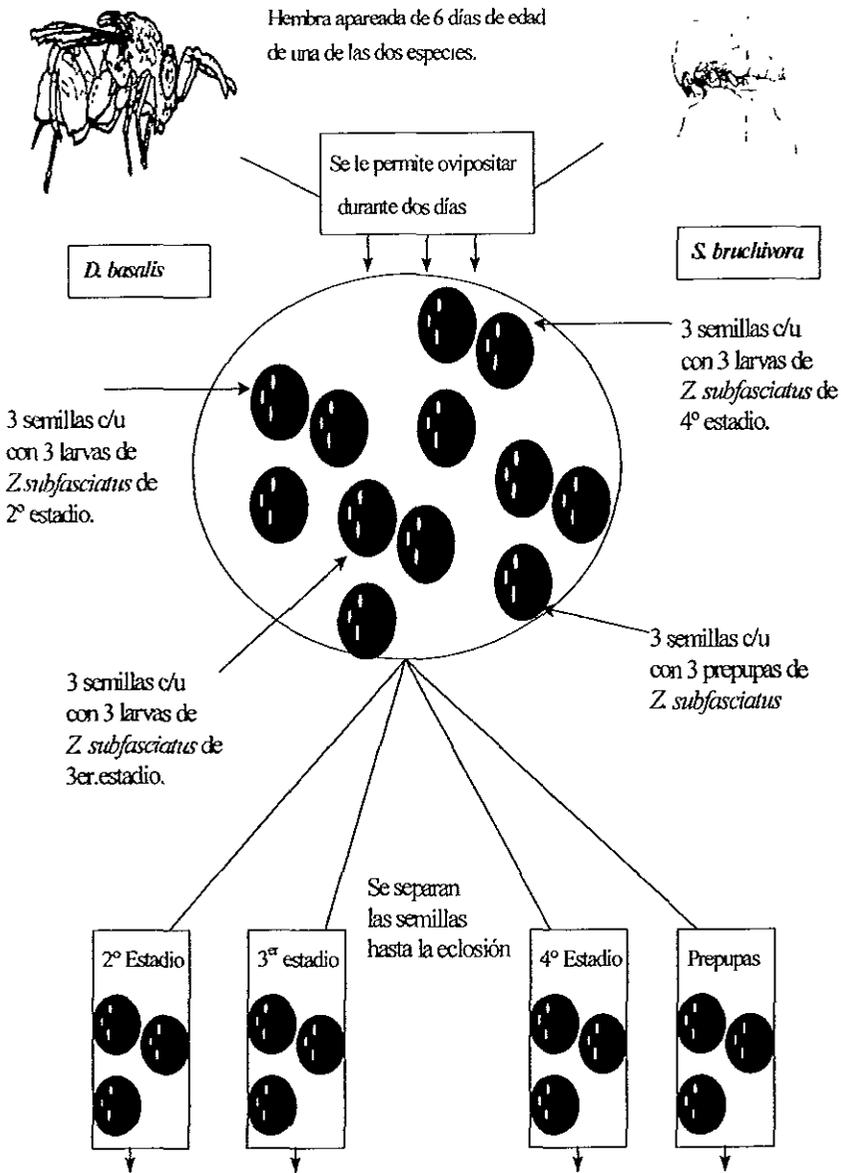
primer día de iniciado el experimento, por lo que para el análisis se consideraron únicamente 15 replicas.

Aunque el mejor estimador de preferencias es el número de huevos ovipositados, en este sistema, la restricción física que representa el que los hospederos (y por lo tanto los huevos del parasitoide) se encuentren dentro de una estructura (semilla), hace necesario el uso de estimadores indirectos. Por lo que las proporciones de emergencia son el mejor estimador del número y sexo de los huevos ovipositados por las hembras en cada estadio de su hospedero y, por lo tanto, de su preferencia de oviposición. El considerar la proporción de hembras emergidas en cada estadio como un estimador de la preferencia, parte de los supuesto de que la preferencia es reflejo de la calidad del hospedero, así como de la predicción básica de que los parasitoides ovipositan una mayor proporción de huevos fecundados (hijas), en los hospederos de mejor calidad (Charnov, 1981).

Adicionalmente, para reducir el sesgo que éstos estimadores podrían tener en la evaluación de las preferencias, veinte días después de iniciado el experimento se disectaron todas aquellas semillas de las cuales no hubiesen emergido los tres individuos esperados. En estas disecciones se identificó si los individuo que no emergieron de las semillas fueron: brúquidos sin parasitar, brúquidos parasitados (una larva o prepupa de brúquido + un huevo o una larva de parasitoide), o un parasitoide. Todo esto con el fin de determinar si en estos casos los hospederos habían sido parasitados y poder evaluar estrictamente qué proporción de hospederos habían sido preferidos (utilizados para oviposición). Se registró además la sobrevivencia de los brúquidos no parasitados en cada tratamiento (# brúquidos emergidos/ # brúquidos no parasitados (emergidos y no emergidos)), para discriminar si la mayor proporción de parasitismo en un estadio refleja realmente la preferencia de los parasitoides y no un artefacto de una menor sobrevivencia de los brúquidos en este estadio. La experiencia previa de disección de semillas para determinar el número y duración de los estadios larvarios tanto de brúquidos como de parasitoides demostró que se puede identificar fácilmente si los hospederos habían sido parasitados o estaban libres (Rios, com. pers.; Obs. pers.).

Análisis estadístico.

Los resultados obtenidos en el experimento de preferencia, no cumplieron con el supuesto de independencia necesario para poder realizar un prueba de χ^2 (Kramer y Schmidhammer, 1992). Por lo que se los datos de proporción de parasitismo (proporción de emergencia total) y de proporción de hembras emergidas fueron transformados a rangos (Conover & Iman, 1981) utilizando el programa STATISTICA versión 4.3 y se analizaron (por separado para cada especie) mediante un ANOVA de una vía, utilizando el estadio de *Z. subfasciatus* como fuente de variación y a la proporción de parasitoides emergidos de cada tratamiento así como la proporción sexual de la progenie como variables dependientes (utilizando el programa STATISTICA versión 4.3). Se realizaron pruebas Tukey-Kramer de comparaciones múltiples de medias, para determinar el estadio preferido por cada especie.



Se mide para cada estadio la proporción de emergencia así como la proporción sexual de la progenie.

Figura 4. Diseño utilizado en el experimento de preferencias de oviposición entre los diferentes estadios de *Z. subfasciatus*, por parte de ambas especies de parasitoides.

Resultados.

Los resultados mostraron que ninguna de las especies parasita larvas de segundo estadio de *Z. subfasciatus* por lo que en ningún caso se consideraron dentro del análisis. De igual manera, las disecciones de aquellas semillas de las cuales en el día 20 de iniciado el experimento no emergieron los tres individuos esperados, mostraron que todos aquellos individuos que no emergieron de las semillas correspondieron a larvas, prepupas, o pupas de *Z. subfasciatus* que no fueron parasitadas. Al analizar la sobrevivencia de los brúquidos no parasitados en cada tratamiento, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de brúquidos no parasitados que emergen de cada tratamiento para ninguno de los estadios (tabla 6). Ambas evidencias apoyan el supuesto de que la proporción de emergencia de avispas en cada estadio es un buen estimador de la preferencia de los adultos.

Tabla 6. Medias, (\pm) errores estándar y resultados del análisis de varianza de la sobrevivencia de hospederos expuestos a parasitismo por parte de *D. basalis* y *S. bruchivora*.

Estadio de <i>Z. subfasciatus</i>	<i>D. basalis</i>					<i>S. bruchivora</i>				
	Medias (\pm e. e.)	n	g. l.	F	p	Medias (\pm e. e.)	n	g. l.	F	p
Tercero	0.58 (\pm 0.07)	16	2	1.3105	0.2797	0.85 (\pm 0.04)	15	2	0.065	0.937
Cuarto	0.60 (\pm 0.08)	16				0.83 (\pm 0.04)	15			
Prepupa	0.77 (\pm 0.05)	16				0.86 (\pm 0.03)	15			

Los resultados del ANOVA utilizando la proporción total de parasitoides emergidos de cada estadio como variable dependiente, mostraron que *D. basalis* no presenta una preferencia de oviposición por ningún estadio particular de su hospedero, pues no existen diferencias significativas entre el número de avispas de esta especie que emergieron de los tres estadios de *Z. subfasciatus* (tabla 7 y figura 5). Por su parte, *S. bruchivora* prefiere las larvas de cuarto estadio de *Z.*

subfasciatus, pues oviposita una cantidad mayor de su progenie en este estadio de su hospedero (tabla 7 y figura 5).

Tabla 7. Medias, errores estándar y resultados del análisis de varianza de la preferencia de hospederos (proporción de emergencia) por parte de ambos parasitoides.

Estadio de <i>Z. subfasciatus</i>	<i>D. basalis</i>					<i>S. bruchivora</i>				
	Medias (± e. e.)	n	g. l.	F	p	Medias (± e. e.)	n	g. l.	F	p
Tercero	0.27 (± 0.07)	16	2	0.4819	0.620	0.14 (± 0.06)	15	2	5.899	0.005*
Cuarto	0.35 (± 0.07)	16				0.26 (± 0.05)	15			
Prepupa	0.18 (± 0.04)	16				0.04 (± 0.02)	15			

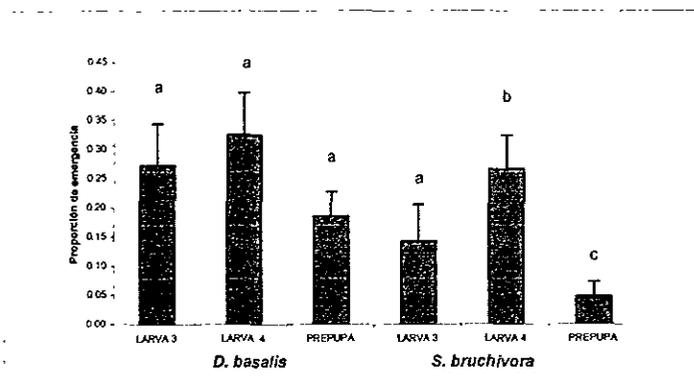


Figura 5. Preferencias de hospederos (± e.e.) por parte de ambas especies de parasitoides las líneas verticales representan el error estándar. Las letras diferentes dentro de cada especie de parasitoides indican diferencias significativas, $p < 0.05$.

Al analizar para ambas especies de parasitoides la proporción de hembras emergidas en cada uno de los tres estadios de *Z. subfasciatus*, se encontró que tanto *D. basalis* como *S. bruchivora* ovipositan un número significativamente mayor de hembras en las larvas de cuarto estadio de su

hospedero (tablas 8 respectivamente y, figura 6). En ninguna de las especies de parasitoides existen diferencias significativas en la proporción de hembras que emergen al parasitar larvas de tercer estadio y prepupas (figura 6).

Tabla 8. Medias, errores estándar y resultados del análisis de varianza de las preferencias de hospederos (proporción de emergencia de hembras) por parte de ambos parasitoides.

Estadio de <i>Z. subfasciatus</i>	<i>D. basalis</i>					<i>S. bruchivora</i>				
	Medias (± e. e.)	n	g. l.	F	p	Medias (± e. e.)	n	g. l.	F	p
Tercero	0.16 (± 0.05)	16	2	3.6242	0.034	0.050 (± 0.02)	15	2	5.015	0.011
Cuarto	0.305 (± 0.06)	16				0.142 (± 0.03)	15			
Prepupa	0.154 (± 0.04)	16				0.207 (± 0.01)	15			

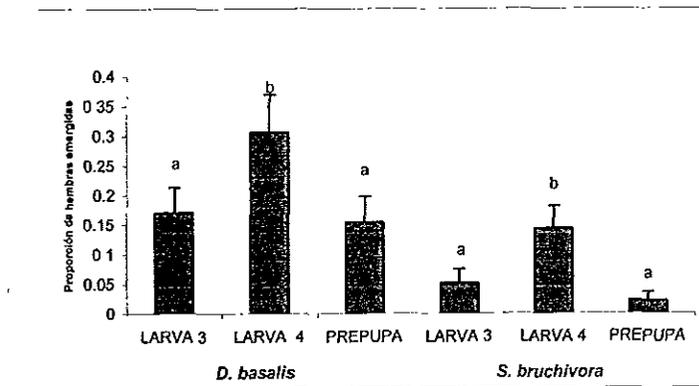


Figura 6. Proporción de hembras emergidas de los diferentes estadios de *Z. subfasciatus* por parte de ambas especies de parasitoides (las letras diferentes dentro de cada especie de parasitoides indican diferencias significativas, $p < 0.05$).

Discusión.

Los resultados muestran que de los cuatro estadios larvarios de *Z. Subfasciatus* ofrecidos como hospederos potenciales a los parasitoides, solo tres son parasitados (tercero y cuarto estadios larvarios y prepupas). La ausencia de oviposición en larvas de segundo estadio puede deberse a que el hospedero en este estadio no representa un recurso suficiente para el desarrollo exitoso de las larvas de los parasitoides, como se ha encontrado en otros casos de elección de estadios del mismo hospedero (van Alphen y Vet, 1986 en Godfray, 1994; Boavida *et al.*, 1995). La consistencia en el rechazo o la falta de uso de este estadio por parte de ambas especies de parasitoides se podría explicar si consideramos que la calidad del hospedero como recurso se fija al momento de la oviposición, ya que ambos parasitoides no permiten que las larvas de su hospedero se sigan desarrollando una vez que han sido seleccionados para oviposición (parasitoides idiobiontes) (Godfray, 1994; Rios, 1998; Reyes, 1999).

Los resultados muestran que, como lo proponen algunos autores (Mcnamara y Houston, 1986; Boavida *et al.*, 1995), los parasitoides maximizan su adecuación seleccionando de entre los hospederos disponibles, los de mejor calidad para ovipositar en ellos la mayor proporción de su progenie o la mayor proporción de sus hijas. Considerando lo anterior, tanto para *S. bruchivora* como para *D. basalis*, los hospederos de mejor calidad como recurso para el desarrollo de sus larvas son las larvas de cuarto estadio de *Z. Subfasciatus* que, después de las prepupas, son los de mayor tamaño de los estadios ofrecidos (Ramírez, 1991). Es en las larvas de cuarto estadio donde las hembras de *Stenocorce bruchivora* ovipositan la mayor proporción de su progenie. Es también en este estadio en donde las hembras de ambas especies ovipositan una mayor proporción de hembras. La proporción de hembras ovipositadas en un hospedero puede considerarse como un buen indicador de la calidad de éste. Existe evidencia de que muchas especies de parasitoides aumentan la proporción sexual de hembras en su progenie en función del tamaño y/o "calidad" del hospedero (Charnov, 1982). Para muchas especies de parasitoides, y particularmente para *Stenocorce*

bruchivora. existe una correlación positiva entre el tamaño del hospedero, el tamaño de la hembra, y su fecundidad. (Godfray, 1994; Urano y Hijji, 1995; Kenis, 1996; Reyes, 1999).

El solapamiento en las preferencias de hospederos por parte de ambas especies de parasitoides sugiere que *S. bruchivora* y *D. basalis* podrían competir por 3 estadios de *Z. Subfasciatus*. Puede ocurrir una competencia simétrica entre estas, ya que utilizan los mismos estadios de *Z. subfasciatus*. Esta interacción competitiva se esperaría fuese más intensa sobre hospederos de cuarto estadio larvario, ya que para ambas especies este es el estadio preferido.

CAPITULO III

Desempeño y multiparasitismo de *S. bruchivora* y *D. basalis*, sobre diferentes estadios de *Z. subfasciatus*.

Material y métodos

Con el objeto de determinar si la preferencia de oviposición de *D. basalis* y *S. bruchivora* por un estadio particular de su hospedero puede explicarse por que éste representa un recurso de mayor calidad, se evaluó el desempeño de los parasitoides en los estadios larvarios de *Z. Subfasciatus* en que en el capítulo anterior se observó oviposición (tercer estadio, cuarto estadio y prepupas). El desempeño de cada especie en cada estadio se midió en términos de: 1) proporción de emergencia (# avispas emergidas/# hospederos ofrecidos), 2) sobrevivencia (# avispas emergidas/# de huevos ovipositados), 3) tiempo de desarrollo (*i.e.* tiempo que transcurre desde que la hembra pone el huevo hasta que emerge el adulto), 4) proporción sexual (# hembras/# total de avispas). Además se determinará si estos parasitoides presentan multiparasitismo (por observaciones durante el cultivo de ambas especies sabemos que estas especies no presentan superparasitismo) así como el efecto de encontrarse con hospederos parasitados (por parasitoides de otra especie) en su desempeño.

Para cumplir con lo anterior, se permitió a una hembra de parasitoide ovipositar sobre hospederos de uno de estos tres estadios de su hospedero (parasitados y no parasitados), a diferencia del experimento anterior, en el cual a cada hembra se le ofrecían hospederos de todos los estadios a la vez, en este caso se ofrecieron hospederos de un solo estadio a cada hembra. Se realizó un experimento factorial constituido por 12 tratamientos (tabla 9 y figura 7). Se realizaron 20 réplicas para cada tratamiento.

Para cada tratamiento se colocó a una hembra de una de las dos especies de parasitoides en una caja de plástico transparente (2.2 lts) con 2 semillas de *Phaseolus vulgaris* conteniendo cada una

de estas 3 larvas de *Z. subfasciatus* de la misma edad, las larvas en cada caso estaban todas libres de parasitismo o todas parasitadas previamente por parasitoides de la otra especie a la utilizada en el experimento (para obtener las semillas con larvas parasitadas se expusieron las semillas a las avispas de las colonias de laboratorio durante 4 horas, posteriormente se sacaban las semillas y se utilizaban inmediatamente). Se dejó que las avispas ovipositaran durante 2 días bajo condiciones controladas de temperatura y humedad (25°C y 70% de HR). Posteriormente las semillas se mantuvieron por separado bajo las mismas condiciones hasta la eclosión de los parasitoides; y se registró la fecha de emergencia de cada parasitoide, su sexo y el número total de avispas por tratamiento. En el día 20 después de iniciado el experimento, se disectaron aquellas semillas de las que no emergieron los 3 individuos esperados para determinar en cuales de éstos casos los hospederos habían sido parasitados y poder así calcular la sobrevivencia de las avispas.

Tabla 9. Experimento para evaluar el desempeño de ambas especies de parasitoides.

Hospederos en las semillas.

Especie de Parasitoide	No parasitados.	Parasitados.
<i>S. bruchivora</i>	Tercer estadio	Tercer estadio
<i>D. basalis</i>	Tercer estadio	Tercer estadio
<i>S. bruchivora</i>	Cuarto estadio	Cuarto estadio
<i>D. basalis</i>	Cuarto estadio	Cuarto estadio
<i>S. bruchivora</i>	Prepupa	Prepupa
<i>D. basalis</i>	Prepupa	Prepupa

Análisis de resultados.

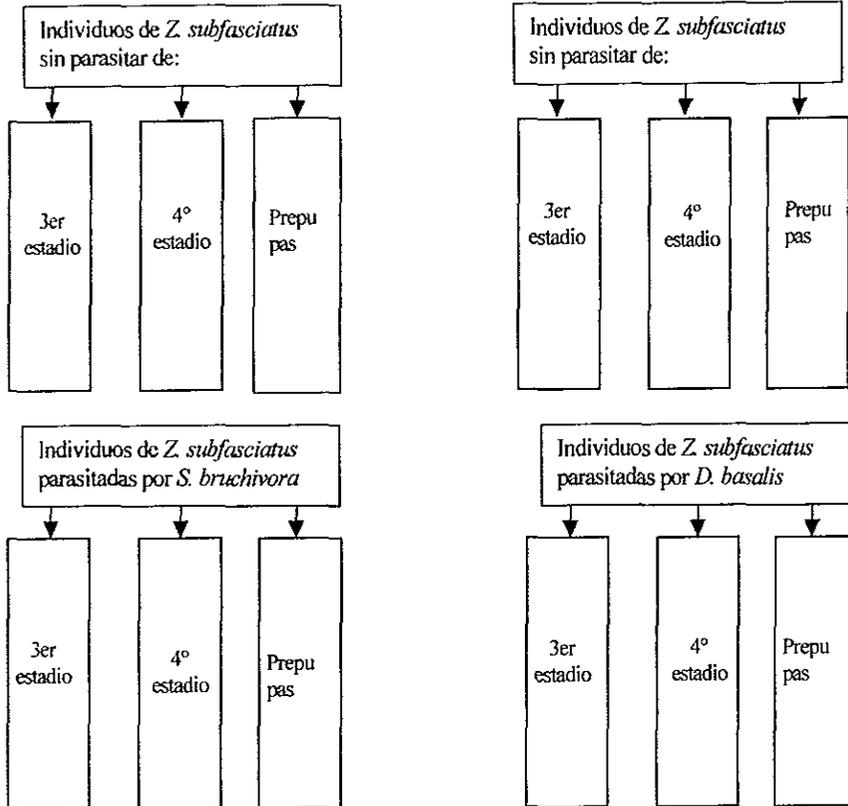
Los resultados de este experimento, se analizaron con un ANOVA factorial considerando la especie del parasitoide, el estadio del hospedero y si éste estaba parasitado o no como fuentes de variación, y a la proporción de parasitoides emergidos de tratamiento, la proporción sexual, la sobrevivencia y el tiempo de desarrollo como variables dependientes. Se examinaron los residuales para probar su normalidad y homocedasticidad, y al no cumplir con los supuestos del ANOVA, los datos de sobrevivencia, proporción de emergencia y proporción sexual, fueron transformados como arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción (Sokal y Rohlf, 1998). El análisis de comparación de medias se hizo con una prueba de Tukey-Kramer.

D. basalis



Una hembra apareada y de 6 días de edad, se le permite ovipositar durante 2 días sobre 2 semillas de *P. vulgaris*, c/u con 3 larvas de *Z. subfasciatus*

S. bruchivora



Se guardan las semillas separadas por tratamiento hasta la eclosion de los parasitoides.

Se mide para cada estadio la proporción de emergencia.

Figura 7. Diseño utilizado en el experimento de desempeño en los diferentes estadios de *Z. subfasciatus*, por parte de ambas especies de parasitoides.

Resultados

Los resultados muestran que, en la mayoría de los casos, los factores considerados en el diseño tienen un efecto significativo en los componentes del desempeño estimados. En general podemos decir que tanto para *S. bruchivora* como para *D. basalis*, el desempeño de su progenie es mejor en los hospederos de mayor edad. Mientras que los hospederos previamente parasitados representan un recurso de menor calidad para el desarrollo de su progenie.

El análisis mostró que en ambas especies, al haber baja mortalidad de los parasitoides, la sobrevivencia no se ve afectada por ninguno de los factores considerados (tabla 10). Pero para el resto de los estimadores del desempeño utilizados (proporción de emergencia, tiempo de desarrollo y proporción sexual) hay en su mayoría un efecto significativo para los tres factores principales, así como para la mayoría de las interacciones (tabla 10).

Se encontró que la progenie de *S. bruchivora* tiene un mejor desempeño cuando se desarrolla en prepupas no parasitadas de *Z. subfasciatus*, pues es en este donde ocurre la mayor proporción de emergencia de avispas (figura 8) y de hembras, aunque es en este estadio donde el tiempo de desarrollo es mayor (tabla 11). Mientras que en el resto de los estadios utilizados, no parece haber diferencias en el desempeño, pues no hay diferencias significativas en ninguno de los estimadores de desempeño medidos, sin importar el que estén o no parasitados (tabla 11 y figura 8).

Para el caso de *D. basalis*, el mejor desempeño de la progenie se da en el 4° estadio así como en las prepupas no parasitadas, ya que en éstos es donde hay una mayor proporción de emergencia y una mayor proporción de hembras. Aunque al igual que para *S. bruchivora* las prepupas tienen un mayor tiempo de desarrollo. Además, para esta especie el encontrarse con hospederos parasitados sí parece afectar fuertemente su desempeño, pues es en los estadios parasitados en comparación con los no parasitados donde éstos parasitoides tienen menor desempeño (tabla 11 y figura 8). Al comparar entre especies, los resultados no muestran diferencias en el desempeño de la progenie de los parasitoides cuando éstos se desarrollan en los estadios

parasitados de su hospedero. En el caso de los hospederos no parasitados, *D. basalis* presenta una proporción de emergencia mayor en éstos estadios en comparación con *S. bruchivora* (figura 8).

Tabla 10. Análisis de varianza para diferentes estimadores del desempeño de los parasitoides, en negritas se indican las diferencias significativas a $p < 0.05$

Fuente de variación	g. l.	Proporción de emergencia		Proporción sexual		Tiempo de desarrollo		Sobrevivencia	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Especie.	1	42.8071	<.00001	20.74	<.00001*	134.42	<.00001	0.057	.81
Estadio.	2	5.0603	.00707	10.60	.000039*	17.52	<.00001	0.005	.99
Estado	1	102.4589	<.00001	140.8	<.00001*	26.8	<.00001	0.179	.672
Especie*Estadio	2	0.4803	.6192	1.07	.344	11.92	<.00001	0.799	.451
Especie*Estado	1	22.9616	.000003	21.61	<.00001*	6.51	.109	0.057	.811
Estadio*Estado	2	11.6383	.000015	10.446	.000046*	34.87	<.00001	0.919	.401
Especie*Estadio*Estado	2	4.8024	.009059	3.83	.023*	2.88	.056	0.458	.633

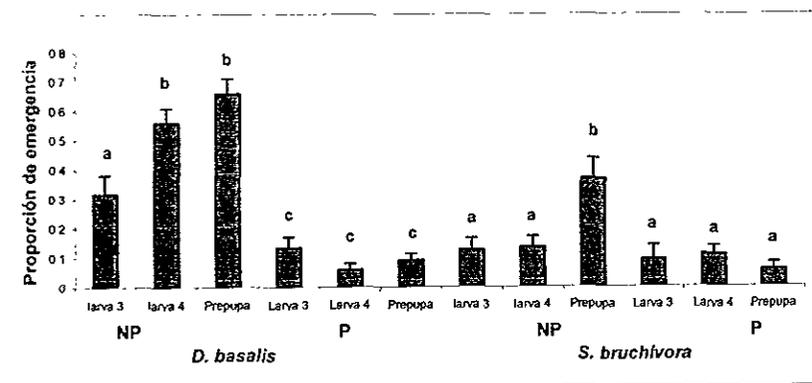


Figura 8. Proporción de emergencia (\pm e.e.) de ambas especies de parasitoides, en los diferentes estadios parasitados y no parasitados de *Z. Subfasciatus* (NP = hospederos no parasitados, P = Hospederos parasitados; las letras diferentes dentro de cada especie de parasitoides indican diferencias significativas a $p < 0.05$)

Tabla 11. Medias (\pm errores estándar) de los estimadores de desempeño de *D. basalis* y *S. bruchivora* al desarrollarse en individuos de *Z. subfasciatus* de diferentes estadios, las letras diferentes indican diferencias significativas a $p < 0.05$

Especie de parasitoide	Larvas de <i>Z. subfasciatus</i>	Larva 3	Larva 4	Prepupas	Larva 3 parasitadas	Larva 4 parasitadas	Prepupas parasitadas
<i>D. basalis</i>	Proporción de emergencia	0.316 (0.063) a	0.558 (0.050) b	0.658 (0.051) b	0.133 (0.037) c	0.058 (0.021) c	0.091 (0.022) c
	Proporción sexual	0.297 (0.067) a	0.565 (0.064) b	0.726 (0.073) b	0.051 (0.036) c	0.021 (0.021) c	0.032 (0.024) c
	Tiempo de desarrollo (días)	21.87 (0.638) ab	21.68 (0.414) b	23.16 (0.341) c	21.55 (0.57) a	20.68 (0.431) a	20.04 (0.557) a
	Sobrevivencia	0.933 (0.066) a	1.0 (0.0) a	0.987 (0.0125) a	1.0 (0.0) a	1.0 (0.0) a	0.9 (0.1) a
	Proporción de emergencia	0.125 (0.040) a	0.133 (0.039) a	0.366 (0.071) b	0.091 (0.049) a	0.108 (0.030) a	0.025 (0.025) a
	Proporción sexual	0.186 (0.055) a	0.145 (0.052) ab	0.423 (0.089) b	0.0 (0.0) a	0.063 (0.034) a	0.039 (0.029) a
<i>S. bruchivora</i>	Tiempo de desarrollo	21.85 (0.965) a	21.12 (0.902) a	23.9 (0.557) b	21.08 (0.737) a	20.11 (0.851) a	20.75 (0.27) a
	Sobrevivencia	0.975 (0.025) a	1.0 (0.0) a	1.0 (0.0) a	1.0 (0.0) a	0.9 (0.10) a	1.0 (0.0) a

Discusión.

De manera contrastante con los resultados de los experimentos de preferencias (capítulo 2), los resultados del experimento de desempeño mostraron que la progenie de *S. bruchivora* se desarrolla mejor sobre prepupas no parasitadas, mientras que su desarrollo no es diferente en el resto de los estadios de *Z. subfasciatus* estén o no estos parasitados. En el caso de *D. basalis*, el desempeño es mayor en los hospederos no parasitados que en aquellos parasitados previamente por *S. bruchivora* y, dentro de los hospederos no parasitados, el mejor desempeño se da en las larvas de cuarto estadio y en las prepupas.

Estos resultados sugieren, que en condiciones donde ambas especies parasitoides pueden elegir el estadio larvario de *Z. subfasciatus* en el cual dejar a su progenie, las larvas de cuarto estadio representan “la mejor opción” para ovipositar (capítulo 2). Mientras que cuando las hembras se ven obligadas a ovipositar en un estadio de su hospedero, la progenie de estas especies de parasitoides se desarrolla mejor en las prepupas, aunque en el caso de *D. basalis* el desempeño de las larvas de cuarto estadio no difiere del de las prepupas de *Z. subfasciatus*. Una posible explicación es el hecho de que las prepupas de *Z. subfasciatus* son los hospederos de mayor tamaño (Ramírez, 1991). El tamaño ha sido considerado por muchos autores como la mejor medida de la calidad de los hospederos (Godfray, 1994; King, y King, 1994; Cadeé y van Alphen, 1997; Murdoch *et al.*, 1997; Flanagan *et al.*, 1998; Morgan y Hare, 1998).

Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos de los experimentos de preferencia y desempeño, parecen indicar que para ambas especies de parasitoides no existe una relación clara entre ambos aspectos, y que están ovipositando la mayor parte de su progenie en hospederos donde el desarrollo no es el mejor, y deberían ser penalizados por selección natural (McNamara y Houston, 1986). Sin embargo, antes de afirmar que están haciendo una elección equivocada, hay que considerar la complejidad de factores que además del tamaño están involucrados en la localización y selección de hospederos por parte de estos parasitoides.

En el caso de parasitoides como *S. bruchivora* y *D. basalis*, cuyo hospedero se encuentra dentro de una semilla, los estímulos involucrados en la localización de los hospederos pueden ser olfativos. Por ejemplo, *Eupelmus vuilleti* otro parasitoide de bruquidos, presenta una respuesta positiva cuando percibe estímulos olfativos provenientes de semillas donde se alimenta su hospedero (Cortesero *et al.*, 1993), aunque el estímulo olfativo puede provenir también de los huevos depositados por el hospedero sobre las semillas (van Alebeek y Van Huis, 1997).

Por otra parte, existen estímulos mecánicos como las vibraciones producidas por las larvas de los hospederos cuando se alimentan dentro de las semillas, de tal manera que los diferentes estadios de un hospedero pueden producir vibraciones características por su amplitud y frecuencia que representan información confiable de la ubicación y calidad (tamaño) del hospedero para los parasitoides (Meyhofer *et al.*, 1994).

En cuanto a los estímulos químicos producidos por las larvas de *Z. subfasciatus* al alimentarse de las semillas y que, tanto *S. bruchivora* como *D. basalis* podrían estar utilizando para localizar y elegir a sus hospederos, se sabe que existen diferencias entre los perfiles químicos de frijoles infestados y no infestados. Pero no existen diferencias entre los volátiles producidos por los diferentes estadios de *Z. subfasciatus*. Experimentos con olfatometro utilizando *D. basalis*, mostraron que no existen diferencias en la atracción entre semillas infestadas y vainas con semillas infestadas vs el control con semillas no infestadas (Abei, datos no publicados). Esto sugiere que estos parasitoides no utilizan los estímulos químicos para decidir entre los diferentes estadios, pero pueden utilizarlos para la localización del hospedero (lejos de las semillas). Una vez sobre la semilla las vibraciones producidas por las larvas de *Z. Subfasciatus* al alimentarse son aparentemente el estímulo más importante de localización y, sobre todo, de selección de hospederos en la parte externa de las semillas, como es el caso del parasitoide *Diacasimorpha longicaudata* que parasita larvas de mosca de la fruta (Eben com. pers.).

Una evidencia indirecta de que las vibraciones pueden ser importantes en la localización y selección de hospederos, y que parecen explicar el que ambas especies de parasitoides prefieran las larvas de cuarto estadio de *Z. subfasciatus*, es que aunque las prepupas son de mayor tamaño, estas dejan de alimentarse y cesan sus movimientos por completo (Ramírez, 1991). Esto sugiere que el cuarto estadio larvario, es el recurso de mayor calidad (tamaño) que es posible localizar sin gastar la gran cantidad de tiempo que involucra localizar y examinar hospederos inmóviles (Godfray, 1994). Además no existen diferencias en la sobrevivencia entre larvas de cuarto estadio y prepupas, por lo que parece que la diferencia entre ambos estadios (que puede ser detectado sin contacto directo) es su movilidad dentro de las semillas.

Las preferencias de ambos parasitoides pueden explicarse entonces a través de un modelo sencillo de elección de presas (Krebs y Davies, 1987), el cual considera diferentes parámetros involucrados como son: el tiempo de búsqueda para las diferentes presas, la tasa de encuentro con estas, la tasa de ganancia energética por presa y el tiempo de manejo, para determinar la calidad de las diferentes presas y, por lo tanto, su elección. Este modelo podría aplicarse con pocas modificaciones al sistema de elección de hospederos por parte de los parasitoides (Bernstein, *et al.* 1996; Godfray, 1994).

En el caso específico de los estadios no parasitados de *Z. subfasciatus*, los resultados aparentemente contrastantes de preferencia y desempeño se pueden explicar mediante un modelo de este tipo. La preferencia por el cuarto estadio se puede deber a que el tiempo que toma buscar al hospedero de mayor calidad (prepupas) es el parámetro que más está influenciando la elección, de manera tal que si los costos asociados al tiempo que toma localizar las prepupas son tales que superan los beneficios otorgados por el mayor desempeño en estas, puede proponerse que, tanto para *S. bruchivora* como para *D. basalis*, los hospederos preferidos son efectivamente los de mayor calidad detectable (larvas de cuarto estadio), pues es en este estadio donde los parasitoides maximizan sus tasas de ganancia en términos de adecuación.

Los resultados muestran también que el encuentro con hospederos parasitados reduce drásticamente el desempeño de los parasitoides que llegan en segundo lugar a los hospederos, pues por lo menos para el parasitoide *D. basalis*, su desempeño más bajo ocurre en los estadios previamente parasitados por *S. bruchivora*.

Esto indica que ambos parasitoides son capaces de parasitar (multiparasitar) hospederos previamente parasitados por hembras de otra especie. No obstante esta conducta no representa una buena elección en términos del desempeño de sus larvas.

Se podría esperar entonces, que si tuvieran la posibilidad de elegir entre hospederos parasitados y no parasitados, ambas especies (y sobre todo *D. basalis*) asignarán la mayor proporción de su progenie a los hospederos no parasitados donde su desempeño sería mayor. Sin embargo, ya que en los estadios parasitados el porcentaje de parasitismo por parte de la especie que llegó primero es de aproximadamente 75%, es posible que los bajos niveles de desempeño ocurrido en hospederos parasitados, no sean realmente producto de bajo desempeño asociado a conductas de multiparasitismo, sino que al menos para el caso de la proporción de emergencia, esta baja proporción es resultado de que el segundo parasitoide dispone solamente de un 25% de hospederos no parasitados, lo cual se apoya en el hecho de que no se ha observado en ninguna de las dos especies de parasitoides la conducta de superparasitismo ni la de multiparasitismo (Ríos, 1998; Reyes, 1999).

CAPITULO IV

Conductas de búsqueda, localización y aceptación de *S. bruchivora* y *D. basalis* en larvas de *Z. subfasciatus* desarrollándose en semillas de *P. vulgaris*

Introducción.

Cuando dos poblaciones de parasitoides compiten, suele suceder que una de las dos poblaciones mantendrá una densidad alta a largo plazo mientras que la otra será rara o llegará a extinguirse. En el caso de la población con densidades altas, esta es frecuentemente referida como la especie competitivamente más eficiente o competidor dominante (Connell, 1983; Keddy, 1989; Grover, 1997). El resultado en interacción competitiva entre parasitoides, con respecto a quien es el competidor dominante puede estar en función de quién es más eficiente, tanto en la búsqueda como en la localización y oviposición de los hospederos disponibles (Godfray, 1994).

Material y métodos.

Se realizaron observaciones en las que se registraron las conductas de búsqueda, localización y aceptación de hospederos de *Z. subfasciatus* desarrollados en semillas de *P. vulgaris*, mediante filmaciones a través de una cámara de vídeo JVC TK-1085U, adaptada a un microscopio estereoscópico y a un sistema de videograbación SONY-VHS. Con el fin de determinar si estas especies de parasitoides presentan una asimetría en la duración promedio y en el porcentaje de tiempo que asignan a estas conductas, evaluando así el posible efecto de esta asimetría en la interacción competitiva entre éstos parasitoides,

Se colocó en una caja Petri a una hembra de *D. basalis* o de *S. bruchivora*, junto con una semilla de *P. vulgaris* conteniendo tres larvas de cuarto estadio de *Z. subfasciatus*. Se esperó a que la avispa localizara la semilla (se parara en ella), y se registró el número y la duración de las siguientes conductas para ambas especies: A)Tiempo de búsqueda: tiempo durante el cual la

hembra mueve las antenas en contacto con la semilla examinando si hay hospederos dentro esta. B) Tiempo de manejo: tiempo transcurrido entre que se inicia la perforación de la testa de la semilla y que termina la inspección del hospedero mediante el ovipositor. C) Tiempo de oviposición: tiempo transcurrido entre el fin de la inspección del hospedero y la oviposición en este hospedero. D) Tiempo Inmóvil: tiempo de permanencia sobre un punto de la semilla, sin realizar ningún movimiento, o realizando conductas de autolimpieza o de alimentación. E) Tiempo total: tiempo transcurrido entre la llegada y el abandono de la semilla por parte de la hembra.

Se realizaron 10 replicas por especie.

Análisis de resultados.

Para comparar entre especies las diferencias en la duración de cada conducta y frecuencia de las misma, se realizaron pruebas U de Mann-Whitney (utilizando el programa STATISTICA versión 4.3).

Resultados

Los resultados de las conductas de ambos parasitoides, muestran que son muy similares en cuanto al tiempo que asignan a buscar, localizar y aceptar a las larvas de *Z. subfasciatus*. Solo se observan diferencias significativas para el tiempo de búsqueda y el tiempo de oviposición, siendo en ambos casos mayor los tiempos de *D. basalis* en ambos casos. Con respecto al tiempo de oviposición, la diferencia observada se debe a que ninguna de las hembras de *S. bruchivora* utilizadas en las observaciones oviposito en los hospederos disponibles. Los valores de duración de las conductas medidas y los resultados del análisis se muestran en la tabla 12. El nivel de significancia utilizado para decidir si se rechazaba la hipótesis nula fue de $p < 0.0071$, ya que por utilizar varias pruebas U de Mann-Whitney para analizar los datos de las observaciones

conductuales, se debió realizar una corrección que consistió en dividir el nivel de significancia buscado ($p < 0.05$), entre el número de pruebas realizadas (siete).

Tabla 12. Tiempo asignado a las conductas evaluadas y resultados de las pruebas U de Mann-Whitney aplicadas para comparar los tiempos de ambas especies de parasitoides. Se muestran los valores promedio (\pm ee), los asteriscos (*) indican diferencias significativas, $p < 0.02$

Parámetros conductuales	Dinarmus basalis	Stenocorse bruchivora	g.l.	U-Test	Z	P
Tiempo de permanencia en la semilla (min)	154.01 (\pm 14.97)	150.39 (\pm 15.50)	18	47.50	-0.188	0.850
Tiempo de búsqueda (min)	4.51 (\pm 0.21)	3.82 (\pm 0.23)	229	5119	-3.027	0.0024*
Número de eventos de búsqueda	11 (\pm 1.85)	12 (\pm 0.87)	18	30	-1.511	0.130
Tiempo de manejo (min)	10.96 (\pm 0.43)	15.02 (\pm 1.18)	150	2189.5	-2.410	0.0159
Número de eventos de manejo	8.6 (\pm 1.48)	6.2 (\pm 0.85)	18	34.5	-1.171	0.241
Tiempo de oviposición (min)	0.25 (\pm 0.1)	0.00 (\pm 0.00)	18	15	-2.645	0.008*
Tiempo inmóvil	10.35 (\pm 2.54)	12.99 (\pm 3.5)	18	40	-0.755	0.449

Discusión.

Considerando que las conductas observadas y particularmente el tiempo de manejo se pueden considerar como constantes para cada especie (van Roermund y van Lenteren, 1995). Se puede decir que una vez que *S. bruchivora* y *D. basalis* localizan las semillas en las que se desarrollan sus hospederos, ambas especies son semejantes en cuanto al tiempo que asignan a las conductas a través de las cuales buscan, evalúan y deciden aceptar o rechazar a un hospedero.

Además de esto, ambas especies de parasitoides son también similares en cuanto a: la duración y características de sus ciclos de vida, preferencias de hospederos y desempeño de su progenie. De manera que podría esperarse que en condiciones donde ambas especies coexistan utilizando como hospedero a *Z. subfasciatus*, la competencia sea bastante simétrica (Pijls, *et al.* 1996). Por lo que si la densidad inicial de ambas especies es similar, el resultado de esa competencia dependerá (1) de la eficiencia de cada especie en la localización del hábitat de su hospedero; (2) de su eficiencia para encontrar hospederos adecuados y ovipositar en ellos y; (3) de la densidad de hospederos disponibles (Godfray, 1994).

Considerando además de lo anterior, el hecho que *D. basalis* asigna más tiempo a buscar a sus hospederos y el que ninguna de las hembras de *S. bruchivora* observadas, ovipositaron en los hospederos que tenían disponibles. Podría esperarse que en condiciones donde ambas especies compitieran por el acceso a hospederos de *Z. subfasciatus*, *D. basalis* fuera competitivamente superior, pues al menos en las condiciones utilizadas durante las observaciones, esta especie es más eficiente en la localización de hospederos dentro de las semillas.

CAPITULO V

Interacción competitiva entre *S. bruchivora* y *D. basalis*

Material y métodos.

Se determinará si tanto la coexistencia, como las semejanzas en cuanto al tipo y forma de utilización de hospederos de oviposición, mostrada por *D. basalis* y *S. bruchivora* (capítulos I a IV), resultan en una interacción competitiva entre éstos parasitoides. Para cumplir con lo anterior, se evaluó si la interacción entre estas especies tiene un efecto negativo en la adecuación de una o ambas especies. Se utilizó un diseño experimental de tipo factorial constituido por 12 tratamientos. En este diseño experimental se manipuló tanto la disponibilidad de recursos de oviposición (densidad de larvas del hospedero) como el número de hembras de parasitoides compitiendo por éstos recursos de oviposición (tabla 13); como estimador de la adecuación de los parasitoides se utilizó la proporción de parasitismo de cada especie por tratamiento (número de parasitoides emergidos/número de hospederos disponibles). La proporción de parasitismo por especie es el mejor estimador de la adecuación que se que se pudo obtener para evaluar el efecto de la competencia, pues en los casos de competencia intraespecífica no fue posible identificar a los hijos de cada hembra, por lo tanto no fue posible conocer la adecuación promedio individual sino el acumulado según la densidad de avispas. Por lo que para una mejor estimación de adecuación promedio que nos permita mayor comparabilidad de los datos, se calculó el parasitismo promedio, estandarizando la proporción de parasitismo entre la densidad de parasitoide (proporción de emergencia/# de avispas).

Las larvas de *Z. subfasciatus* utilizadas en todos los tratamientos correspondían al cuarto estadio ya que este es el estadio preferido por ambas especies de parasitoide (Reyes, 1999; capítulo II de este escrito), y por lo tanto el estadio por el que se esperaba que ambas especies compitieran más intensamente.

En cada tratamiento se colocaron hembras de parasitoides en un frasco de vidrio de un litro de capacidad junto con 3 semillas de *P. vulgaris*, las semillas contenían de 2 a 3 larvas (según el tratamiento) de *Z. subfasciatus*. Se dejó ovipositar a las avispas durante 3 días bajo condiciones controladas de temperatura y humedad (25°C y 70% de HR). Pasados los tres días se guardaron las semillas manteniéndose bajo las mismas condiciones hasta la emergencia de los parasitoides y, (al igual que en experimento de preferencias, capítulo 2) veinte días después de iniciado el experimento se disectaron todas aquellas semillas de las cuales no hubiesen emergido los tres individuos esperados y se identificó si los individuo que no emergieron de las semillas fueron: brúquidos sin parasitar, brúquidos parasitados (una larva o prepupa de brúquido + un huevo o una larva de parasitoide), o un parasitoide. Todo esto con el fin de determinar si en estos casos los hospederos habían sido parasitados (identificando la especie de parasitoide) y poder evaluar la proporción de parasitismo en cada tratamiento. Se realizaron 18 replicas de cada uno de los tratamientos.

Tabla 13. Experimento para evaluar la interacción competitiva entre *S. bruchivora* y *D. basalis*.

Tipo de Competencia.	Densidad de parasitoides en cada frasco	2 larvas por semilla.	3 larvas por semilla.
		Especie de parasitoides en cada tratamiento.	
No Competencia	1	<i>S. bruchivora</i>	<i>S. bruchivora</i>
No Competencia	1	<i>D. basalis</i>	<i>D. basalis</i>
Intraespecifica	2	<i>S. bruchivora</i>	<i>S. bruchivora</i>
Intraespecifica	2	<i>D. basalis</i>	<i>D. basalis</i>
Interespecifica	2	<i>S. bruchivora</i> + <i>D. basalis</i>	<i>S. bruchivora</i> + <i>D. basalis</i>
Intraespecifica	4	<i>S. bruchivora</i>	<i>S. bruchivora</i>
Intraespecifica	4	<i>D. basalis</i>	<i>D. basalis</i>
Intra e Interespecifica	4	2 <i>S. bruchivora</i> + 2 <i>D. basalis</i>	2 <i>S. bruchivora</i> + 2 <i>D. basalis</i>

Análisis de resultados.

Los resultados de este experimento se analizaron con un ANOVA factorial (se utilizó el programa STATISTICA versión 4.3), considerando la especie y la densidad de parasitoides, así como la densidad de hospederos por semilla como fuentes de variación, y como variables dependientes la proporción total de parasitoides emergidos por especie (# avispas emergidas/# de brúquidos), así como con la proporción de emergencia individual para cada especie (proporción de emergencia de la especie i /# de parasitoides de la especie i por tratamiento). El análisis de comparación de medias se hizo con la prueba Tukey-Kramer. Dado que los datos cumplieron con los supuestos del ANOVA no fue necesario aplicarles ninguna transformación.

Resultados

Los resultados del análisis no mostraron efecto de la densidad de larvas por semilla en la proporción de parasitismo total de ambas especies de parasitoides, pero sí de la densidad de hembras y de la especie de los parasitoides, así como de la interacción de éstos (tabla, 14).

Tabla 14. Análisis de varianza de la proporción de parasitismo total resultado de la interacción competitiva entre *D. basalis* y *S. bruchivora*, los asteriscos (*) indican diferencias significativas a $p < 0.05$.

Fuente de variación	g. l.	F	P
Especie de parasitoide (Sp)	1	24.034	< 0.001*
Densidad de hospederos (Dh)	1	0.061	0.435
Densidad de parasitoides (Dp)	4	9.805	< 0.001*
Sp * Dh	1	0.035	0.849
Sp * Dp	4	20.828	< 0.001*
Dh * Dp	4	1.165	0.325
Sp * Dh * Dp	4	8.615	< 0.001*

Al realizar la comparación de medias, se encontró que para el caso de *D. basalis* la proporción total de avispas de cada especie que emergen de cada tratamiento no se ve afectado por la densidad de avispas ni por la especie de parasitoide con la que interacciona (figura 9). En *S. bruchivora* se encontró que ni la densidad de avispas ni la competencia intraespecífica afectan proporción de avispas que emergen de las semillas, pero la competencia interespecífica si reduce significativamente esta proporción, en comparación con los tratamientos de no competencia y competencia intraespecífica (figura 10).

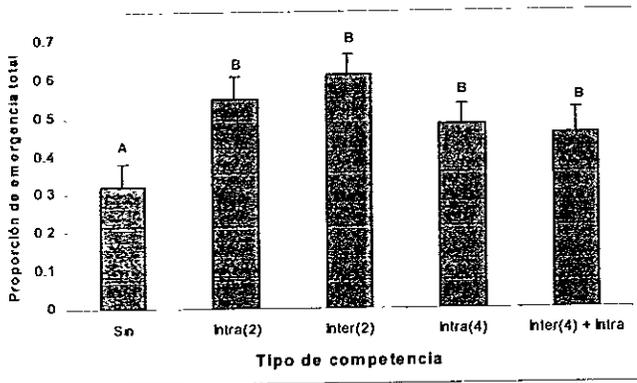


Figura 9. Efecto de la competencia en la proporción de parasitismo de *D. basalis*, Sin = No competencia. Intra. = Competencia intraespecífica, Inter. = Competencia interespecífica, los números entre paréntesis indican la densidad de parasitoides (Las letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0.05$).

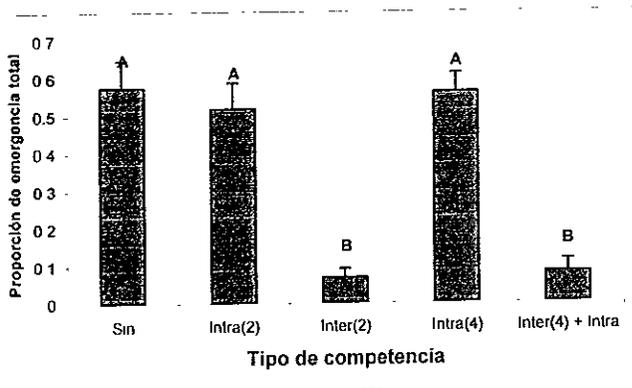


Figura 10. Efecto de la competencia en la proporción de emergencia de *S. bruchivora*, Sin = No competencia. Intra. = Competencia intraespecífica, Inter. = Competencia interespecífica, los números entre paréntesis indican la densidad de parasitoides (Las letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0.05$).

Al efectuar el análisis considerando la proporción de parasitismo promedio de cada hembra (proporción de emergencia de especie A/densidad de avispas de la especie A), muestra que para ninguna de las especies hubo efecto significativo de la densidad de larvas por semilla, pero sí de la densidad de parasitoides, así como de la interacción de ambas densidades (tabla 15). Al realizar la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de medias, se encontró que la competencia no parece afectar a *D. basalis*, pues la proporción de parasitismo promedio no se ve significativamente afectado ni por el tipo de competencia (intra o interespecífica) ni por la intensidad de esta (densidad de larvas). (figura 11). En el caso de *S. bruchivora*, la competencia con *D. basalis* si parece ser un factor importante, pues la proporción de emergencia promedio del tratamiento sin competencia es significativamente mayor que para el resto de los tratamientos. Los resultados muestran que la competencia intraespecífica, pero principalmente la competencia interespecífica, reducen significativamente la adecuación de esta especie, aunque esto no tiene relación con la densidad de competidores (figura 12).

Tabla 15. Análisis de varianza de la proporción de parasitismo promedio resultado de la interacción competitiva entre *D. basalis* y *S. bruchivora*, los asteriscos (*) indican diferencias significativas a $p < 0.05$.

Fuente de variación	g. l.	F	P
Especie de parasitoide (Sp)	1	20.944	< 0.001*
Densidad de hospederos (Dh)	1	0.4137	0.475
Densidad de parasitoides (Dp)	4	36.08	< 0.001*
Sp * Dh	1	1.458	0.227
Sp * Dp	4	16.639	< 0.001*
Dh * Dp	4	0.535	0.709
Sp * Dh * Dp	4	3.953	0.0037*

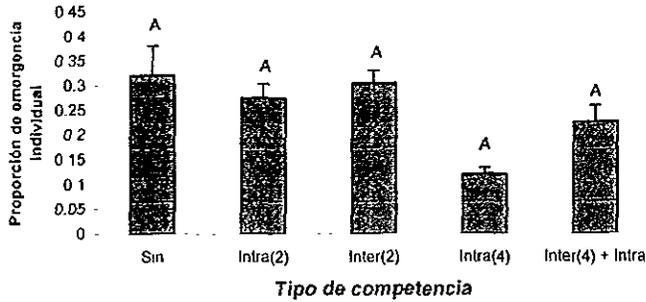


Figura 11. Efecto de la competencia en la proporción de emergencia promedio de *D. basalis*, Sin = No competencia, Intra. = Competencia intraespecífica, Inter. = Competencia interespecífica, los números entre paréntesis indican la densidad de avispas (Las letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.05$).

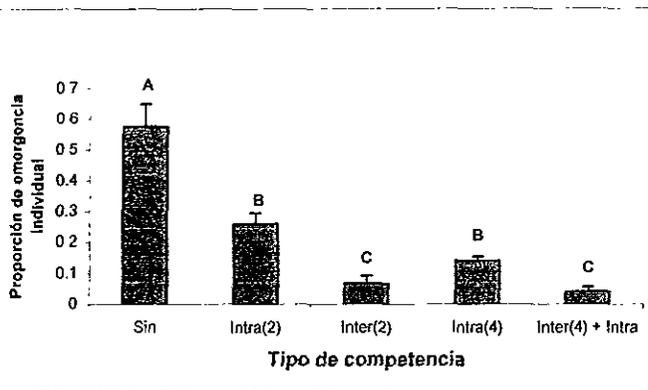


Figura 12. Efecto de la competencia en la proporción de emergencia promedio de *S. bruchivora*, Sin = No competencia. Intra. = Competencia intraespecífica, Inter. = Competencia interespecífica, los números entre paréntesis indican la densidad avispas (Las letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.05$).

Discusión.

Los resultados muestran que entre *S. bruchivora* y *D. basalis* ocurre una interacción competitiva por el acceso a hospederos de oviposición. Pues tal y como la teoría de competencia predice, el efecto de la interacción entre ambas resulta en un decremento en la adecuación de al menos una de las especies (Keddy, 1989; Grover, 1997). Siendo *S. bruchivora* la especie en que esta interacción tiene un decremento en su proporción de parasitismo cuándo compete con *D. basalis*.

Lo anterior puede observarse más claramente si comparamos los patrones de proporción de parasitismo esperados en ausencia de competencia, con los resultados obtenidos del experimento de interacción competitiva entre ambas especies (figuras 13 y 14). Si estas especies no están compitiendo, esperaríamos encontrar que las proporciones de parasitismo (adecuación) de cada especie, sean semejantes a las que esperaríamos en ausencia de competencia, en la cual que la proporción de parasitismo no se vea afectada por la presencia y el aumento de parasitoides. De manera que si consideramos la proporción de parasitismo total, esperaríamos en ausencia de competencia que esta fuera sólo el resultado aditivo de las proporciones de parasitismo de cada hembra presente, dando como resultado una relación positiva entre la densidad de parasitoides y la proporción de parasitismo (figura 13). Mientras que si consideramos la proporción de emergencia promedio, esperaríamos que en ausencia de competencia esta se mantuviera sin grandes variaciones, de tal manera que no esperaríamos encontrar ninguna relación entre la proporción de parasitismo y la densidad de parasitoides (figura 14).

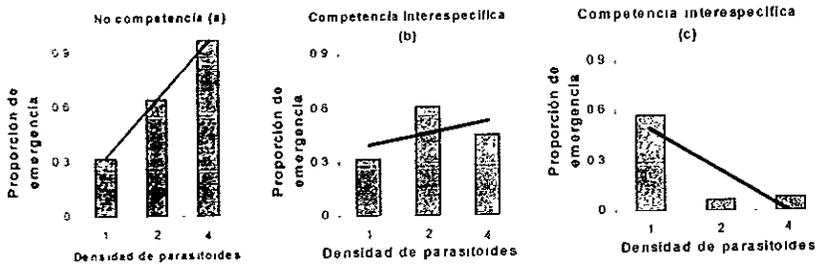


Figura 13. Proporción de parasitismo total, a) esperada en ausencia competencia. b) y c) observada en el experimento de competencia interespecífica para *D. basalis* y *S. bruchivora* respectivamente.

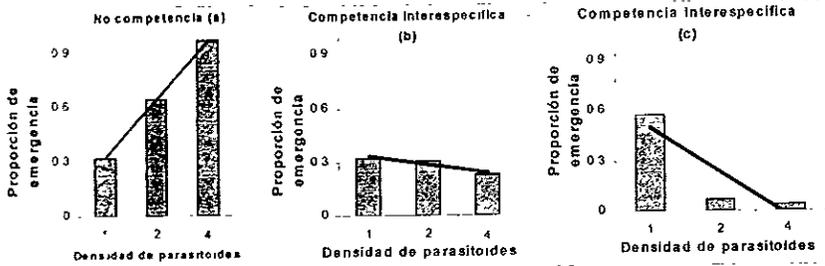


Figura 14. Proporción de parasitismo individual, a) esperada en ausencia competencia, b) y c) observada en el experimento de competencia interespecífica para *D. basalis* y *S. bruchivora* respectivamente.

Al comparar los resultados del experimento de la interacción competitiva entre ambas especies con los resultados esperados en ausencia de competencia, se observa para *D. basalis* parecen estarse cumpliendo las predicciones esperadas para un caso de no competencia. Pues la proporción de parasitismo total se incrementa conforme se incrementa el número de hembras por tratamiento, y la proporción de parasitismo individual no se modifica al aumentar la densidad de hembras compitiendo.

En el caso de *S. bruchivora*, los resultados muestran que existe un fuerte efecto de la competencia con *D. basalis*, ya que tanto su proporción de parasitismo total como individual se reducen conforme se incrementa la densidad de hembras compitiendo por los hospederos. Es decir, que existe un decremento en la adecuación de *S. bruchivora* cuando compete con *D. basalis* y, que este efecto se acentúa conforme se incrementa el número de hembras compitiendo. Estos resultados indican que sí está ocurriendo competencia por hospederos entre estas dos especies de parasitoides,

pues se cumple uno de los supuestos importantes de la competencia y es que se observa un decremento en la adecuación de al menos uno de los competidores (Connell, 1983; Grover, 1977). Además, los recursos por los cuales ambas especies están compitiendo (en este caso larvas de *Z. subfasciatus*) se encuentran en disponibilidad limitada, que es el otro supuesto necesario para que pueda ocurrir competencia (MacArthur, 1972 en Lawton y Strong, 1981; Tilman, 1982; Conell, 1983; Keddy, 1989; Grover, 1997; Quike, 1997).

Al realizar el mismo análisis para la competencia intraespecífica en ambas especies (figuras 15 y 16), se observa que tanto *D. basalis* como *S. bruchivora* ven reducida su adecuación al competir con individuos de su misma especie. En el caso de *D. basalis*, al observar la proporción de emergencia individual, parecería que no ocurre competencia entre individuos de ésta especie pues esta proporción no se modifica conforme se incrementa el número de competidores, pero al observar el caso de la proporción de parasitismo total, esta proporción no se incrementa conforme aumenta el número de hembras compitiendo por hospederos. Sin embargo, para *S. bruchivora* su adecuación se ve reducida si consideramos tanto la proporción de parasitismo total como la individual, por lo que se puede concluir que esta ocurriendo una fuerte competencia intraespecífica.

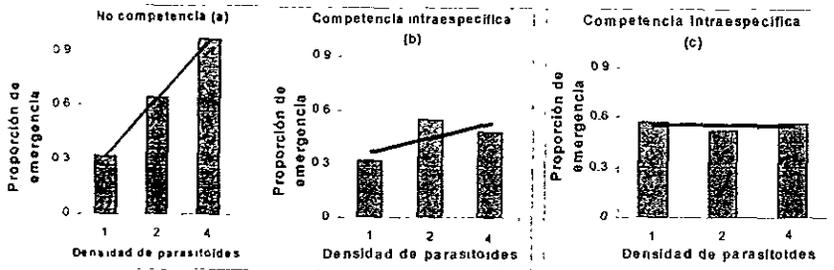


Figura 15. Proporción de parasitismo total, a) esperada en ausencia competencia, b) y c) observada en el experimento de competencia intraespecífica para *D. basalis* y *S. bruchivora* respectivamente.

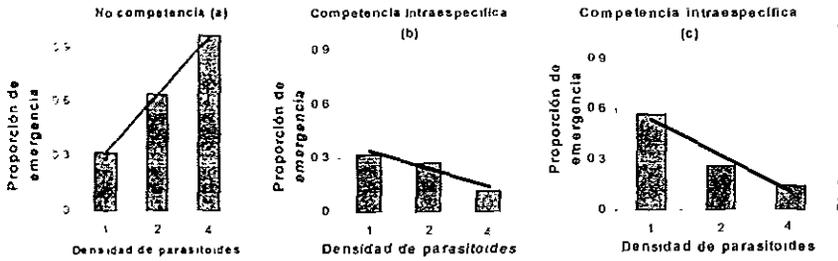


Figura 16. Proporción de parasitismo individual, a) esperada en ausencia competencia, b) y c) observada en el experimento de competencia intraespecifica para *D. basalis* y *S. bruchivora* respectivamente.

Los resultados del experimento de interacción competitiva muestran que, al menos en *S. bruchivora* ocurren interacciones competitivas tanto de manera intraespecifica como interespecifica, y que el efecto en su adecuación se incrementa con la densidad de competidores. Al comparar las proporciones de emergencia en ambos tipos de competencia se observa que, contrariamente a lo que podría esperarse (Connell, 1983; Begon, *et al.* 1996), la competencia interespecifica es la que afecta más fuertemente su adecuación. Estos resultados apoyan lo propuesto por algunos autores como Briggs (1993), en el sentido que la competencia entre diferentes especies de parasitoides es muy intensa, debido a las limitaciones que los hospederos imponen para el desarrollo de su progenie. De manera que por lo menos bajo las condiciones en que se evaluó la competencia interespecifica, se podría considerar a *D. basalis* como el competidor dominante en este sistema, ya que esta especie no ve afectada su adecuación, mientras que *S. bruchivora* si sufre una reducción en su adecuación por lo que podría esperarse que tuviera densidades más bajas. Lo que coincide con los resultados de los muestreos de campo y podría explicarse, al menos parcialmente, con las diferencias conductuales observadas en el capítulo IV.

DISCUSIÓN GENERAL.

En comunidades naturales de insectos parasitoides, la ocurrencia e importancia de interacciones competitivas ha sido aceptada y discutida por algunos autores, aunque los efectos de tales interacciones son generalmente desconocidos (Hawkins y Sheehan, 1994). Aunque en el campo del control biológico se han encontrado ejemplos de interacciones competitivas entre parasitoides en condiciones naturales (Wilson, 1960 en Luck y Podoler, 1985), la competencia a sido más ampliamente examinada en condiciones de laboratorio. Se han encontrado efectos sobre el tamaño de puesta, la proporción sexual de la progenie, modificaciones en conductas de oviposición e incrementos en la ocurrencia de superparasitismo o multiparasitismo (van Alphen y Galis, 1983; Steinberg, *et al.* 1987; van Alphen y Visser, 1990; van Alebeek, *et al.* 1993; Visser, 1993; Wrensh y Ebbert, 1993; Pijls, *et al.* 1995; van Roermund y van Lenteren, 1995; Wen, *et al.* 1995; Kenis, 1996; Pijls, *et al.* 1996).

Algunos autores como Briggs (1993) y Hagvar (1989, ver van Alebeek, *et al.* 1993) han propuesto que dentro de las comunidades de parasitoides himenópteros se presenta una serie de características, que en su conjunto favorecen local y/o temporalmente la competencia entre especies de parasitoides. Por lo cual, la competencia interespecifica puede tener una especial relevancia dentro de estas comunidades de insectos. Éstas características son:

- 1) Que los parasitoides dependen de sus hospederos para la oviposición y desarrollo de su progenie.
- 2) Los parasitoides frecuentemente tienen un menor rango potencial de hospederos en comparación con el rango de presas que puede tener un depredador.
- 3) Un hospedero es usualmente susceptible de ser atacado por más de una especie de parasitoide.
- 4) Los parasitoides se encuentran muy frecuentemente con hospederos que ya están parasitados y no siempre son capaces de reconocerlos.
- 5) Las poblaciones de hospederos pueden pasar por fluctuaciones pronunciadas en tiempo y espacio.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo y evidencias de otros trabajos (Callejas, tesis doctoral en proceso), muestran que *Dinarmus basalis* y *Stenocorce bruchivora* además de ocupar muy frecuentemente las mismas regiones, comparten un gran número de semejanzas en muchos de sus parámetros de historia de vida. Esto sugiere que ambas especies son competidoras potenciales de estadios larvarios y prepupas de *Zabrotes subfasciatus*, cuando estos estadios se desarrollan dentro de semillas del frijol *Phaseolus vulgaris*.

Si partimos de la base propuesta de que cuando ocurre competencia, el resultado dependerá de que tan "equivalentes" sean los individuos en cuanto a sus necesidades y usos de recursos (Begon, *et al.* 1996). Se puede mencionar que por las características de *S. bruchivora* y *D. basalis* en cuanto a sus necesidades y uso de hospederos, así como de su ciclo de vida, estas especies son muy semejantes en éstos rasgos, lo que apoya el supuesto de "equivalencia" y sugiere competencia entre ellas. Las principales características en que se puede fundamentar lo anterior son que tanto *Dinarmus basalis* como *Stenocorce bruchivora*:

- 1) Son ectoparasitoides solitarios, idiobiontes, de los brúquidos *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*.
- 2) El tiempo de desarrollo de sus larvas es similar (19 a 22 días).
- 3) Prefieren a *Z. subfasciatus* como hospedero de oviposición (Callejas, Tesis doctoral en proceso) y, de entre los diferentes estadios de este hospedero, ovipositan la mayor proporción de su progenie en las larvas de cuarto estadio, aún cuando puedan utilizar también las larvas de tercer estadio y las prepupas (van Alebeek, 1993, Reyes, 1999; Obs. personal).
- 4) Una vez localizado el ámbito de su hospedero (semilla), asignan prácticamente el mismo esfuerzo proporcional (tiempo) a la localización, selección, evaluación y aceptación del hospedero.
- 5) Presentan aparentemente discriminación interespecifica (van Alebeek, 1993, Reyes y Rios, *com. per.*), ya que no hay evidencia de multiparasitismo.
- 6) Se presentan en condiciones naturales en las misma regiones.

Una condición necesaria para que ocurra competencia, es que el recurso por el que los individuos compiten debe ser limitado y/o impredecible (MacArthur, 1972; MacArthur, 1975; en Lawton y Strong, 1981). Esta condición parece apoyada si consideramos que en todas las localidades en las que se realizó un muestreo, del total de semillas dañadas, el porcentaje de daño por parte de *Z. subfasciatus*, es aparentemente bajo (inferior al 2%). Pero además si a este bajo número de hospederos disponibles, agregamos todos los problemas a los que se enfrentan los parasitoides para encontrar un hospedero adecuado para oviposición (como se discutió en el capítulo I), se puede proponer que al menos en las localidades muestreadas, las larvas de *Z. subfasciatus* son un recurso limitado para ambas especies de parasitoides.

La segunda condición para la competencia es que el efecto fundamental de esta sea un decremento en la adecuación de uno o ambos competidores (Grover, 1997). Esto se cumple si consideramos que los resultados del experimento de intensidad competitiva muestran que cuando ambos parasitoides compiten por larvas de cuarto estadio de *Z. subfasciatus*, ocurre una drástica reducción en la proporción de parasitismo de *S. bruchivora*. Estos resultados son apoyados por los datos de las cuatro localidades de campo, en donde *D. basalis* tiene siempre los mayores porcentajes de parasitismo sobre *Z. subfasciatus*. Por lo que *D. basalis* puede considerarse la especie competitivamente dominante en este sistema.

Los resultados antes mencionados sustentan la hipótesis del presente trabajo mostrando una interacción competitiva entre ambas especies de parasitoides que puede estar ocurriendo en condiciones naturales.

La superioridad competitiva de *D. basalis* podría explicarse, al menos parcialmente, por que esta especie presenta una mayor eficiencia de evaluación de hospederos en comparación con *S. bruchivora*, lo que le puede permitir reducir el tiempo necesario para realizar la oviposición (o el rechazo), y por lo tanto de iniciar la búsqueda de otro hospedero. Esto resultaría en que bajo las

mismas condiciones y en el mismo periodo de tiempo, *D. basalis* podría parasitar un mayor número de hospederos en comparación con *S. bruchivora*.

La superioridad competitiva por parte de *D. basalis* ayuda a explicar el que en algunas localidades, por ejemplo Ahuehueyo, *S. bruchivora* sea excluido de *Z. subfasciatus*, pero no el porqué estas dos especies coexisten en otras (Malinalco, Tepoztlan y Atila). Lo anterior puede deberse a que la fecundidad potencial de *S. bruchivora* es mayor, pues esta es estimada en alrededor de 161 huevos (Reyes, 1999), en contraste con los 65 de *D. basalis* (van Alebeek, *et al.* 1993), lo que podría permitir que *S. bruchivora* pueda seguir ovipositando una vez que *D. basalis* ya agoto su carga de huevos. Además la presencia en todas las localidades de un hospedero alternativo (*A. obtectus*), puede permitir que *S. bruchivora* no solo permanezca exitosamente en la zona, sino que incluso pueda volver a competir por la siguiente generación de larvas de *Z. subfasciatus*.

Se puede concluir que para *S. bruchivora* y *D. basalis*, la competencia interespecífica ocurre en condiciones naturales (al menos en las localidades consideradas). Si bien es cierto que la mayor parte de los resultados de este trabajo fueron obtenidos a partir de experimentos realizados en laboratorio, los datos obtenidos en el campo apoyan esta idea.

Tradicionalmente, los estudios sobre interacciones competitivas entre parasitoides himenópteros han sido realizados en condiciones de laboratorio. En el presente trabajo se han evaluado las tasas de parasitismo por parte de ambas especies de parasitoides en diferentes localidades de campo. Considero que la disponibilidad de estos datos le dan a este trabajo una firmeza y una capacidad de extrapolación de los cuales carecen otros estudios. Espero con este trabajo contribuir no solo a la teoría existente sobre el papel de la competencia interespecífica en comunidades de parasitoides, sino también a aspectos más aplicados como la consideración del efecto de la competencia cuándo se introducen nuevas especies de parasitoides como parte de un programa de control biológico.

LITERATURA CITADA.

- Andow, D.A. and R. Prokrym. 1990. Plant structural complexity and host finding by a parasitoid. *Oecologia* **82**: 162-165.
- Baur, M.E. and K.V. Yeargan. 1995. Host selection and larval interactions among three primary parasitoids of *Plathypena scabra* (LEP.: NOCTUIDE). *Entomophaga* **40** (3/4): 357-366.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1996. **Ecology, Individuals, Populations and Communities**. Blackwell Scientific publications. Oxford.
- 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. University of Maryland, E.U.A.
- Bernstein, C. and Driessen, G. 1996. Patch-marking and optimal search patterns in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology* **65**: 211-219.
- Boavida, C., M. Ahounou, M. Vos, P. Neuenschwander and J.J.M. van Alphen. 1995. Host stage selection and sex allocation by *Gyranoidea tebygi* (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of the mango mealybug, *Rastrococcus invadens* (Homoptera: Pseudococcidae). *Biological Control* **5**(4): 487-496.
- Briggs, C. J. 1993. Competition among parasitoids especies on a stage-structured host and its effect on host supression. *The American Naturalist* **141**: 372-397.
- Cadéc, N. and J.J.M van Alphen. 1997. Host selection and sex allocation in *Leptomastidea abnormis*, a parasitoid of the citrus mealybug *Planococcus citri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **83**: 277-284.
- Calderón, E., L. Velásquez y R. Brenssani. 1992. Estudio comparativo de la composición química y valor nutritivo del piloy (*Phaseolus coccineus*) y frijol común (*Phaseolus vulgaris*). *INCAP*. **42**: 64-71.
- Callejas, A. 1996 **Variación en la conducta y parámetros de historia de vida de *Z. Subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus***. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Charnov, E.L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *American Naturalist* **113**: 465-480.
- Charnov, E.L., R.L. Los-den Hartogh, W.T. Jones, and J. van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* **289**: 27-33.
- Charnov, E.L. 1982. **The Theory of Sex Allocation**. Princeton University Press, Princeton.

- Charnov, E.L. and Skinner, S.W. 1985. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions. *Environmental Entomology* **14**: 383-391.
- Chow, F.J and Mackauer, M. 1984. Inter and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Canadian Entomologist* **116**: 1097-1107.
- Chow, F.J and Mackauer, M. 1986. Host discrimination and larval competition in the aphid parasite *Ephedrus californicus*. *Entomologia Experimentalis & applicata* **41**: 243-254.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interespecific competition: Evidence from field experiments. *The American Naturalist* **122**: 661-696.
- Conover, W.J. y R.L. Iman. 1981. Rank Transformations as a Bridge Between Parametric and Nonparametric Statistics. *The American Statistician* **35 (3)**: 124-128.
- Cortesero, A.M., J.P. Monge and J. Huignard. 1993. Response on the parasitoid *Eupelmus vuilleti* to the odours of the phytophagous host and its host plant in an olfactometer. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **72**: 281-288.
- Delgado, A., A. Bonet and P. Gepts. 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. pp. 163-185. Gepts, P (Editor). **Genetics Resources of Phaseolus Beans**. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Denno, R.F., M.S. MacClure y J.R. Ott. 1995. Interespecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected. *Annual Review of Entomology* **40**: 297-331.
- Flanagan, K.E., S.A. West and H.C.J. Godfray. 1998. Local mate competition, variable fecundity and information use in a parasitoid. *Animal Behaviour* **56**: 191-198.
- Godfray, H.C. 1994. **Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology**. Princeton University Press. Princeton.
- Grover, J.P. 1997. **Resource Competition**. Chapman and Hall. London.
- Hawkins, B.A. and Sheehan, W. 1994. **Parasitoid Community Ecology**. Oxford University Press. Oxford. 516 pp.
- Heinz, K.M. 1991. Sex specific reproductive consequences of body size in the solitary ectoparasitoid *Diglyphus begini*. *Evolution* **45**: 1511-1515.
- Henneman, M.L., D.R. Papaj, A.J. Figueredo, and L.E.M. Vet. 1995. Egg-Laying experience and Acceptance of parasitized hosts by the parasitoid, *Leptopilina heteronoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Journal of Insect Behaviour*. **8(3)**: 331-342.
- Keddy, P.A. 1989. **Competition**. Chapman and Hall. London.
- Kenis, M. 1996. Factors affecting sex ratio in rearing of *Coeloides sordidator* (Hym.: Braconidae). *Entomophaga* **41(2)**: 217-224.

- King, B.H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. p. 418-432. In: Wrensch, D.L. and M.A. Ebbert (eds.). **Evolution and diversity of sex ratio: In insects and mites**. Chapman & Hall. New York.
- King, B.H. 1996. Fitness effects of sex ratio response to host quality and size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. *Behavioral Ecology*. 7(1): 723-730.
- King, B.H. and R.B. King. 1994. Sex ratio manipulation in response to host size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*: Is it adaptative? *Behavioral Ecology*. 5(4): 448-454.
- Kramer, M. y J. Schmidhammer. 1992. The chi-squared statistic in ethology: use and misuse. *Animal Behaviour* 44: 833-841.
- Krebs, J.R. and N.B. Davies. 1987. **An Introduction to Behavioural Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 389 pp.
- Lawton, J.H. and D.R. Strong, Jr. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist* 118: 317-338.
- Luck, R.F. and H. Podoler. 1985. Competitive exclusion of *Aphytis anensis* by *A. melinus*: Potencial role of host size. *Ecology* 66(3): 904-913.
- Mackauer, M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. In Mackauer, M., L.E. Ehler, and J. Roland, (eds.) **Critical Issues in Biological Control**. Intercept/VCH. New York.
- McNamara, J.M., and A.I. Houston. 1986. The common currency for Behavioral decisions *The American Naturalist* 127: 358-378.
- Meyhofer, R., J. Casas and S. Dorn. 1994. Host location by a parasitoid using leafminer vibrations. Characterizing the vibrational signals produced by the leafminer host. *Physiological Entomology*. 19(4): 349-359.
- Morgan, D.J.W. and J.D. Hare. 1998. Innate and Learned Cues: Scale Cover selection by *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Insect Behavior* 11: 463-479.
- Murdoch, W.W., C.J. Briggs and R.M. Nisbet. 1997. Dynamical effects of host size and parasitoid state-dependent attacks by parasitoids. *Journal of Animal Ecology* 66(4): 542-556.
- Nishimura, K. 1997. Host selection by virgin and inseminated females of the parasitic wasp, *Dinarmus basalis* (Petromalidae, Hymenoptera). *Functional Ecology* 11:336-341.
- Ode, P.J. and M.R. Strand. 1995. Progeny and sex allocation decisions of polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum*. *Journal of Animal Ecology* 64 (2): 213-224.
- Pérez, G. y A. Bonet. 1984. Algunas características biológicas de *Stenocorse bruchivora* (Crawford) (Hymenoptera: Braconidae), Ectoparásitoide de *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae). *Folia Entomológica Mexicana* 62: 59-74.

- Pijls, J.W.A.M. *et al.* 1995. Interspecific host discrimination and competition in *Apoanagyrus (Epidmocarisis) lopezi* and *A. (E.) diversicornis*, parasitoids of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. *Ecological Entomology* **20**: 326-332.
- Pijls, J.W.A.M., Poleij, L.M., Alphen, J.J.M. van & Meelis, E. 1996. Interspecific interference between *Apoanagyrus lopeza* and *A. diversicornis*, parasitoids of cassava mealbug *Phenacoccus manihoti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **78**: 221-230.
- Powell, W. F. Pennacchio, G.M. poppy, and E. Tremblay. 1998. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Biological Control*. **11(2)**: 104-112.
- Quicke, D.L.J. 1997. **Parasitic Wasps**. Chapman & Hall, London. 470 pp.
- Ramírez, E. 1991. Tablas de vida y fertilidad del gorgojo *Zabrotes subfasciatus* BOH. (Coleoptera: Bruchidae) en cinco materiales de frijol *Phaseolus vulgaris* L. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados México.
- Reyes, A. 1999. **Relación entre la variación del tamaño del cuerpo y algunos componentes de adecuación en *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae)**. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ríos, L. 1998. **Efecto de la variabilidad intraespecífica en *Phaseolus coccineus* sobre el desempeño y elección de hospederos por parte del parasitoide *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae)**. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sivinski, J., M. Aluja, y M. Lopez. 1997. Spatial and Temporal Distribution of Parasitoids of Mexican *Anastrepha* Species (Diptera:Tephritidae) within the Canopies of Fruit Trees. *Annals of the Entomological Society of America* **90**: 604-618.
- Sokal, R.R. y F. J. Rohlf. 1998. **Biometry**. W.H. Freeman and Company. New York.
- Sotelo, A., H. Souza y M. Sánchez. 1995. Comparative study of the chemical composition of wild and cultivated beans. *Plant Foods for Human Nutrition* **47**: 93-100.
- Steinberg, S. Podoler, H. and Rosen, D. 1987. Competition between two parasites of the red scale in Israel **12**: 299-310.
- Strand, M.R. 1986. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. Pp 97-136. En: J. Waage and D. Greathead (eds.). **Insect Parasitoids**. London.
- Terrasse, C., B. Nowbahari and D. Rojas-Rousse. 1996. Sex ratio regulation in the wasp *Eupelmus vuilleti* (crwf.), an ectoparasitoid on bean weevil larvae (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Insect Behavior* **9(2)**: 251-263.

- Tilman, D. 1982. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Turlings, T.C.J., van Batenburg, F.D.H. and van Strien-van Liempt, W.T.F.H. 1985. Why is there no interspecific host discrimination in the two coexisting larval parasitoids of *Drosophila* species, *Leptopilina heterotoma* (Thomson) and *Asobara tabida* (Ness). *Oecologia* **67**: 352-359.
- Turlings, T.C.J., F.L. Wäckers, L.E.M., Vet, W.J. Lewis and J.H. Tumlinson. 1993. Learning of host-location cues by hymenopterous parasitoids. P.51-78. En: A.C. Lewis and D. R. Papaj (eds.) **Insect learning: Ecological and Evolutionary Perspectives**. Chapman and Hall. Nueva York.
- Turlings, T.C.J. and Benrey, B. 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscience* **5(3)**: 321-333.
- Urano, T. and Hijnii, N. 1995. Resource utilization and sex allocation in response to host size in two ectoparasitoid wasps on subcortical beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **74(1)**: 23-35.
- van Alebeek, F.A.N. and Rojas-Rousse, D. 1993. Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **69**:21-31.
- van Alebeek, F.A.N. and Van Huis, A. 1997. Host location in stored cowpea by the egg parasitoid *Uscana lariophaga* Steffan (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology* **121(7)**: 399-405.
- van Alphen, J.J.M. and Visser, M. E. 1990. Superparasitism as an adaptative strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **35**: 59-79.
- van Alphen, J.J.M. and Galis, F. 1983. Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* **52**:937-952.
- van Roermund, H.J.W. y J.C. van Lenteren. 1995. Foraging behaviour of the parasitoid *Encarsia formosa* on tomato leaflets. *Entomological Experimentalis et Applicata* **76**: 313-324.
- Vinson, S.B. y P. Barbosa. 1987. Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids. Pp. 673-695. En: F. Slansky y J.G. Rodríguez (eds.). **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates**. Wiley. New York.
- Visser, M., Van Alphen, J.J.M. and Nell, H. 1990. Adaptative superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: The influence of the number of parasitoids depleting a patch. *Behaviour* **114**: 1-4.
- Visser, M.E. 1993. The influence of competition between foragers on clutch size decisions in an insect parasitoid with scramble larval competition. *Behavioral Ecology* **7(1)**: 109-114.
- Visser, M.E. 1995. The effect of competition on oviposition decisions of *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Animal Behaviour* **49**: 1677-1687.

- Wen, B., D.K. Weaver and Brower, J.H. 1995. Size preference and sex ratio for *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitizing *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae) in stored corn. *Environmental Entomology*. **24(5)**: 1160-1166.
- Wharton, R.A. 1993. Bionomics of the braconidae. *Annual Review of Entomology* **38**: 121-143.
- Wensch, D.L. and Ebbert, M.A. 1993. **Evolution and Diversity of Sex Ratio**. Chapman & Hall. London. 630 pp.
- Yu, D. S. *et al.* 1990. Competition, resource partitioning and coexistence of an endoparasitoid *Encarsia perniciosi* and an ectoparasitoid *Aphytis melinus* of the California red scale. *Ecological Entomology* **15**: 469-480.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

APÉNDICE.

Para establecer la colonia de *Dinarmus basalis* se llevaron a cabo colectas de vainas de frijol *P. vulgaris* en el km. 7 de la carretera México-Tepoztlan, Morelos. Las vainas se encontraban infestadas con brúquidos y parasitoides, y fueron trasladadas al laboratorio. Las vainas se guardaron en frascos de plástico de 2 litros de capacidad hasta que emergieron los parasitoides, una vez que esto ocurrió, se colocaron los parasitoides en cajas de vidrio (peceras de 30 cm de largo x 15 cm de ancho x 21 cm de alto), y se procedió hacer lo siguiente:

1.- Alimentarlas con una solución de agua azucarada al 10% dentro de un envase de plástico (25 ml) por cuya tapa sobresalía un tubo pequeño de algodón (algodón de dentista) para que el agua azucarada quedara a disposición de las avispas, sobre la misma tapa se pusieron algunas gotas de miel de abeja. Dentro de las cajas se colocaron algunas plantas de plástico para que los parasitoides se posaran sobre ellas.

2.- Se introdujeron en las cajas tres cajas de Petri con aproximadamente 50 semillas infestadas con larvas de *Z. subfasciatus* de 18 días de edad.

3.- Después de cuatro días durante los cuales los parasitoides ovipositaron en las larvas de *Z. subfasciatus*, se sacaron las semillas y se guardaron en vasos de plástico (2.5 oz) los cuales se mantuvieron a temperatura ambiente (22-28°C) fuera de las incubadoras hasta la emergencia de los nuevos parasitoides. El mismo día que se retiraron las semillas, se reemplazaron los vasos de agua azucarada por unos recién preparados; y también se reemplazaron las cajas de Petri con semillas expuestas a los parasitoides, por unas con semillas que contenían larvas no parasitadas de 18 días de edad. Cada vez que se hizo el cambio de semillas y de alimento, se retiró a las avispas muertas para evitar infecciones en el cultivo.

4.- Aproximadamente 19 días después de que las semillas fueron expuestas a los parasitoides, se separaron a los nuevos parasitoides en una pecera en la cual se anotó la fecha de emergencia, repitiéndose los pasos de 1 al 3.