

03058

1

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



INSTITUTO DE ECOLOGIA

UAcPyP - CCH

VARIACION EN LOS CARACTERES DE HISTORIA
DE VIDA DE *Zabrotes subfasciatus*
(COLEOPTERA:BRUCHIDAE) EN CUATRO
POBLACIONES SILVESTRES DE *Phaseolus vulgaris*:
EFECTO DE LA PLANTA HOSPEDERA, LA
COMPETENCIA INTERESPECIFICA Y EL
PARASITISMO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

Doctora en Ecología

P R E S E N T A:

Alicia Callejas Chavero

299961

Directora de Tesis: Dra. Betty Benrey Boguslavsky

México D.F.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A riesgo de hacer una lista enorme en la cual siempre aparecen las "desafortunadas omisiones" es para mi un gran honor el poder agradecer a todas aquellas personas que de alguna manera tuvieron que ver con la realización de esta tesis.

Quiero agradecer muy especialmente a la Dra. Betty Benrey Boguslavsky y al Dr. Arturo Flores Martínez por todas sus enseñanzas y apoyo durante estos años, pero principalmente por su paciencia, disponibilidad y sobre todo por creer en mi.

A los miembros de mi comité tutorial, Dra. Miriam Benabib, Dr. Ken Oyama y Dr. Juan Núñez, por haber revisado mi tesis y haber asistido cada semestre a los exámenes tutorales.

A los revisores de la tesis Doctores Rodolfo Dirzo, Alfonso Delgado, Fabián Vargas, Rogelio Macías y Eduardo Morales por la revisión de la tesis y las valiosas sugerencias al trabajo. A pesar de que tomé en cuenta la mayoría de ellas, cabe aclarar que cualquier omisión o error que se encuentre en la tesis es de mi entera responsabilidad.

A Leonor, Lucho, Mónica, Jorge, Miguel, Adolfo, Lety y Héctor quienes me ayudaron en parte del trabajo de campo y de laboratorio. Muy especialmente quiero agradecer a mi hermano Mario Callejas y Arturo Flores por su buena disposición para acompañarme al campo y treparse en los árboles para coleccionar vainas, pero sobre todo por los buenos momentos que hemos compartido .

A mis compañeros de laboratorio, Luis Mendoza, Leticia Ríos, Andrea Reyes y Gabriela Jiménez les agradezco su amistad, paciencia y compañerismo.

A Carolina Espinosa y Alicia Cervantes quienes me ayudaron en toda clase de tramites administrativos y me brindaron su amistad.

A mis compañeros del curso de campo, Alejandra, Ana Cecilia, Lalo, Sergio, Ricardo, Noe, Pablo, Toño, Derik, Juan y Alejandro les agradezco, entre otras cosas, su amistad y el compartir conmigo gratos momentos en el curso de campo.

Agradezco al CONACyT el proporcionarme una beca para estudios de posgrado (septiembre de 1997- septiembre del 2000).

A mis amigos del laboratorio de Ecología Vegetal de la ENCB: Salvador Sánchez, Ricardo González, Alfredo Patiño, Martha Esteva, Juan Barrera y Roberto Cruz t, por permitirme en ocasiones utilizar sus instalaciones para el desarrollo de este trabajo, pero sobre todo por su apoyo incondicional y amistad.

A mis padres, hermanos y familia política por su apoyo incondicional e infinita ayuda.

A mi esposo Arturo Flores y a mi hija Elena, por que con su paciencia, estímulo y apoyo, redujeron lo que sin ellos habría sido una demora aún mayor.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

	Página
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	
RESUMEN	
ABSTRACT	
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
BIOLOGIA DE LA INTERACCION FRIJOL-BRÚQUIDO-PARASITOIDE	6
CAPÍTULO I	
VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE <i>Zabrotes subfasciatus</i> y <i>Acanthoscelides obtectus</i> EN CUATRO POBLACIONES SILVESTRES DE <i>Phaseolus vulgaris</i> : INFLUENCIA DE LA PLANTA HOSPEDERA Y UN ENEMIGO NATURAL	
INTRODUCCIÓN	10
SISTEMA DE ESTUDIO	14
MATERIAL Y MÉTODOS	19
RESULTADOS	28
DISCUSIÓN	48
CAPÍTULO II	
VARIACIÓN EN LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA Y ADAPTACIÓN LOCAL DE <i>Zabrotes subfasciatus</i> EN CUATRO POBLACIONES SILVESTRES DE <i>Phaseolus vulgaris</i>	
INTRODUCCIÓN	55
MATERIAL Y MÉTODOS	58
RESULTADOS	61
DISCUSIÓN	68
CAPÍTULO III	
EFFECTO DE LA PLANTA HOSPEDERA, UN COMPETIDOR Y UN PARASITOIDE SOBRE LA VARIACIÓN EN LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA DE <i>Zabrotes subfasciatus</i>	
INTRODUCCIÓN	76
MATERIAL Y MÉTODOS	81
RESULTADOS	84
DISCUSIÓN	96
DISCUSIÓN GENERAL	105
LITERATURA CITADA	111

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

		Página
Figura 1	Plantas de <i>Phaseolus vulgaris</i> silvestre	15
Figura 2	Macho y hembras de <i>Zabrotes subfasciatus</i>	16
Figura 3	Adulto de <i>Acanthoscelides obtectus</i>	17
Figura 4	Macho y hembra y macho de <i>Dinarmus basalis</i>	18
Figura 5	Mapa de la ubicación de las poblaciones de <i>P. vulgaris</i>	20
Figura 6	Fenogramas de las plantas de <i>P. vulgaris</i> para dos temporadas de colecta	29
Figura 7	Número de semillas de <i>P. vulgaris</i> para dos temporadas de colecta	32
Figura 8	Proporción de semillas infestadas en función de cuando se forman y del tiempo que tardan en madurar	35
Figura 9	Número de brúquidos por semilla en función de cuando se forman y del tiempo que tardan en madurar	36
Figura 10	Proporción de brúquidos parasitados en función de cuando se forman y del tiempo que tardan en madurar las semillas donde se desarrollan	43
Figura 11	Número de semillas colectadas a lo largo de la temporada de fructificación	44
Figura 12	Proporción de semillas infestadas por dos especies de brúquidos a lo largo de la temporada de fructificación	45
Figura 13	Número de brúquidos por semillas registrados a lo largo de la temporada de fructificación	46
Figura 14	Proporción de brúquidos parasitados a lo largo de la temporada de fructificación	47
Figura 15	Imagen de cómo se registro el tamaño de los brúquidos	60
Figura 16	Resultados de los experimentos de trasplantes para el tiempo de desarrollo, número de huevos, hembras y machos de <i>Z. subfasciatus</i>	66
Figura 17	Resultados de los experimentos de trasplantes para la sobrevivencia, proporción sexual y tamaño de las hembras y machos de <i>Z. subfasciatus</i>	67
Figura 18	Proporción de semillas infestadas por dos especies de brúquidos en condiciones controladas	86
Figura 19	Número de huevos puestos por <i>Z. subfasciatus</i> en presencia y ausencia de un competidor.	86

Figura 20	Resultados del experimento de interacciones para el tiempo de desarrollo, sobrevivencia y número de hembras y machos de <i>Z. subfasciatus</i>	88
Figura 21	Resultados del experimento de interacciones para proporción sexual y tamaño de hembras y machos de <i>Z. subfasciatus</i>	89
Figura 22	Proporción de brúquidos parasitados en condiciones controladas	90

Tabla 1	Características generales de las poblaciones de <i>P. vulgaris</i>	21
Tabla 2	Características de biomasa y tamaño de las semillas de <i>P. vulgaris</i>	31
Tabla 3	Características nutritivas de las semillas de <i>P. vulgaris</i>	31
Tabla 4	Resultados del análisis de varianza que muestran el efecto de la etapa de formación de los frutos (inicial o final) y el tiempo de maduración de los mismos (rápida o lenta) sobre la proporción de semillas infestadas	33
Tabla 5	Resultados del análisis de varianza que muestran el efecto de la etapa de formación de las semillas y el tiempo de maduración de las mismas sobre el número de brúquidos por semilla y la proporción de brúquidos parasitados	37
Tabla 6	Resultados del análisis de varianza que muestran el efecto de la temporada de colecta de las semillas y la etapa de formación de las mismas, sobre el número de brúquidos por semilla y la proporción de brúquidos parasitados	42
Tabla 7	Resultados del análisis de varianza que muestran el desempeño de los brúquidos, cuando se desarrollan en semillas de cuatro poblaciones de <i>P. vulgaris</i>	62
Tabla 8	Resultados del análisis de varianza que muestran la existencia de adaptación local	65
Tabla 9	Resultados del análisis de varianza que muestran el desempeño de los brúquidos, cuando se desarrollan en semillas de cuatro poblaciones de <i>P. vulgaris</i> , en ausencia de un competidor y de un parasitoide	85
Tabla 10	Resultados del análisis de varianza que muestran en efecto del competidor y del parasitoide por separado sobre el desempeño de <i>Z. subfasciatus</i>	91
Tabla 11	Resultados del análisis de varianza que muestran en efecto de la planta hospedera, del competidor y del parasitoide, sobre el desempeño de <i>Z. subfasciatus</i>	94
Tabla 12	Resumen de los análisis de varianza trifactoriales para evaluar el desempeño de <i>Z. subfasciatus</i> , en presencia y ausencia de un competidor y un parasitoide	95

RESUMEN

Con la intención de explorar y documentar el papel que tienen los diferentes integrantes de una interacción multitrófica sobre algunos caracteres de historia de vida de un herbívoro, se seleccionó un sistema formado por frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris*) de cuatro poblaciones del centro de México (Atila y Ahuehuevo, Puebla; Tepoztlán, Morelos y Malinalco, Edo. de México), dos especies de brúquidos depredadores de semillas (*Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus*), y un parasitoide (*Dinarmus basalis*). Se hizo una descripción de la variación espacial y temporal de la densidad de las dos especies de brúquidos y se determinó la existencia de adaptación local de *Z. subfasciatus* en las distintas poblaciones. Asimismo, se examinó el efecto que tienen la calidad de la planta hospedera (semillas de frijol), la presencia de un competidor (*A. obtectus*) y un parasitoide (*D. basalis*) sobre algunos caracteres de historia de vida de *Z. subfasciatus*.

Para evaluar la variación espacial y temporal de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*, así como la fenología reproductiva de las plantas de *P. vulgaris*, se realizaron observaciones en las cuatro poblaciones cada quince días desde que inicio la floración, hasta que no se encontraron frutos, durante dos temporadas de fructificación (1998-1999 y 1999-2000); en cada visita se registró la presencia de estructuras reproductivas (vainas) y su estado de desarrollo; en caso de encontrarse frutos maduros se colectó una muestra para que en el laboratorio de determinara la abundancia de los brúquidos y parasitoides que emergen de las semillas. De manera complementaria se realizó un análisis de la calidad de las semillas en términos de su tamaño, peso y contenido de nutrientes y agua. Se encontró variación en la fenología de las plantas en las cuatro poblaciones y en la dinámica temporal de los brúquidos. *A. obtectus* llega al inicio de la temporada de fructificación, mientras que *Z. subfasciatus* infesta durante la parte media de la temporada. El parasitoide *D. basalis* fue observado en las poblaciones desde la parte media de la temporada, parasitando larvas de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus*, siendo las larvas de este último las más parasitadas. Las semillas de Atila fueron más grandes y ricas en nutrientes (nitrógeno y fósforo) que las semillas de las otras poblaciones. Las semillas de la población de *P. vulgaris* de Malinalco fueron las de menor calidad.

Para probar la hipótesis de adaptación local se realizaron experimentos de trasplantes, las variables de desempeño del brúquido que se evaluaron fueron el tiempo de desarrollo, la sobrevivencia, el tamaño de la progenie y el tamaño corporal y proporción sexual de sus hijos. Se encontró que, en general, existe una alta variación interpoblacional en prácticamente todas las variables evaluadas. Solamente para la población de brúquidos provenientes de Atila se

encontró evidencia de adaptación local; las otras poblaciones de brúquidos no mostraron un patrón claro en su desempeño que pudiera interpretarse como evidencia de adaptación local. Para determinar el efecto de la calidad de la planta hospedera, la presencia de un competidor y/o un parasitoide sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*, se utilizó un diseño multifactorial en bloque bajo condiciones controladas. Los factores considerados fueron el origen de la planta hospedera y la presencia o ausencia tanto del competidor como del parasitoide. Los resultados obtenidos en esta parte mostraron que la presencia del competidor y el parasitoide tuvieron un efecto negativo sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*. En general, la interacción con el competidor tiene un efecto importante sobre el tiempo de desarrollo, mientras que la presencia del parasitoide influye principalmente en la sobrevivencia de *Z. subfasciatus*. Sin embargo, se encontró que en presencia simultánea del competidor y el parasitoide los efectos fueron menos severos que lo esperado por un efecto aditivo del competidor y del parasitoide (efectos antagónicos).

Los resultados del trabajo se discuten en el contexto de la importancia que tienen la interacciones multitróficas, sobre la variación en la historia de vida de los insectos y sus posibles implicaciones en los procesos de adaptación local.

ABSTRACT

The purpose of this work was to examine the role of different participants in a multitrophic interaction on several life history traits of a specialist bruchid beetle. The model system comprises wild plants of *Phaseolus vulgaris* from four populations in Central Mexico (Atila, Ahuehuevo, Puebla; Tepoztlán, Morelos and Malinalco, Estado de México), two bruchid species that feed on the seeds (*Zabrotes subfasciatus* and *Acanthoscelides obtectus*) and an hymenoptera parasitoid (*Dinarmus basalis*). I described the spatial and temporal variation, within and between populations of the two bruchid species and determined the occurrence of local adaptation for *Z. subfasciatus*. In addition, the effects of the host plant (bean seeds), the presence of a competitor, *A. obtectus* and a parasitoid, on the life history traits of *Z. subfasciatus*. I evaluated the spatial and temporal variation in the bruchid populations, as well as the reproductive phenology of the plants, field census were conducted throughout the whole field season, starting at the beginning of the flowering period. Every 15 days, I recorded: the presence and developmental status of plant reproductive structures, number of insects (bruchids and parasitoids), at the beginning, middle and end of the field season. Seeds from the different populations were collected to determine their nutritional content. Results showed that plant phenology varies among the four populations. *Acanthoscelides obtectus* is the first one to colonize the seeds, whereas *Z. subfasciatus* colonizes them towards the middle of the fructification period. *Dinarmus basalis* can be found during the middle of the field season and parasitizes larvae of both bruchid species, but more of *Z. subfasciatus*. The seeds from the Atila site are significantly larger and contain a higher concentration of nitrogen and phosphorus than the seeds from the other three populations.

Trasplant experiments showed a high interpopulational variation in life history traits of *Z. subfasciatus* (number of eggs laid on the seeds, development time, adult survival, adult size and sex ratio). Bruchids originating from the Atila site had a significantly higher performance than the bruchids from the other three populations. Furthermore, I found evidence for local adaptation in performance only for the bruchids from the Atila population. A multifactorial design conducted to determine the effect of the host plant, the presence of the competitor and of the parasitoid on *Z. subfasciatus*, revealed that when acting separately, the competitor, *A. obtectus* and the parasitoid, *D. basalis* have an effect on all the variables measured, and this effect varies among populations. In general, the interaction with the competitor had a greater effect on the development time of *Z. subfasciatus*, whereas the presence of the parasitoid influenced its survival. However, when *A. obtectus* and *D. basalis* were allowed to act in the presence of each other, their effects were not as high as what would be expected by an additive model. The results found in this study are discussed in the context of the role of multitrophic interactions on the life history variation and local adaptation in *Z. subfasciatus*.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las poblaciones de insectos, entre ellas la de los herbívoros, muestran variaciones en el tiempo y en el espacio; entre ellas, se han documentado fluctuaciones cíclicas y crecimientos acelerados (Hairston *et al.*, 1960; Rhoades, 1983; Hassell, 1985; Cappuccino y Price, 1997). Es por ello que los ecólogos de poblaciones se han preocupado desde hace mucho tiempo por entender qué factores determinan y/o regulan su crecimiento.

El crecimiento poblacional de los insectos herbívoros está a menudo limitado por agua, nitrógeno y/o cantidad de metabolitos secundarios presentes en sus plantas hospederas (Mattson, 1980; Scriber y Slansky, 1981; Bernays, 1998), depredadores, parasitoides, parásitos, patógenos (Cornell y Hawkins, 1995; Hawkins *et al.*, 1997), y por condiciones abióticas, particularmente, temperatura y humedad (Kingsolver, 1989; Joern y Gaines, 1990; Hunter y Price, 1992). Sin embargo, todavía no es claro qué factores son los más importantes en la dinámica de las poblaciones de insectos; muchos estudios han demostrado el efecto de los depredadores, entre ellos los parasitoides, (fuerzas descendentes top-down), como los posibles determinantes en la dinámica poblacional de los herbívoros. Sin embargo, también las plantas (fuerzas ascendentes bottom-up) pueden tener efectos importantes en las poblaciones del herbívoro (Hunter y Price, 1992).

Se sabe que características de las plantas como arquitectura, densidad de tricomas, dureza de la hoja, cantidad de nutrientes y metabolitos secundarios afectan las preferencias de alimentación de los insectos, así como algunos de sus caracteres de historia de vida como tiempo de desarrollo, sobrevivencia y fecundidad (Levin, 1973; Rausher, 1981; Rossiter *et al.*, 1988; Zangerl, 1990). En este sentido, las características de la planta pueden afectar fuertemente no sólo el éxito de insectos de manera individual, sino también la tasa de crecimiento poblacional y, con esto, la dinámica de la población a largo plazo.

La calidad de la planta está determinada por características como la cantidad de nutrientes que presenten, el tamaño de la semilla, así como el desempeño de los herbívoros cuando se alimentan de ella. La presión impuesta por el ambiente puede cambiar la calidad y cantidad de recursos para los herbívoros (White, 1984; Louda y Collinge, 1992). También los herbívoros y los patógenos afectan la calidad de la planta provocando resistencia inducida o susceptibilidad en la

planta (Karban y Myers, 1989), trayendo como consecuencia crecimientos acelerados en la población de los insectos, tal y como ocurre con los insectos plaga en bosques y en cultivos (English-Loeb, 1990; Reeve *et al.*, 1995). Asimismo, se ha sugerido que cambios en la resistencia de la planta podrían producir fluctuaciones en las poblaciones de insectos (Haukioja, 1980; Rhoades, 1985; Edelman-Keshet y Rausher, 1989). La calidad de la planta puede variar entre las especies y dentro de una misma especie (Maddox y Root, 1987; McCrea y Abrahamson, 1987; Karban, 1992; Hwang y Lindroth, 1997). Las diferencias entre poblaciones de la misma especie son interesantes desde el punto de vista de la interacción planta-herbívoro porque nos permiten explorar la vinculación entre la dinámica de la población y la evolución en estos sistemas.

Se ha demostrado como varios factores dentro de un sistema pueden afectar la dinámica poblacional de los herbívoros a largo plazo. Por ejemplo, las plantas dependiendo de su calidad influyen sobre el incremento o decremento del desempeño de los herbívoros (White, 1984; Rhoades, 1985; Edelman-Keshet y Rausher, 1989; Hunter y Price, 1992; Morris y Dwyer, 1997). Asimismo, la presencia de insectos competidores afecta, de manera directa, la dinámica poblacional de los herbívoros reduciendo o limitando el crecimiento poblacional de los mismos (Mitsunaga y Fujii, 1999; Toque-Naga, 1991). Por otro lado, hay también los que proponen que los reguladores más importantes en las poblaciones de insectos herbívoros son sus enemigos naturales (patógenos, parásitos, parasitoides y/o depredadores) (Price *et al.*, 1980). Los parasitoides pueden afectar a las poblaciones de herbívoros que sirven como hospederos, ya sea reduciendo su número (Van Driesche y Bellows, 1996) o actuando como una fuerza selectiva (Weis y Abrahamson, 1985).

Dentro de una interacción multitrófica cada uno de los niveles que forman parte de la interacción están influidos por factores bióticos y abióticos, aunque el peso relativo de cada uno de ellos puede ser variable en cada sistema. Por ejemplo, se ha propuesto que en sistemas donde los efectos de la depredación o parasitismo son muy importantes, la competencia entre herbívoros por la planta hospedera y la calidad del recurso para estos organismos tendrán poca importancia. Si la depredación y las perturbaciones físicas son poco importantes para los herbívoros, la competencia interespecífica y la selección de hospederos de buena calidad tendrán un papel más importante, dentro de la interacción (Karban, 1989; Lenski, 1982).

Como resultado de las diferentes fuerzas selectivas y de la intensidad con la que operan sobre los organismos, se puede dar origen a procesos de adaptación. Ahora bien, si el desempeño de los organismos es mayor cuando se desarrollan en el localidad y hospedero de origen, en comparación con el que se observa cuando se desarrolla en otra localidad y/o sobre hospederos diferentes, a pesar de que las condiciones sean aparentemente más favorables, a este proceso se le conoce como adaptación local (Lawton y McNeil, 1970; Alstad y Edmunds, 1983; Kareiva y Sahakian, 1990; Gould *et al.*, 1991; Ebert, 1994, 1996).

La adaptación local puede ser estudiada en el contexto de las interacciones herbívoro-parasitoide y planta-herbívoro a través de experimentos de trasplantes (Vía, 1990). Ebert (1994 y 1996) menciona que estos estudios permiten conocer cómo cada uno de los elementos del sistema responden según su plasticidad y su adaptación cuando las condiciones bajo las que se desarrollan cambian.

Actualmente contamos con evidencia que muestra cómo las características morfológicas y químicas de las plantas, modifican el comportamiento y desempeño de los herbívoros. Al respecto, Callejas (1996) encontró que la preferencia y el desempeño del brúquido *Zabrotes subfasciatus* son mayores sobre semillas de *Phaseolus coccineus darwinianus* y *P.c. formosus* las cuales presentan mayor concentración de nitrógeno que en semillas de *P.c. coccineus* cuya concentración de nitrógeno es menor. Otros trabajos han demostrado que los parasitoides juegan un papel importante como fuerza de selección sobre los herbívoros; por ejemplo, Ríos (1998) encontró que el desempeño de los brúquidos se reduce hasta en un 35% en presencia de enemigos naturales (parasitoides).

Indudablemente aún existen varias preguntas sobre cuál es el efecto que ejercen las plantas hospederas y los parasitoides sobre la variación en los caracteres de historia de vida de los brúquidos y se desconoce cuál es el efecto de los competidores en esta interacción. En este proyecto se propone un estudio de una interacción de tres niveles tróficos (planta-herbívoro-parasitoide) con el cual se pretende evaluar la existencia de adaptación local, además del efecto de cada uno de los integrantes de la interacción (planta hospedera, competidor y parasitoide) sobre caracteres de la historia de vida del brúquido *Z. subfasciatus* tales como tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño corporal de la progenie.

Para abordar este problema, se eligió como sistema de estudio un conjunto de cuatro poblaciones de plantas de frijol *Phaseolus vulgaris* silvestres, dos especies de brúquidos que se alimentan de las semillas del frijol (*Z. subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus*) y un ectoparásitoide (*Dinarmus basalis*) que utiliza como hospedero larvas de cuarto estadio de desarrollo de las dos especies de brúquidos antes mencionadas.

Este sistema resulta interesante debido a que en las poblaciones de *P. vulgaris* se encuentra una amplia variación morfológica y de calidad nutritiva de las semillas. Asimismo, se encuentran compartiendo el recurso dos especies de brúquidos (*Z. subfasciatus* y *A. obtectus*) las cuales son consideradas las dos plagas más importantes del frijol para el país tanto en condiciones naturales como en condiciones de almacén. En cada una de las poblaciones también está presente el parásitoide (*D. basalis*), el más abundante durante el periodo de estudio. Tanto los brúquidos como los parásitoides son insectos fáciles de cultivar en condiciones de laboratorio, de tal forma que se pueden tener cultivos permanentes y, con ésto, insectos suficientes para el montaje de los experimentos.

En la primera parte del trabajo se presenta una introducción al tema de las interacciones, haciendo especial énfasis en el estudio de tres niveles tróficos y sus implicaciones sobre la variación en la historia de vida y en los procesos de adaptación local. También se presenta una breve descripción de la biología de la interacción frijol - brúquidos - parásitoides.

En el capítulo I se presenta la caracterización de cada una de las poblaciones y se describe de forma detallada la variación espacial y temporal de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* en cuatro poblaciones silvestres de *P. vulgaris* en condiciones naturales.

En el capítulo II se presenta la evaluación del efecto que ejercen las plantas hospederas sobre la variación en algunos atributos de historia de vida de *Z. subfasciatus* en cuatro poblaciones de *P. vulgaris*. Se evaluó además la posible existencia de adaptación local en las distintas poblaciones en las cuales se encuentra este coleóptero. Debido a que en condiciones naturales, además de los recursos (plantas), los competidores y los enemigos naturales de los herbívoros pueden producir cambios en los caracteres de historia de vida de los integrantes de la interacción y en la estructura de las comunidades de los mismos, en el capítulo III se presentan los resultados de un análisis que integra los

efectos que tiene la planta hospedera, un competidor (*A. obtectus*) y un parasitoide (*D. basalis*) sobre varios atributos de la historia de vida de *Z. subfasciatus*.

Finalmente se presenta una discusión general, sobre la información que se tiene de los factores y procesos importantes dentro de este sistema, resaltando aquellos aspectos que faltan por investigar.

BIOLOGIA DE LA INTERACCIÓN FRIJOL-BRÚQUIDOS-PARASITOIDES

La familia Bruchidae, con una distribución prácticamente cosmopolita, está integrada por más de 1000 especies (Southgate, 1979). Son depredadores de semillas de aproximadamente veinte familias, de las cuales, Leguminosae representa su hospedero principal. Aunque los brúquidos pueden ovipositar sobre frutos y semillas en desarrollo, sus larvas se alimentan y desarrollan sólo en las semillas maduras (Southgate, 1979; Delgado *et al.*, 1988).

La mayoría de los brúquidos ovipositan externamente en las semillas y algunos en las vainas, por lo que, en este caso, la larva debe penetrar las paredes de éstas para alcanzar las semillas, de tal manera que la oviposición no asegura el éxito de las larvas para completar su desarrollo en las semillas ya que hay varias barreras que las larvas tienen que librar. El éxito de las larvas recién emergidas depende de los siguientes factores: a) la dureza de la vaina o de la testa de las semillas, la cual puede impedir la entrada de las larvas (Ortega, 1987), b) restricciones físicas como el tamaño o forma en la vaina o en las semillas, que impidan que las larvas alcancen su tamaño normal (Mitchell, 1983; Cipollini y Stiles, 1991), c) insuficiente cantidad de alimento para completar el desarrollo de la larva (Cipollini y Stiles, 1991), d) compuestos químicos en los cotiledones o en la testa de las semillas que inhiban el desarrollo de las larvas (Fernández y Talekar, 1990) y e) escasez espacial y/o temporal de los hospederos necesarios (Southgate, 1979).

Los huevos de los brúquidos son cubiertos por un exudado al momento de ser ovipositados, el cual los adhiere firmemente al sustrato. En algunas especies de género *Acanthoscelides*, los huevos no son pegados ni a la vaina ni a las semillas, sino que son depositados en alguna incisión superficial de la vaina o, en el caso de vainas dehiscentes o que presenten una separación parcial de la sutura intervalval, los huevecillos son esparcidos en las semillas; este es el caso de *A. obtectus* (Delgado *et al.*, 1988).

Después de cierto tiempo (cuatro o cinco días según la especie), emergen las larvas y se introducen en las semillas; en algunas especies como *Zabrotes subfasciatus* esto se presenta como un sólo evento, es decir, la larva al emerger perfora la pared del huevo por el lado de éste que está en

contacto con la vaina y/o la testa de la semilla. En otras especies la eclosión de los huevos y la penetración en la semilla ocurre separadamente, como pasa con *A. obtectus*, donde la larva recién emergida camina entre las semillas por un tiempo antes de penetrar en alguna semilla (Ortega, 1987). Si este período es superior a 36 horas las larvas se deshidratan y su capacidad de penetración disminuye (Thiery y Jarry, 1985).

Una vez dentro de la semilla, la larva continúa perforando y comiendo los cotiledones de la semilla hasta alcanzar una talla determinada, después de la cual mudan cuatro veces antes de transformarse en pupa. Las larvas de los géneros *Acanthoscelides*, *Zabrotes* y *Callosobruchus* pupan después de haber formado un opérculo en la testa en la cercanía de su cámara de alimentación (removiendo parte del tejido interior en forma circular, preparando con ello su salida). Cuando está próxima a pupar, la larva yace con sus mandíbulas de cara al opérculo y permanece en esta posición durante la etapa de pupa. El adulto puede permanecer en el interior de la cámara durante varios días antes de empujar el opérculo con su cabeza y las patas. Al emerger de las semillas, los adultos son maduros sexualmente y están listos para aparearse, lo cual ocurre con mayor facilidad si se encuentran dos o más hembras cerca ya que la concentración de la feromona sexual aumenta y a los machos les es más fácil encontrarlas (Jones, 1991).

Los adultos comen poco alimento sólido, pero pueden tomar agua o néctar que obtienen de las flores; el poco tiempo que viven lo emplean principalmente en la reproducción; en general las hembras ovipositan a los tres días después de haber emergido (Ortega, 1987; Ramírez, 1991; Callejas, 1996). Las hembras retienen un determinado número de oocitos en sus oviductos laterales, lo que les permite disponer de ellos en el momento apropiado, tan pronto encuentran su planta hospedera se estimula la ovogénesis (Jarry, 1990). Cada hembra de brúquido pone entre 40 y 70 huevos durante toda su vida, éstos son atacados en todas sus etapas de desarrollo por parasitoides pertenecientes a diez familias de himenópteros y una de dípteros.

Los parasitoides himenópteros de la familia Bruchidae son un gremio de insectos que viven como parásitos de otros artrópodos durante su etapa larval, le causan la muerte a su hospedero, y al finalizar su desarrollo emergen como adultos de vida libre. Cuando se desarrolla sólo un parasitoide por cada larva de brúquido (hospedero) recibe el nombre de parasitoide solitario, si son dos o más, éstos se

conocen como parasitoides gregarios. Existe otra clasificación para los parasitoides que ésta basada en el lugar dónde se desarrollan, cuando las larvas del parasitoide se desarrollan sobre la larva de los hospederos se les denomina ectoparasitoides y si se desarrollan dentro de la larva de los hospederos se les llama endoparasitoides (Godfray, 1994).

Las hembras adultas de los parasitoides buscan a sus hospederos y ovipositan cerca o sobre ellos; existe evidencia de que la mayoría de los parasitoides discriminan a sus hospederos en función de su tamaño (Godfray, 1994, Ríos, 1998 y Reyes, 1999). El proceso mediante el cual las hembras buscan y eligen hospederos que permitan el desarrollo de su progenie es llamado selección de hospederos (Vinson, 1976). La búsqueda de estos hospederos involucra un complejo de factores físicos y químicos, que dirigen a un parasitoide hacia un hospedero potencial a través de una serie de patrones conductuales. Cada paso de este proceso reduce el volumen en el que la hembra busca, aumentando la posibilidad de encontrar un hospedero adecuado (Vinson e Iwantsch, 1980).

Se han propuesto una serie de pasos consecutivos que son seguidos por las hembras para encontrar y elegir hospedero: a) localización del hábitat del hospedero, b) localización del hospedero y c) aceptación del hospedero (Doutt, 1959 en Vinson, 1976). Posteriormente fueron propuestos dos pasos más que son: d) calidad del hospedero y e) regulación de hospederos (Vinson, 1976, para más detalles ver Ríos, 1998).

Las etapas de desarrollo de los brúquidos más vulnerables al ataque de los parasitoides son las de huevo y larva. Una vez que la hembra ha elegido al hospedero oviposita y, dependiendo de la especie, puede paralizar parcial o totalmente al hospedero. Cuando se trata de parasitoides que ovipositan sobre larvas que se desarrollan en el interior de una semilla, la hembra coloca la punta del ovipositor perpendicular a la superficie de la semilla y perfora la testa con movimientos ascendentes y descendentes del abdomen. Los huevos tienen formas diferentes según la especie. Una vez que emergen las larvas, éstas se alimentan de los tejidos del hospedero, ya sea de su interior o desde su exterior. Las larvas pasan por cuatro estadios larvales, el último teje un pseudo-capullo de seda en el cual se aísla (Pérez y Bonet, 1984). Los machos se desarrollan en menor tiempo que las hembras, emergen de 24 a 48 horas antes que éstas (Ríos, 1998). El tiempo de desarrollo total de los machos es

de 22 días aproximadamente, mientras que el de las hembras es de 24 días bajo condiciones de temperatura de $24\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ y 60-70% de humedad relativa (Pérez y Bonet, 1984).

CAPÍTULO I

VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus* EN CUATRO POBLACIONES SILVESTRES DE *Phaseolus vulgaris*: INFLUENCIA DE LA PLANTA HOSPEDERA Y UN ENEMIGO NATURAL

INTRODUCCIÓN

La distribución y abundancia de las plantas hospederas, la presencia de enemigos naturales (patógenos, depredadores, parasitoides, etc.) y las condiciones abióticas, representan tres de los factores más importantes que influyen en la abundancia de los insectos herbívoros en ecosistemas terrestres.

Para la mayoría de las especies de insectos, el componente más importante dentro de su hábitat son las plantas ya que en éstas se protegen, viven, alimentan y reproducen (Strong *et al.*, 1984; Godfray, 1994; Bernays y Chapman, 1994). No obstante, se ha documentado que las plantas muestran diferentes estrategias que permiten reducir el impacto de los herbívoros, por ejemplo, cambios relacionados con la fenología como producir tejidos comestibles (hojas y semillas) durante periodos en los que los herbívoros no están activos, producir tejidos comestibles en abundancia para saciar a los herbívoros o bien, producir tejidos de diferente calidad nutricional (Janzen, 1972; Crawley, 1983; Denno *et al.*, 2000). Al respecto, también se ha señalado que la distribución espacial de las plantas puede influir en el grado de daño que los insectos pueden ocasionar a éstas, por ejemplo, si las plantas hospederas están muy separadas una de la otra o crecen en microhábitat no accesibles para los insectos pueden, no ser encontradas y dañadas (Clark y Clark, 1991 en Price *et al.*, 1991; Fernandes *et al.*, 1999). Incluso, aunque las plantas sean localizadas por los herbívoros, éstas pueden presentar características como espinas, exocarpos duros y defensas químicas (metabolitos secundarios como alcaloides, saponinas, aminoácidos no proteicos, fenoles y aceites volátiles) que disminuyen la intensidad de daño (Rosenthal y Janzen, 1983), ya sea por que las hacen menos digeribles para los insectos, o bien, por que afectan de manera directa algunos caracteres de historia de vida de los mismos. Independientemente de cuál fuese la función principal u origen de tales características, se ha documentado que para muchas especies son efectivas contra el ataque por parte de los herbívoros y representan estrategias de defensa (Feeny, 1976; Price *et al.*, 1980; Grevstad y Klepetka, 1992; English-Loeb *et al.*, 1993).

Los herbívoros, sin embargo, no juegan un papel pasivo. Tanto en sistemas agrícolas como en naturales se ha encontrado que éstos tienden a buscar parches con altas densidades de plantas (Rausher, 1983; Lewis, 1984; Barbosa, 1998; Crawley, 1983) ya que, de acuerdo a la hipótesis de concentración de recursos propuesta por Root (1973), los insectos herbívoros especialistas buscan altas densidades de plantas hospederas por que para ellos encontrar y reproducirse en parches con muchos hospederos es más fácil que en parches con pocas plantas. Sin embargo, esto también es válido para los parasitoides - sus enemigos naturales - por lo que el beneficio esperado para los herbívoros podría no existir ya que los parasitoides controlarían a los herbívoros de una manera más efectiva en parches de altas densidades de hospederos de la misma especie que en parches donde los hospederos estén en bajas densidades y/o coexistiendo con otras especies (Price *et al.*, 1980).

Los insectos herbívoros pueden adaptarse a sus plantas hospederas tanto en el tiempo como en el espacio y sincronizar con éstas su época de reproducción para tener condiciones favorables durante su desarrollo (Hunter, 1992). El acoplarse al hospedero que contenga la calidad nutricional adecuada y defensas en un nivel que no afecte su desarrollo les permitiría a los herbívoros reproducirse y desarrollarse con éxito. De hecho, muchas especies entran en diapausa durante los periodos cuando los hospederos están ausentes (Hunter, 1990; Hunter, 1992; Starr *et al.*, 1990). Otra característica importante de los insectos herbívoros que les ha permitido acoplarse a sus hospederos es que presentan una gran variabilidad tanto genética como fenotípica, por lo que se ha sugerido que esta variabilidad puede ejercer una presión ecológica y evolutiva sobre las plantas (Barbosa, 1998). Asimismo, debido a los procesos de selección natural, los insectos presentan cambios morfológicos y fisiológicos que evitan o contrarrestan las defensas por parte de las plantas (Herrera, 1982; Rosenthal y Janzen, 1983; Ernst, 1992).

La interacción depredador - semillas presenta atributos ecológicos propios que permiten distinguirla de la interacción planta - herbívoro clásica. El depredador de semillas explota un recurso agregado espacial y temporalmente (Crawley, 1983) ya que frecuentemente la disponibilidad de semillas está restringida a una muy corta temporada del año. Una planta puede tener depredadores de semillas, dispersores y agentes neutros simultáneamente (Janzen, 1969, 1971). Es decir, los depredadores son consumidores, pero sus efectos no siempre son letales, de hecho, se ha reportado

que insectos depredadores de semillas pueden funcionar como mutualistas al promover una rápida germinación al escarificar las semillas (Sánchez, 1995).

La depredación de semillas en las plantas puede ser anterior y/o posterior a la dispersión, los principales depredadores son mamíferos, aves e insectos, siendo estos últimos los más estudiados debido al daño que pueden ocasionar (Janzen,1971; Crawley, 1983). Dentro del grupo de los insectos las familias más dañinas por que se alimentan de cultivos de importancia económica son Curculionidae, Bruchidae, Scolytidae (coleoptera), Formicidae (hymenoptera) y Pyralidae (lepidoptera).

El daño que pueden producir los depredadores de semillas a las plantas varía en función del momento en que infestan las semillas (antes o después de la dispersión) así como si se alimenta de las primeras semillas producidas por la plantas o de las últimas (Flores-Martínez y Callejas datos no publicados).

Una de las interacciones mejor documentada es la que ocurre entre las leguminosas (principalmente especies cultivadas) y los brúquidos que se alimentan de sus semillas. Esta familia de plantas presenta una gran diversidad de especies, las cuales están ampliamente distribuidas y tiene una gran variación morfológica, química y ecológica (Southwood, 1972; Sotelo *et al.*, 1995; Linding, 1996; Linding y Espinosa, 1996). Por su parte la familia Bruchidae es una de las más diversas; por ejemplo, sólo en América Central se han reportado alrededor de 400 especies de brúquidos, todos ellos depredadores de semillas tanto en condiciones naturales como en cultivos.

Para que una hembra llegue a ovipositar (y eventualmente su progenie se pueda desarrollar) debe superar satisfactoriamente dos etapas: 1) encontrar la semilla o el fruto y 2) llevar a cabo la oviposición. En la primera etapa son elementos clave el ámbito de búsqueda y la capacidad sensorial del insecto que le permitirán encontrar hospedero, todo esto en combinación con señales químicas y visuales de la planta. (Evans, 1993; Hanks y Denno, 1993; Crawley, 1994; Ehrlen, 1996). En la segunda etapa son importantes las señales químicas o morfológicas, la calidad nutritiva, variación ambiental e interacciones con enemigos naturales, así como las causas ontogenéticas que incluyen todos los cambios en el desarrollo o en la conducta del insecto, como el aprendizaje (Turlings *et al.*, 1993).

Como se mencionó anteriormente, no sólo las plantas juegan un papel importante en la distribución, abundancia y, por lo tanto, en la adecuación de los herbívoros. En condiciones naturales

existen otros elementos en el sistema que también influyen, tal es el caso de los enemigos naturales como patógenos, depredadores y parasitoides. En particular, los parasitoides pueden afectar fuertemente la dinámica poblacional ya que se ha documentado que pueden reducir hasta en un 75% la sobrevivencia de los herbívoros (Kareiva y Sahakian, 1990; Monge *et al.*, 1995, 1996) y modificar la proporción sexual ya que las hembras eligen, generalmente, hospederos de mayor tamaño los cuales darían origen a hembras, sesgando así la proporción sexual a machos (Bertschy *et al.*, 2000).

Debido a la variación morfológica, calidad nutritiva y composición química que presentan las semillas de las plantas silvestres de *Phaseolus vulgaris* en las diferentes poblaciones donde se les ha reportado (Linding, 1996; Delgado *et al.*, 1998) y tomando en cuenta la gran importancia que para las interacciones de tres niveles tróficos tienen las plantas, un sistema constituido por cuatro poblaciones de *P. vulgaris*, donde coexisten dos especies de brúquidos (*Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus*), los cuales son consideradas las dos plagas más importantes del frijol para el país y un ectoparasitoide (*Dinarmus basalis*) que utiliza como hospederos larvas de cuarto estadio de desarrollo de las dos especies de brúquidos antes mencionadas, representa un modelo adecuado para el estudio de este tipo de interacciones (para más detalle ver el apartado Sistema de estudio).

En este contexto, el objetivo de este capítulo es hacer una descripción detallada de la dinámica espacial y temporal de dos especies de brúquidos en diferentes poblaciones de *P. vulgaris* silvestre sujetos a la presión de un parasitoide, partiendo del supuesto de que la información generada del comportamiento del sistema en condiciones naturales es importante ya que permite plantear con más sustento experimentos encaminados a probar aspectos específicos (ver capítulo II y III) e interpretar con mayor realismo las respuestas del sistema.

SISTEMA DE ESTUDIO

Planta hospedera- *Phaseolus vulgaris var. mexicanus* (A. Delgado)

El frijol silvestre *Phaseolus vulgaris* (Linneo), se distribuye en México, Centro América y en los Andes en Sudamérica, con diversas variedades. *Phaseolus vulgaris var. mexicanus*, se distribuye en México desde el centro del país hasta la mitad oeste de Chihuahua hacia el norte, y hasta Chiapas hacia el sur (Delgado *et al.*, 1988).

De acuerdo con la descripción de Delgado *et al.*, (1988), *Phaseolus vulgaris var. mexicanus* es una planta trepadora delgada, muy ramificada, anual o perenne de vida corta. El tallo es angulado; las hojas tienen estípulas triangulares lanceoladas; los peciolo miden de 3 a 6 cm de largo; la inflorescencia es un pseudoracimo que mide hasta 7 cm de largo; las flores son pequeñas, de 13 a 18 mm de largo, normalmente de color rosa, morado pálido o blancas. Las vainas son pequeñas y angostas, pueden medir hasta 8.3 mm de largo y 1 cm de ancho, por lo general presentan una explosión dehiscente; las valvas son delgadas de color beige o verde, generalmente pigmentadas y contienen de 8 a 10 semillas; las semillas pueden tener forma oblongada, reniforme o trapecoide, miden de 3.5 a 11 mm de largo y 2.5 a 5.5 mm de ancho; la testa puede ser de color verdoso, beige, amarillo pálido, café oscuro, gris, negro o pinto, usualmente moteado con negro. La mayoría de las semillas de *P. vulgaris* de variedades silvestres son duras e impermeables al agua.

Las plantas de *P. vulgaris* se han encontrado en bosques tropicales deciduos y bosques mesófilos. Crecen generalmente sobre suelos ígneos en áreas fangosas, húmedas y bien drenadas; en climas desde semicálidos a subhúmedos y semiáridos, con lluvias de verano. El periodo de crecimiento de las plantas va de mayo a noviembre, después del cual las plantas maduran, coincidiendo con la época de secas (Delgado *et al.*, 1988). Crecen a altitudes desde los 500 hasta los 2000 msnm.

P. vulgaris parece estar adaptado a hábitats secundarios en claros dentro de bosques de pino-encino, encino y bosques tropicales deciduos. Gentry (1969) menciona que los arbustos usados por el frijol silvestre como soporte son plantas pioneras que crecen en sitios perturbados tales como claros o derrames rocosos abiertos. *P. vulgaris* puede encontrarse simpátricamente con otras poblaciones de *P. coccineus* L., *P. lunatus* L. y *P. acutifolius* Gray., entre otras.

Las plantas de frijol silvestre son hospederos de un complejo grupo de insectos. Miranda (1967) documentó la presencia de los siguientes insectos sobre frijol silvestre en México: escarabajo mexicano del frijol (*Epilachna varivestis* Mulsant), homópteros (*Empoasca fabae* Harr), crisometidos (*Diabrotica* sp.), gorgojo de las vainas (*Apion godmani*), minadores en las hojas (*Chalepus signaticollis* Balg., *Liriomyza pictella* Tham.), mosca blanca (*Trialeurodes vaporarium* Westw., *Tetraleurodes acaciae* Q.), ácaros (*Paratetranychus* sp), trips (*Frankliniella fortissima* Prisner.), saltamontes (*Brachystola* sp, *Melanoplus* sp) y gorgojos de las semillas (*Acanthoscelides obtectus* Say., *A. obvelatus*, *A. argilaceus* Sharp y *Zabrotes subfasciatus* Boh).

Las semillas secas de frijol común son colectadas por el hombre en diferentes partes de México (Guerrero, Morelos y Oaxaca, entre otros). Las semillas son utilizadas como parte de su alimentación, la gente lo llama "frijol de monte", "frijolillo", "frijol ratón" o "frijol coyote" (Delgado *et al.*, 1988). El contenido protéico de las semillas de *P. vulgaris* var. *mexicanus* es aproximadamente 35% mayor que el de *P. vulgaris* cultivado y los niveles de arginina son 8.05% más elevados que los encontrados en semillas de plantas cultivadas (Baldi y Salami, 1973) .



Figura 1.- Plantas de *Phaseolus vulgaris*

Herbívoro- *Zabrotes subfasciatus* (Boheman)

Zabrotes subfasciatus, también conocido como el gorgojo pinto del frijol, se considera una especie cosmopolita. En México se distribuye principalmente en el centro y sur del país, en los estados, de Guerrero, Morelos, Veracruz, Yucatán, Zacatecas, Estado de México y Puebla, entre otros (Gutiérrez y Jiménez, 1989). *Z. subfasciatus* pertenece a la familia Bruchidae (Coleóptera), se alimenta de las semillas de varias especies del género *Phaseolus* y está catalogado como una de las principales plagas del frijol tanto en el campo como en los sitios de almacenamiento (Leroi *et al.*, 1990).

Los brúquidos de esta especie, miden entre 2 y 3 mm de longitud, su cuerpo es pubescente, robusto y ligeramente más ancho en la parte posterior. La cabeza está escondida en vista dorsal; las antenas son aserradas, con una longitud que no rebasa la mitad del cuerpo. Los élitros son redondos en el margen posterior y no cubren todo el cuerpo. La coloración es negra con manchas blanquecinas que forman una franja transversal en las hembras, los machos son pardos y de menor tamaño (Ramírez, 1991).

Las hembras ponen entre 40 y 60 huevos a lo largo de su vida, los cuales adhiere a las semillas. El periodo de oviposición dura de 3 a 4 días y el de incubación de 4 a 5 días a una temperatura de 32°C y 70% de humedad relativa (Sánchez, 1992). Al emerger la larva del primer estadio perfora la testa de las semilla y se introduce en la misma para alimentarse del cotiledón y completar su desarrollo (Tapia, 1983). El tiempo de desarrollo es de 24 a 28 días prolongándose cuando la temperatura es menor a 27°C (Ramírez, 1991). La longevidad máxima reportada es de 51 días para las hembras y de 55 para los machos (Sánchez, 1992).

El hospedero preferido de *Z. subfasciatus* es *Phaseolus vulgaris* L. (Larson y Fisher, 1938; Johnson, 1981). Sin embargo, ataca otras especies de leguminosas tales como: *P. acutifolius* Gray (Shade *et al.*, 1987), *P. coccineus* L. (Monge, 1983), *P. lunatus* L., *Vigna unguiculata* Walp., *Vicia faba* L. (Larson y Fisher, 1938) y *Cajanus indicus* Spreng. (Center y Johnson, 1974) entre otras.

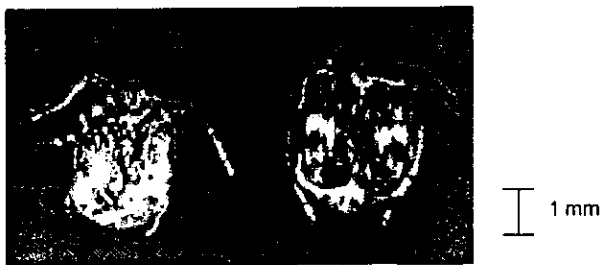


Figura 2.- Macho (izquierda) y hembra (derecha) de *Zabrotes subfasciatus*

Competidor- *Acanthoscelides obtectus* (Say)

El género *Acanthoscelides* es el más grande dentro de la familia Bruchidae (Coleoptera). *Acanthoscelides obtectus* es una especie cosmopolita, su área de distribución actual coincide con la de los cultivos y almacenes de frijol en los que produce daños importantes. Los adultos de *A. obtectus*

miden de 4 a 5 mm de longitud, son de color café pardo, los élitros no cubren totalmente el abdomen, son estriados y con varias manchas definidas. Las hembras y los machos son muy semejantes, aunque las hembras próximas a ovipositar son de mayor tamaño y tienen el pigidio pequeño, mientras que en el macho el segmento que separa al pigidio del último segmento abdominal hace una pronunciada curvatura hacia la región anterior (Johnson, 1983). Las hembras ponen sus huevecillos en grupos de 10-15 sobre las semillas maduras (Leroi *et al.*, 1990). Cuando eclosionan las larvas penetran al interior de las semillas, donde pasan por cuatro estadios larvales antes de pupar. Al final de la tercera semana la larva hace una celda pupal en la cual realiza la cuarta muda e inicia la metamorfosis. El tiempo de desarrollo es de alrededor de 29 días a temperatura de 25°C y 55% de humedad relativa. El adulto tienen una longevidad máxima de 45 días (Ortega, 1987).

A. obtectus utiliza como hospederos varias especies de leguminosas, entre ellas podemos mencionar a *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *Vicia faba*, *Vigna unguiculata*, *Lupinus elegans* H.B.K. y *Cicer arietinum* L. (Larson y Fisher, 1938 y Singh *et al.*, 1979)

A. obtectus y *Z. subfasciatus* tienen requerimientos específicos para su desarrollo muy parecidos de tal forma que, en condiciones naturales, es frecuente encontrarlos coexistiendo haciendo uso del mismo hospedero (Delgado *et al.*, 1988; Leroi *et al.*, 1990). Sin embargo, difieren en el tamaño de los individuos y en la conducta de oviposición; *Z. subfasciatus*, además de ser de menor tamaño, adhiere los huevos a la testa de las semillas, mientras que *A. obtectus* es de mayor tamaño y las hembras no adhieren los huevos a la testa de las semillas.



Figura 3.- Adulto recién emergido de *Acantosceldes obtectus*

Parasitoide- *Dinarmus basalis* (Rondani)

Dinarmus basalis es un parasitoide generalista que pertenece a la familia Pteromalidae (Hymenoptera); es un ectoparasitoide solitario, los adultos miden entre 4 y 5 mm, parasita larvas de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* de tercer y cuarto estadio (Mendoza, 2000). Una vez que la hembra localiza la semilla en la cual se está desarrollando el hospedero, palpa la superficie de ésta con las antenas hasta detectar la posición de la larva 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 éste, antes de parasitarlo; mientras esto ocurre mantiene las antenas en contacto con la semilla.

Al ovipositar, las hembras paralizan totalmente al hospedero; los huevos son fusiformes con un péndulo en el extremo adherido al hospedero (Ríos, 1998). El estadio de huevo dura de 2 a 3 días, después de los cuales eclosiona la larva que pasa por cuatro estadios larvarios que en conjunto tienen una duración de 6 a 7 días, los estadios de prepupa y pupa tienen, en conjunto, una duración de 13 a 16 días (Ríos, 1998). En condiciones de laboratorio con una temperatura de 24°C, 70% de humedad relativa y un fotoperíodo de 16 horas luz y ocho de obscuridad, su tiempo de desarrollo es de alrededor de 19 días (Mendoza, 2000). Las hembras de *Dinarmus basalis* llegan a poner entre 65 y 70 huevos en toda su vida (Van Alebeek *et al.*, 1993); utilizan como hospederos a varias especies de brúquidos como *Zabrotes subfasciatus*, *Callosobruchus maculatus* Fabricius., *C. chinensis* L., *Bruchidius atrolineatus*, *Acanthoscelides obtectus* y *A. obvelatus* (Monge *et al.*, 1995,1996).

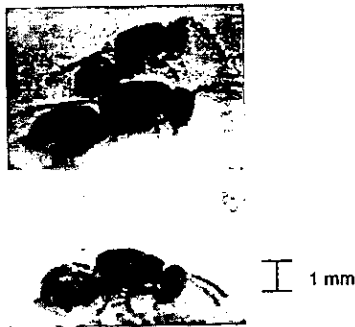


Figura 4.- Macho y hembra de *Dinarmus basalis* (foto superior), macho de *D. basalis* (foto inferior)

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en cuatro poblaciones silvestres de *Phaseolus vulgaris* situadas en la región norte del estado de Morelos en la cuenca del Balsas. Las localidades están entre los 98° 26' y 99° 30' de longitud oeste, 18° 29' y 19° 01' de latitud norte, teniendo como límite norte la Cuenca de México (Fig. 5) (Anónimo, 1981).

Los criterios para la elección de las cuatro poblaciones fueron 1) que estuviese reportada la presencia de los brúquidos *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus* y de parasitoides. 2) que la población de plantas fuera lo suficientemente grandes como para poder colectar el número necesario de semillas para los experimentos (ver capítulos II y III), 3) la ausencia de *Phaseolus vulgaris* cultivado cerca de las poblaciones silvestres, para minimizar la posibilidad de entrecruzamiento entre poblaciones silvestres y cultivadas, y, 4) finalmente, que en la zona no se utilizaran sustancias químicas (insecticidas o fertilizantes) que pudieran afectar a las poblaciones de los insectos (brúquidos y parasitoides) o la calidad de las semillas. La información de las poblaciones que cumplían estos requisitos se tomó de Leroi *et al.* (1990).

Las poblaciones de *Phaseolus vulgaris* denominadas Atila y Ahuehuevo se ubican en el municipio de Tilapa en el estado de Puebla, los nombres (Atila y Ahuehuevo) obedecen a que las plantas de frijol crecen exclusivamente a lo largo de la rívera de los ríos con los mismos nombres. Estas poblaciones ocupan una superficie que no excede las tres hectáreas, separadas por el cerro de la Campana y a una distancia aproximada de 1.5 kilómetros. La población de Tepoztlán se localiza en el kilómetro 45 de la autopista México—Oaxtepec en el estado de Morelos, se ubica en una cañada y a lo largo de la carretera en una superficie aproximada de cuatro hectáreas. Finalmente, la población de Malinalco se ubica en el municipio del mismo nombre, en el estado de México; en esta localidad las plantas crecen a los alrededores tanto de las escalinatas que conducen a la zona arqueológica como de los monumentos, abarcando una superficie de alrededor de seis hectáreas. Las características generales de los sitios donde se encuentran las poblaciones de *Phaseolus* se describen en la tabla 1.

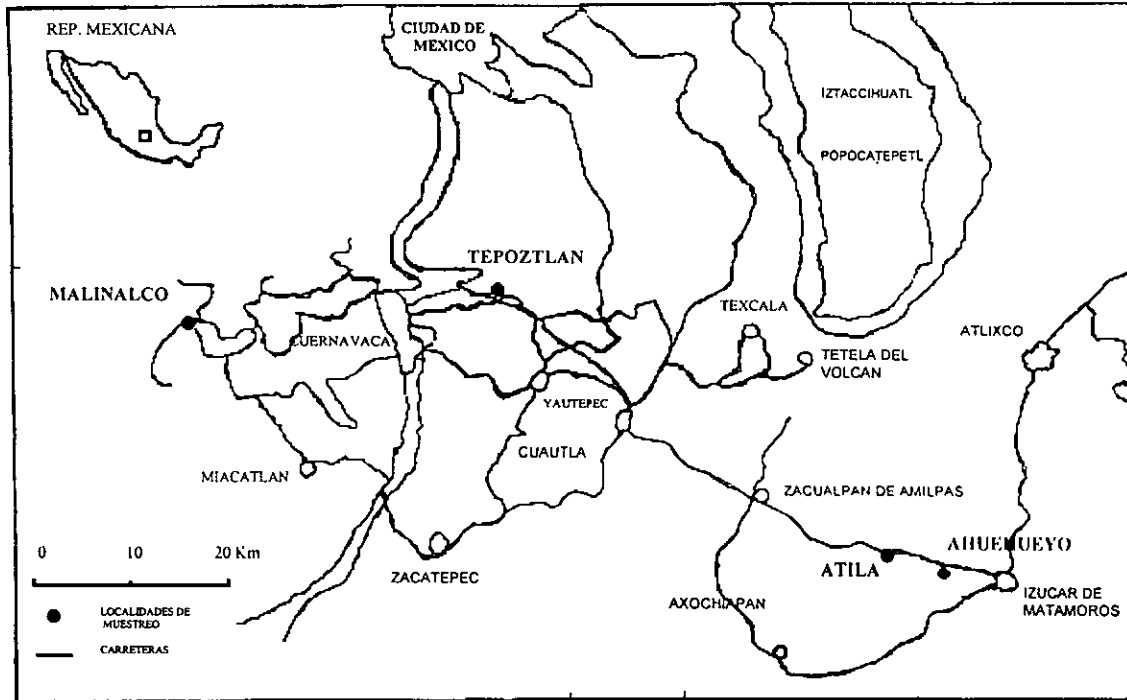


Figura 5.- Ubicación de las cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris* silvestre.

Tabla 1.- Información general de las localidades donde se colectaron las semillas de *Phaseolus vulgaris* (Tomada de Leroi *et al.*, 1990, modificada por Delgado, 2001)

NOMBRE DE LA POBLACION	MUNICIPIO, ESTADO (LATITUD Y LONGITUD)	ALTITUD MSNM	Otras especies de <i>Phaseolus</i>	TIPO DE VEGETACION	CLIMA
San Felipe Rijo (río Atila)	Tilapa, Puebla (18°37 N, 98°34 W)	1250	<i>Phaseolus lunatus</i> var. <i>Silvester</i> <i>P. vulgaris</i> cultivado	Vegetación secundaria en bosque de galería.	Aw° (w)
San Felipe Rijo (río Ahuehuevo)	Tilapa, Puebla (18°37 N, 98°34 W)	1250	<i>Phaseolus lunatus</i> var. <i>Silvester</i> <i>P. vulgaris</i> cultivado	Vegetación secundaria en bosque de galería (<i>Taxodium</i> sp.) en el límite de la zona agrícola.	Aw° (w)
Tepoztlán	Tepoztlán, Morelos (19°00 N, 99°07 W)	1900	<i>Phaseolus coccineus</i> subsp. <i>formosus</i> <i>P. leptostachyus</i> <i>P. marechalii</i> <i>P. vulgaris</i> cultivado	Bosque de <i>Quercus</i>	A(C) W'(w)
Malinalco (zona arqueológica)	Malinalco, Estado de México. (18°57 N, 99°30 W)	1880-1900	<i>Phaseolus coccineus</i> Subsp. <i>formosus</i> <i>P. vulgaris</i> cultivado	Ecotono de bosque tropical caducifolio (vegetación secundaria) y de bosque de <i>Quercus</i> .	A(C) W ² (w) big

Fenología reproductiva de *Phaseolus vulgaris* y tamaño de las poblaciones

Para conocer la fenología reproductiva de las plantas de *P. vulgaris*, e identificar las posibles diferencias entre poblaciones, se construyeron fenogramas para cada población. La información se obtuvo a partir de observaciones que comenzaron a partir de que se detectó la presencia de botones en las poblaciones y, subsecuentemente, cada 15 días hasta que no se encontraron frutos sobre las plantas. Debido a que dentro de una misma población, las plantas florecen a diferentes tiempos durante una misma temporada, es común encontrar simultáneamente vainas con diferente longitud, grosor y grado de desarrollo (inmaduras o maduras). En cada visita se registraba la presencia de flores y frutos; para estos últimos se anotó su estado de desarrollo (inmaduro o maduro). Este seguimiento se realizó durante las temporadas de 1997-1998 y 1998-1999.

Debido a que las poblaciones ocupan áreas relativamente pequeñas se hizo una estimación de la abundancia de plantas de *P. vulgaris* presentes en cada una de las poblaciones. La forma práctica de identificar a las plantas de *P. vulgaris* es a través de sus frutos que cuelgan de las guías enredadas sobre los tallos y follaje de árboles y arbustos que usan como soporte (las plantas de frijol en condiciones silvestres crecen como enredaderas). Debido a esto, en campo no es fácil distinguir entre individuos, por lo que la abundancia se estimó a través del número de "parches", donde cada parche correspondería a uno o más individuos que crecen juntos y cuyos frutos forman un conjunto visible y claramente separado (por lo menos 20 metros) de otro conjunto. La estimación del número de parches por población se realizó por medio de recorridos sistemáticos en la mitad de la temporada de fructificación, procurando abarcar toda el área ocupada por la población.

Cantidad y calidad nutritiva de las semillas

Para tener una estimación de la cantidad de semillas disponibles en cada población se colectaron frutos maduros durante cada una de las visitas que se realizaron. En cada visita se colectaron aproximadamente 600 frutos maduros de cada población para determinar la dinámica temporal del proceso de infestación de los brúquidos, adicionalmente, al final de la temporada se realizó una colecta tratando de colectar todos los frutos que aún permanecían presentes sobre los tallos secos de las plantas. Los frutos maduros se distinguen fácilmente en campo ya que la cubierta del fruto está seca y dura, además de que la vaina fácilmente se abre con la manipulación. Las colectas se hicieron de noviembre de 1997 a enero de 1998 (primera temporada) y de noviembre de 1998 a febrero de 1999 (segunda temporada). Una vez en el laboratorio las vainas se colocaron en recipientes de vidrio con tapa de malla delgada con el fin de esperar la emergencia de los brúquidos y parasitoides. Posteriormente, las vainas se limpiaron de ramas, hojas y/o flores de la misma planta o de otras plantas que pudieran haberse tomado en el momento de la colecta y se extrajeron las semillas de las vainas. Las semillas se separaron en tres categorías: semillas limpias (no presentaban huevecillos sobre la testa ni orificios de entrada o salida de insectos), semillas infestadas con huevecillos y semillas con orificios de brúquidos o con algún otro tipo de daño. La estimación de la cantidad total de semillas se realizó a partir de una extrapolación del peso de 100 semillas obtenidas de manera

aleatoria de cada población (las semillas de las diferentes poblaciones difieren en su tamaño y peso), para estimar el peso total de las semillas colectadas por población se incluyeron tanto las semillas recogidas en las visitas quincenales como las de la colecta exhaustiva al final de la temporada.

Para tener un indicador de la calidad de las semillas se realizó una estimación de la biomasa y tamaño promedio de las semillas de cada una de las poblaciones, para esto se tomó una muestra aleatoria de 200 semillas las cuales se pesaron individualmente en una balanza analítica y se midieron con un vernier digital, para este último caso se tomo como medida de tamaño el largo de la semilla. La comparación entre poblaciones en cuanto a la biomasa de semillas y tamaño se realizó con un análisis de varianza unifactorial, considerando como único factor la población de origen de las semillas (4 categorías). De manera complementaria se verificó que la distribución de las variables analizadas cumplía los supuestos de normalidad y homocedasticidad que requiere el modelo para ser confiable. En caso de encontrar diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples utilizando la prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA V.4.3.

De manera adicional, para realizar análisis de la concentración de nitrógeno, fósforo y agua (todas referidos a % peso) se tomaron para cada una de las poblaciones 20 muestras de semillas cuyo peso fue de 10 gramos, cada una de diferente parche dentro de la población. La comparación entre poblaciones se realizó con una prueba de Kruskal Wallis ya que los datos, incluso transformados, no cumplían los supuestos de normalidad y homocedasticidad que requería una prueba paramétrica. Para el análisis se consideró el origen de las semillas (población) como variable dependiente y el % de nitrógeno, fósforo y agua como variables dependientes, en el caso de encontrar diferencias significativas se realizaron comparación de medianas con el estadístico Tukey como lo propone Zar (1999).

Efecto del tiempo de formación y maduración de los frutos sobre la proporción de semillas infestadas por brúquidos y la proporción de brúquidos parasitados

Los efectos de la etapa en que aparecen los frutos y del tiempo que tardan en madurar sobre la intensidad de infestación de las semillas (brúquido por semilla) y el número de brúquidos parasitados, se evaluaron marcando vainas al inicio de la temporada (vainas formadas durante las primeras cuatro semanas después de haber iniciado la primera floración de las plantas) y al final de la misma (vainas

formadas de la novena a la décima segunda semana después de la primera floración); para cada etapa se marcaron aproximadamente 200 frutos que estaban iniciando su desarrollo (de aproximadamente 1 cm de largo) repartidos entre los diferentes parches de la población. Para evitar confusión y asegurar conocer con precisión la fecha de inicio de la formación del fruto, en cada visita los frutos se marcaron con alambre forrado de plástico de color diferente. Cada quince días se revisaron las vainas para ver su estado de maduración y, en caso de que ya estuvieran maduras (i.e., la cubierta del fruto seca y dura), se registró ésta como fecha de maduración y se colectaron para llevarlas al laboratorio. Los frutos colectados se clasificaron en dos categorías según el tiempo que tardaron en madurar mediante un criterio arbitrario: de maduración rápida (cuatro semanas o menos) y lenta (de cinco a ocho semanas).

En el laboratorio, las vainas colectadas se guardaron en frascos, dentro de una incubadora PERCIVAL Mod. LV35 bajo condiciones controladas (70% humedad, 29.°C, 16:8 luz:obscuridad). Los frascos se revisaron diariamente y se registró: 1) fecha de emergencia de los brúquidos y parasitoides, 2) número total de brúquidos y 3) número total de parasitoides. Cuando ya no se observó emergencia de insectos por un periodo de ocho días, se abrieron las vainas y se registró: a) el número de semillas por vaina y totales, b) el número de semillas con daño por vaina, c) el número de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus* por semilla que no emergieron. Para diferenciar si en una semilla se había desarrollado *A. obtectus* o *Z. subfasciatus* se revisó si había presencia de huevos adheridos a la testa de la semilla (*Z. subfasciatus* los pega a la testa y *A. obtectus* no) y el tamaño del opérculo de salida que deja cada una de las especies (*Z. subfasciatus* deja opérculos con un diámetro promedio de 2 mm, mientras que *A. obtectus* deja un opérculo de salida claramente más grande, (4 mm). Por último, por medio de los opérculos de salida que dejan los parasitoides, también se registró el número de parasitoides que emergieron de semillas utilizadas por *A. obtectus* o por *Z. subfasciatus*.

Con los datos obtenidos se estimaron los siguientes parámetros.

1. *Proporción de semillas infestadas por Z. subfasciatus y A. obtectus (SI)*. Esta estimación se obtuvo como el cociente de semillas dañadas por cada una de las especies de brúquidos con respecto al total de semillas colectadas, la suma de ambas proporciones equivale a la proporción de semillas con daño.

Cabe señalar que en muchas ocasiones, aun cuando se observan semillas aparentemente sin daño, una revisión cuidadosa al microscopio permitía encontrar orificios de entrada dejados por las larvas de los brúquidos, por lo que, para hacer una estimación más adecuada de la proporción de semillas con daño, fue necesario corregir la magnitud estimada tomando en cuenta las semillas que a simple vista parecían no estar dañadas, pero habían sido infestadas por brúquidos. Para hacer lo anterior, se tomaron 200 semillas aparentemente sanas del total de semillas colectadas por población, las cuales se revisaron bajo el microscopio para determinar orificios de entrada de larvas. En caso de encontrar orificios, las semillas se abrieron para verificar que efectivamente la larva había entrado y dañado a la semilla (en una magnitud que depende del grado de desarrollo que alcanzó la larva). Con esta información se calculó el índice de corrección el cual es simplemente la proporción de semillas dañadas que aparentaban estar sanas.

De esta manera la proporción de semillas infestadas se calculó con la siguiente expresión:

$$SI = \frac{SD + SS * K}{SD + SS}$$

Donde

SI = proporción de semillas infestadas (dañadas)

SD = semillas con daño visible

SS = semillas aparentemente sin daño

K = coeficiente de corrección

Al igual que en el caso anterior para hacer una estimación más adecuada de la proporción de brúquidos parasitados según la especie, fue necesario corregir la magnitud estimada, en este caso se tomó una muestra de 200 semillas que presentaron orificios de entrada de brúquidos y de parasitoides pero no de salida. Cada una de las semillas se abrió para registrar si al interior de las semillas se encontraron larvas de parasitoides sobre larvas de brúquidos (ya sea *A. obtectus* o *Z. subfasciatus*); el coeficiente de corrección se obtuvo como el cociente entre las semillas con larvas de parasitoides entre el total de semillas examinadas.

2-. Proporción de brúquidos de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus* parasitados (BP). La estimación de la proporción de brúquidos parasitados se obtuvo a partir de la siguiente formula:

$$BP = \frac{NPE + SO * C}{NB + NPE + SO * C}$$

Donde

BP = proporción de brúquidos infestados

NPE = Número total de parasitoides emergidos

SO = Número de semillas con orificio de entrada de brúquidos

C = Factor de corrección

NB = Número de brúquidos

Es importante mencionar que los parasitoides que emergen pueden ser de otras especies además de *Dinarmus basalis* (e.g., *Stenocorse bruchivora* y *Eupelmus sp.*). Sin embargo, a pesar de que la incidencia de los otros parasitoides es mínima (< 5%), es factible identificar el parasitoide por el tamaño del orificio de salida; *D. basalis* deja un orificio de salida cuyo diámetro es de 1 mm aproximadamente, mientras que *Eupelmus sp.* hace un orificio más pequeño (0.5 mm) y *S. bruchivora* uno mayor (1.5 mm).

La estimación de la proporción de semillas infestadas por *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*, así como la proporción de brúquidos parasitados se realizó en las cuatro poblaciones de *P. vulgaris*.

Para evaluar el efecto del tiempo en que aparecen los frutos (inicio vs final de la temporada) y el tiempo de maduración de los frutos (rápidas vs lentas) sobre el número total de *A. obtectus*, *Z. subfasciatus*, proporción de brúquidos parasitados y los índices antes mencionados, se realizaron análisis de varianza bifactoriales. En el caso de los datos de proporciones, éstos fueron previamente transformados por el arcoseno de la raíz cuadrada con lo que cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad que requiere la prueba (Sokal, 1980). En caso de encontrar diferencias significativas, las comparaciones puestas se realizaron con una prueba de Tukey ($\alpha=0.05$).

Variación interanual

Para evaluar si existen diferencias entre años y entre la fecha de formación de los frutos en la proporción de semillas infestadas por brúquidos, el número total de brúquidos que emergen (tanto de *A. obtectus* como de *Z. subfasciatus*) y la proporción de brúquidos parasitados, en dos años sucesivos se colectaron vainas con semillas maduras en tres diferentes etapas dentro de una misma temporada de fructificación, 1) etapa inicial (vainas formadas durante las primeras cuatro semanas después de haber iniciado la primera floración de las plantas), 2) etapa intermedia (vainas formadas de la quinta a la octava semana después de la primera floración) y 3) etapa final (vainas formadas de la novena a la décimo segunda semana después de que inició la floración).

Las vainas colectadas se llevaron al laboratorio donde se repitió el proceso descrito anteriormente tanto para la obtención de datos como para la estimación de las diferentes variables empleadas. Los registros se realizaron durante las temporadas de floración y fructificación de julio de 1997 a febrero de 1998 y de julio de 1998 a febrero de 1999. El análisis para detectar diferencias entre años y entre temporadas se realizó por medio de análisis de varianza bifactoriales utilizando el año y la etapa (inicial, intermedia o final) como fuentes de variación. En el caso de los datos de proporciones, éstos fueron previamente transformados por el arcoseno de la raíz cuadrada con lo que cumplieron los supuestos de normalidad que requiere la prueba (Sokal, 1980). En caso de encontrar diferencias significativas, las comparaciones pareadas se realizaron con una prueba de Tukey ($\alpha=0.05$).

RESULTADOS

Fenología reproductiva y tamaño de las poblaciones

Para la temporada de colecta 97-98, en tres de las cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris* (Atila, Malinalco y Tepoztlán) se registraron dos periodos de floración. El primero inició la última semana de septiembre, mientras que el segundo fue variable dependiendo de la población. Por ejemplo, en Tepoztlán y Atila empezó la tercera semana de octubre y en Malinalco la cuarta semana de octubre (Fig. 6). En Ahuehuevo sólo se registró un periodo de floración, el cual inició la segunda semana de septiembre y terminó la primera semana de octubre (Fig. 6). La aparición de las primeras vainas para las cuatro poblaciones fue en la primera semana de noviembre.

La fecha de maduración de las semillas fue variable. Las semillas que se formaron durante el primer periodo de floración empezaron a madurar la última semana octubre (Tepoztlán, Atila y Ahuehuevo) o bien hasta la segunda semana de noviembre (Malinalco); las vainas formadas durante el segundo periodo de floración empezaron a madurar la primera semana de diciembre. El intervalo de tiempo en el que se encontraron disponibles las vainas maduras fue variable; la localidad en la que estuvieron por más tiempo disponibles fue en Tepoztlán ya que en este sitio se colectaron vainas hasta las últimas semanas de enero, mientras que en Atila, Ahuehuevo y Malinalco sólo hasta la última semana de diciembre (Fig. 6).

Para la segunda temporada de colecta (98-99) en las cuatro poblaciones sólo se presentó un periodo de floración, el cual inició en la primera semana de octubre. Las primeras vainas aparecieron durante la tercera semana de octubre (Malinalco) o la primera semana de noviembre (Tepoztlán, Atila y Ahuehuevo). La fecha de maduración de las semillas fue también variable, las semillas que se formaron los primeros días de octubre empezaron a madurar a fines de noviembre (Malinalco) o bien hasta la primera semana de diciembre (Tepoztlán, Atila y Ahuehuevo). El intervalo de tiempo en el que se encontraron disponibles las vainas maduras fue variable en, Tepoztlán, Malinalco y Ahuehuevo estuvieron disponibles hasta las últimas semanas de enero, mientras que en Atila sólo hasta los últimos días de diciembre (Fig. 6).

Atila

Temporada (97-98)	Fecha							
	19-IX	2-X	9-X	16-X	31-X	13-XI	29-XI	18-XII
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■
Segunda floración								
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas maduras								

Temporada (98-99)	Fecha						
	12-X	18-X	31-X	13-XI	3-XII	17-XII	28-XI
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■
Vainas maduras							

Ahuehuevo

Temporada (97-98)	Fecha							
	19-IX	2-X	9-X	16-X	31-X	13-XI	29-XI	18-XII
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas maduras								

Temporada (98-99)	Fecha							
	12-X	18-X	31-X	13-XI	3-XII	17-XII	28-XI	10-II
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas maduras								

Tepoztlán

Temporada (97-98)	Fecha									
	19-IX	4-X	12-X	18-X	31-X	13-XI	4-XII	18-XII	11-I	
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Segunda floración										
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Vainas maduras										

Temporada (98-99)	Fecha							
	12-X	18-X	31-X	13-XI	3-XII	17-XII	14-I	10-II
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■
Vainas maduras								

Malinalco

Temporada (97-98)	Fecha								
	27-IX	4-X	18-X	25-X	9-XI	20-XI	7-XII	21-XII	
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■	
Segunda floración									
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■	
Vainas maduras									

Temporada (98-99)	Fecha								
	4-X	18-X	25-X	9-XI	20-XI	6-XII	11-XII	19-I	
Primera floración	■	■	■	■	■	■	■	■	
Vainas inmaduras	■	■	■	■	■	■	■	■	
Vainas maduras									

Figura 6.- Fenograms de *Phaseolus vulgaris* para dos temporadas de floración y fructificación en cuatro poblaciones silvestres

De acuerdo con los datos, vainas pequeñas, de aproximadamente 3.5 cm, incrementan su tamaño en tres o cuatro centímetros en dos semanas, hasta que alcanzan la talla de alrededor de 7.5 cm que es el tamaño máximo, a partir del cual las vainas sólo engrosan y maduran. El tiempo estimado que transcurre desde la flor hasta la producción de semillas maduras es alrededor de ocho semanas, aunque existen algunas diferencias entre poblaciones y temporada de colecta. Por ejemplo, en Tepoztlán para la temporada de colecta 98-99 el tiempo de maduración de las semillas fue de nueve semanas, mientras que para Malinalco fue de siete semanas.

Las poblaciones de Malinalco fueron consistentemente las más grandes en los dos años de observaciones, el número de parches encontrados fue de 50 y 60 para los dos años respectivamente, en comparación con los 20 y 30 para Atila, 10 y 15 para Tepoztlán y los 5 y 10 para Ahuehueyo.

Cantidad y calidad nutritiva del recurso disponible para los brúquidos en cuatro poblaciones silvestres de *Phaseolus vulgaris*.

El número total de semillas que contienen las vainas fue constante a lo largo del periodo de fructificación y entre años. En Atila se registraron en promedio 8 semillas por vaina, en Malinalco 12 semillas por vaina y en Tepoztlán y Ahuehueyo 10 semillas por vaina, sin embargo el número total de semillas cambia dependiendo de la población y de la temporada de colecta. En las cuatro poblaciones se registró un mayor número de semillas durante el segundo año de colecta; en Atila y Malinalco para el segundo año se registró un incremento de 53% y 65%, respectivamente, en el número de semillas colectadas, mientras que en Tepoztlán el incremento fue de 41% y en Ahuehueyo del 24% (Fig.7).

En cuanto a la cantidad de recurso que ofrecen las semillas (biomasa y tamaño), se encontró que las semillas de Atila contienen significativamente más biomasa en comparación con semillas colectadas en Malinalco las cuales pesan en promedio 20% menos. Las semillas de Tepoztlán y Ahuehueyo no difieren entre ellas, pero sí de las de Malinalco que son las menos pesadas (Tabla 2). El tamaño siguió el mismo comportamiento que la biomasa, las semillas más grandes son las de Atila, seguidas por las de Ahuehueyo, Tepoztlán y finalmente las de Malinalco siendo todas ellas estadísticamente diferentes entre sí (Tabla 2).

Tabla 2. Características de biomasa y tamaño de las semillas de *Phaseolus vulgaris* en cuatro poblaciones (n=200 semillas). Los valores corresponden al promedio de cada parámetro, los valores entre paréntesis al error estándar; letras diferentes indican diferencias significativas (P<0.05).

Característica	Población			
	Atila	Ahuehuevo	Tepoztlán	Malinalco
Biomasa (mg)	0.60 (0.001) a	0.50 (0.005) b	0.42 (0.009) b	0.39 (0.01) c
Tamaño (largo mm)	6.16 (0.046) a	6.03 (0.046) b	5.70 (0.049) c	4.94 (0.043) d

Los resultados del análisis de nutrientes muestran que las semillas de las cuatro poblaciones difieren en el porcentaje de nitrógeno y fósforo que contienen ($H_{(3,80)}=8.92$, $P = 0.030$ y $H_{(3,80)}=28.69$, $P<0.0001$ respectivamente). Las semillas de la población de Atila presentaron un porcentaje significativamente mayor de nitrógeno y fósforo que las semillas de las poblaciones de Tepoztlán y Malinalco, las cuales no difieren entre sí, mientras que en las semillas de la población de Ahuehuevo las cantidades de nitrógeno encontrado fu intermedio. Con respecto al porcentaje de agua que contienen las semillas no se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones ($H_{(3,80)}=4.86$, $P=0.182$), (Tabla 3).

Tabla 3.- Características nutricionales de las semillas de *Phaseolus vulgaris* de cuatro poblaciones. Los valores corresponden al porcentaje de cada elemento, los números entre paréntesis al error estándar; letras diferentes indican diferencias significativas entre poblaciones (P<0.05).

Elementos	Población			
	Atila	Ahuehuevo	Tepoztlán	Malinalco
Nitrógeno (%)	3.99 (0.082) a	3.77 (0.072) b	3.68 (0.069) c	3.59 (0.082) c
Fósforo (%)	0.25 (0.002) a	0.23 (0.002) b	0.24 (0.006) c	0.24 (0.001) c
Agua (%)	7.05 (0.11)	7.10 (0.17)	7.58 (0.29)	7.88 (0.37)

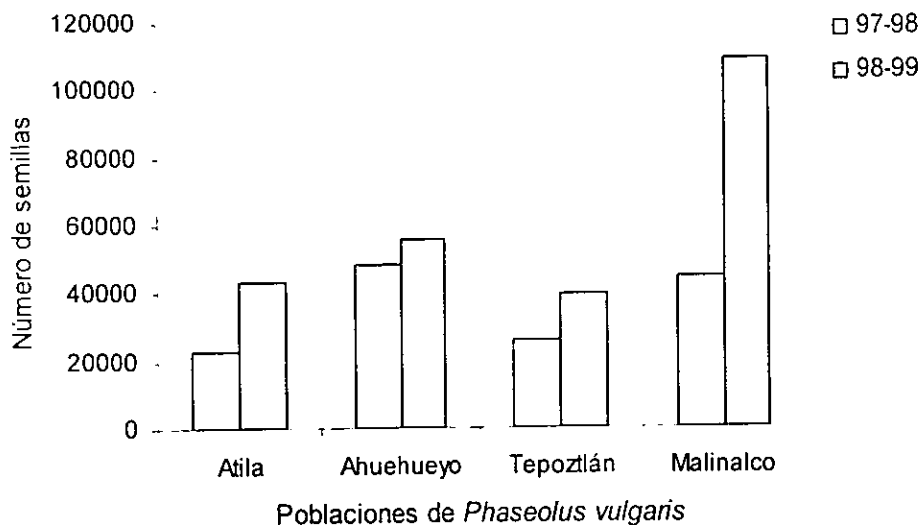


Figura 7.- Número estimado de semillas colectadas en cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris*, en dos temporadas de colecta.

Efecto del tiempo de formación y maduración de los frutos sobre la proporción de semillas infestadas por brúquidos y la proporción de brúquidos parasitados

La etapa en que aparecen las vainas y el tiempo que tardan en madurar (maduración rápida y lenta) tienen, en general, un efecto significativo sobre las variables registradas, aunque estos resultados son diferentes dependiendo de la población. Para la proporción de semillas infestadas, se encontró un efecto estadísticamente significativo de la etapa en que aparecen las vainas, el tiempo de maduración de los frutos y la interacción de ambos factores en las cuatro poblaciones de *P. vulgaris* silvestre (Tabla 4).

Tabla 4.- Resultados de los análisis de varianza que muestran el efecto de la etapa de formación de los frutos (inicial o final) y el tiempo de maduración de los mismos (rápida o lenta) sobre la proporción de semillas de *Phaseolus vulgaris* infestadas de cuatro poblaciones. El * indica efectos significativos ($P < 0.05$).

F. de variación	g.l	Población							
		Atila		Ahuehueyo		Tepoztlán		Malinalco	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Etapa	1	26.87	0.0000 *	5.62	0.0199 *	6.08	0.0148 *	20.95	0.0000 *
T maduración	1	4.15	0.0434*	8.93	0.0036 *	7.46	0.0071 *	55.21	0.0000 *
Interacción	1	12.10	0.0007*	6.39	0.0132 *	21.59	0.0000 *	39.51	0.0000 *

Los resultados de la comparación de la proporción de semillas infestadas entre vainas con maduración rápida (un mes) contra las de maduración lenta (mes y medio) muestran, en general, que mientras más tiempo tardan en madurar los frutos, es mayor la proporción de semillas que son infestadas (26 y 34% respectivamente); Atila y Malinalco son los casos más extremos ya que la proporción de semillas con daño en vainas de la etapa inicial que presentan maduración rápida fue 2 y 4 veces menor respectivamente que las que de maduración lenta (Fig. 8). Sin embargo, no sólo el tiempo de exposición de las vainas determina la intensidad de la infestación, ya que al comparar vainas que tardaron en madurar el mismo tiempo, pero que se formaron en diferente etapa dentro de la temporada también mostraron, en la mayoría de los casos, diferencias significativas, siendo más alta la infestación de semillas en los frutos que se formaron al final de la temporada.

Proporción de semillas infestadas por dos especies de brúquidos

Los resultados muestran que la proporción de semillas de *P. vulgaris* infestadas por *Z. subfasciatus*, en dos de las cuatro poblaciones (Atila y Ahuehueyo) no se vio afectada de manera significativa ni por la etapa de formación de la vaina ni por el tiempo de maduración de las mismas (Tabla 5), es decir, los brúquidos de *Z. subfasciatus* infestan indistintamente semillas provenientes de vainas formadas al inicio o al final de la temporada sin importar si tienen una maduración rápida o lenta (Figs. 9a, 9b, 9c y 9d). Para la población de Tepoztlán el factor tiempo de maduración de las semillas fue el único que tuvo un efecto significativo sobre el número de *Z. subfasciatus* encontrados por semilla;

el mayor número de brúquidos de esta especie se registró en semillas que se formaron al final de la temporada y que además tuvieron una maduración lenta (Figs. 9e y 9f).

En la población de Malinalco se encontró un efecto estadísticamente significativo de la etapa de formación de la vaina, el tiempo de maduración de las mismas y la interacción de ambos factores sobre el número de *Z. subfasciatus* por semilla, el mayor número de brúquidos de esta especie se registró en las semillas que tardaron en madurar un mes y medio y que se formaron al final de la temporada (Figs. 9g y 9h).

Con respecto al daño ocasionado por *A. obtectus*, se encontró un efecto estadísticamente significativo de la etapa de formación de las vainas, del tiempo de maduración de las semillas y de la interacción entre ambos factores sobre el número de insectos que emerge por semilla (Tabla 5). En los frutos formados al inicio de la temporada la abundancia de brúquidos de esta especie fue en promedio cuatro veces mayor en vainas que tardaron en madurar un mes y medio en comparación con las que tardaron un mes en madurar; en el caso de semillas que maduraron al final de la temporada el comportamiento fue inverso, esto es, se registraron más *A. obtectus* en semillas que maduraron en sólo un mes (Figs. 9a-h).

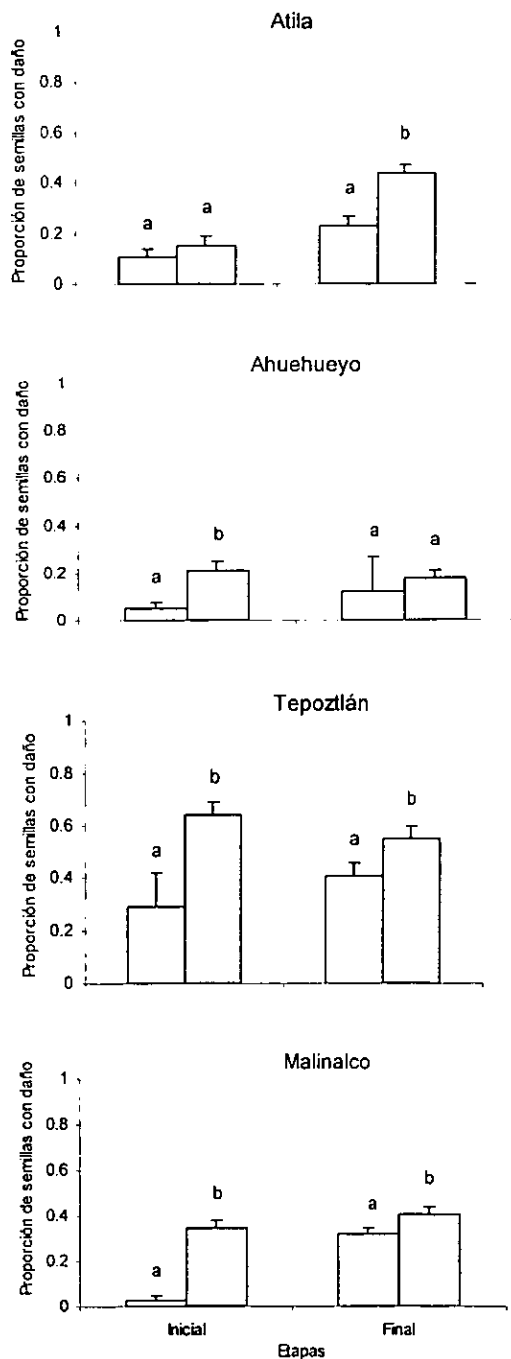


Figura 8.- Variación en la proporción de semillas con daño, en cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris*. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre vainas que tienen maduración rápida (barras vacías) y vainas con maduración lenta (barras llenas) para la temporada de colecta 97-98.

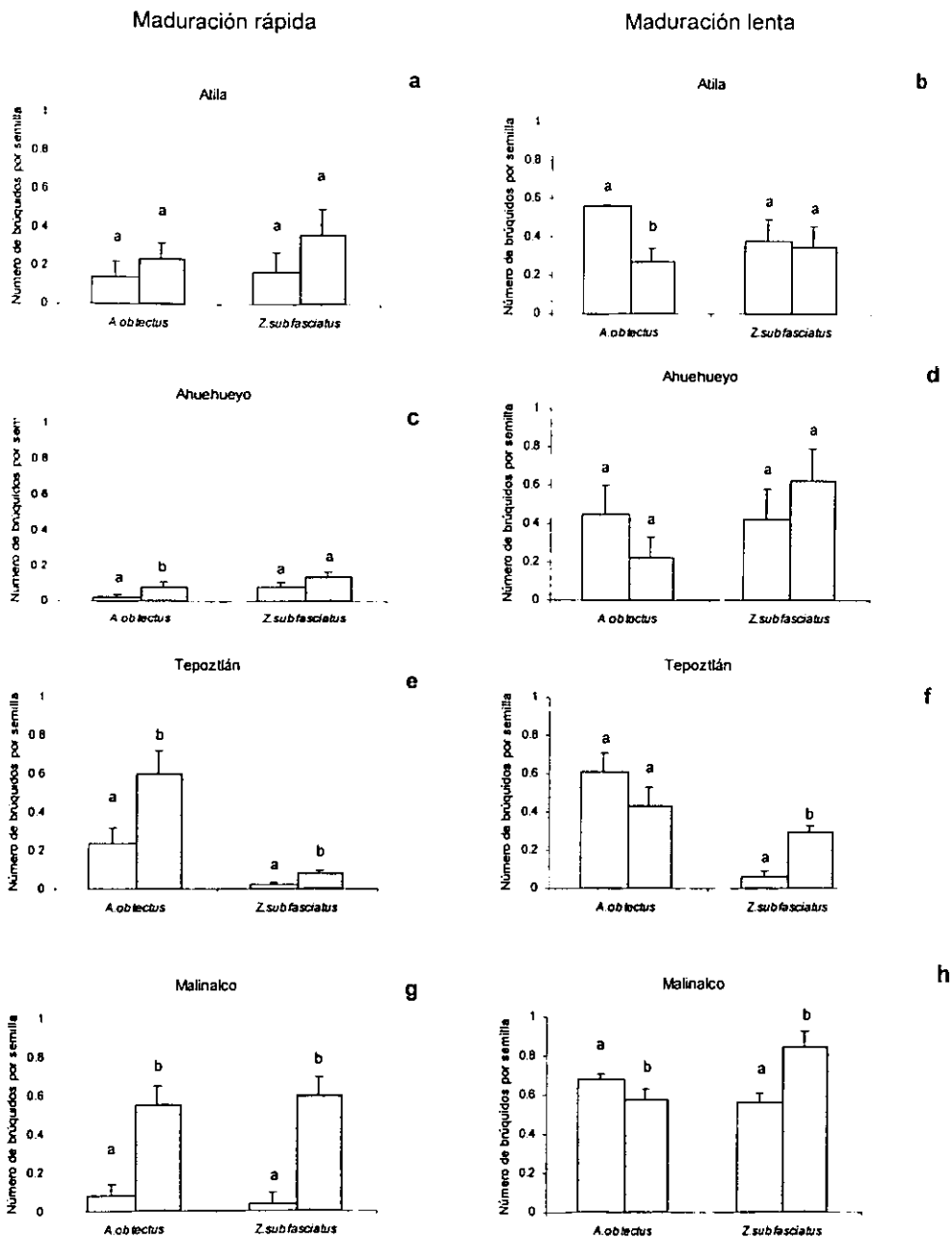


Figura 9.- Número de brúquidos por semilla, en función del tiempo que tardan en madurar las semillas (un mes = maduración rápida y mes y medio = maduración lenta). Los líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre el número de brúquidos registrados al inicio (barras vacías) y al final (barras llenas) de la temporada de colecta.

Tabla 5.- Resultados del análisis de varianza que muestran el efecto de la etapa de formación de los frutos (inicial o final) y el tiempo de maduración de los mismos (rápida o lenta) para cuatro variables, en las diferentes poblaciones de estudio. Los * indican efectos significativos $P < 0.05$.

Fuente de variación	g.l	Atila		Ahuehueyo		Tepoztlán		Maínalco		
		F	P	F	P	F	P	F	P	
Zabrotes por semilla	Etapa	1	1.1848	0.2783	0.062	0.08043	2.5438	0.1124	15.958	0.0001 *
	Tiempo de maduración	1	1.581	0.2108	10.399	0.5227	0.4101	0.0018*	13.496	0.0003 *
	Interacción	1	0.2208	0.6392	1.158	0.2849	0.4	0.8416	4.8	0.0295*
Acanthoscelides por semilla	Etapa	1	1.2603	0.0263 *	0.477	0.0419 *	3.581	0.0600 *	2.915	0.0089 *
	Tiempo de maduración	1	7.2932	0.0078 *	10.433	0.0017 *	7.889	0.0055 *	10.674	0.0013 *
	Interacción	1	5.2844	0.0236 *	1.664	0.2005 *	12.895	0.0004 *	12.402	0.0005 *
Proporción de Zabrotes parasitados	Etapa	1	0.0031	0.0095*	0.287	0.5933	4.2483	0.0407 *	17.376	0.0000 *
	Tiempo de maduración	1	0.128	0.0072*	11.526	0.001 *	0.0425	0.8369	3.103	0.0795
	Interacción	1	8.0618	0.0052 *	0.287	0.5933	0.0425	0.8369	0.537	0.4644
Proporción de Acanthoscelides parasitados	Etapa	1	20.66	0.0000 *	0.1887	0.6693	3.883	0.0503	0.298	0.0058 *
	Tiempo de maduración	1	6.9993	0.0091 *	9.0018	0.0035 *	1.6721	0.1976	12.639	0.0005 *
	Interacción	1	6.605	0.0012 *	0.1837	0.6693	4.6804	0.0318 *	14.405	0.0002 *

Proporción de brúquidos parasitados

El efecto de la etapa de formación de la vaina, el tiempo de maduración de las mismas y la interacción de ambos factores sobre la proporción de *Z. subfasciatus* parasitados es diferente en cada una de las poblaciones estudiadas (Tabla 5).

En Atila se encontró que la etapa y tiempo de maduración de las vainas tiene un efecto significativo sobre la proporción de *Z. subfasciatus* parasitados, es decir, que en esta población la incidencia de parasitismo en *Z. subfasciatus* fue significativamente mayor en semillas formadas al final de la temporada independientemente del tiempo que tarden en madurar (Figs. 10a y 10b). En Ahuehuevo el factor que afectó significativamente la proporción de *Z. subfasciatus* parasitados fue el tiempo de maduración de los frutos. Cabe resaltar que en esta población no se encontraron brúquidos parasitados cuando las semillas tuvieron un maduración rápida, mientras que en vainas con maduración lenta se registraron valores de casi un 70% de *Z. subfasciatus* parasitados sin importar la etapa en la que se formaron (inicial o final) dentro de la temporada (Figs. 10c y 10d). En las poblaciones de Tepoztlán y Malinalco la etapa en la que se formaron las vainas fue el factor que tuvo efectos estadísticamente significativos sobre la proporción de *Z. subfasciatus* parasitados, las larvas más parasitadas, fueron aquellas que se desarrollaron sobre semillas formadas al final de la temporada sin importar que tiempo de maduración presentaron (rápida o lenta) (Figs. 10e, 10f, 10g y 10h)

Para la proporción de *A. obtectus* parasitados se encontró que el efecto de la etapa de formación de la vaina, el tiempo de maduración de las mismas y la interacción de ambos factores cambian de una población a otra. En las poblaciones de Atila y Malinalco se encontró que la etapa de formación de la vaina, el tiempo de maduración de las mismas y la interacción de ambos factores tienen efectos significativos sobre la proporción de larvas de *A. obtectus* parasitados, la mayor proporción de larvas de *A. obtectus* que son utilizadas por los parasitoides se desarrollaban en vainas formadas al final de la temporada. El efecto del tiempo de maduración fue, en estos casos, muy marcado, los brúquidos de esta especie que infestaron frutos con maduración rápida tuvieron en promedio una tasa de parasitismo de 8%, mientras que los que lo hicieron en semillas con maduración lenta la proporción de parasitismo se elevó hasta 28% en promedio. (Figs. 10a , 10b, 10g y 10h).

En Ahuehuevo el tiempo de maduración de las vainas fue el factor que tuvo efectos estadísticamente significativos sobre la proporción de *A. obtectus* parasitados; los parasitoides utilizaron larvas de *A. obtectus* que se desarrollaron en semillas con maduración lenta sin importar en que etapa se habían formado (inicial o final) (Fig. 10d). En Tepoztlán la interacción entre etapa de formación de las vainas y tiempo de maduración fue el factor que tuvo efectos significativos sobre la proporción de *A. obtectus* parasitados, la proporción de larvas parasitadas fue mayor en semillas provenientes de frutos que se formaron al final de la temporada sin importar el tiempo de maduración (Figs. 10e y 10f).

Variación interanual

El número de semillas colectadas a lo largo de la temporada de fructificación cambia dependiendo de la población y de la etapa en que se formaron las vainas (inicial, intermedia y final). Durante las dos temporadas de colecta en Atila, Ahuehuevo y Malinalco se encontró que el mayor número de semillas se presentó en la etapa intermedia de la temporada, mientras que en Tepoztlán el mayor número de semillas se colectó en la parte final de la temporada (Fig. 11).

Si el número de semillas es un factor que determina las tasa de infestación por parte de los herbívoros así como las tasa de parasitismo, el hecho de haber encontrado variación en la cantidad de semillas disponibles para los insectos entre una temporada de colecta y otra, sugiere variación tanto en las tasas de infestación producidas por los brúquidos, así como la proporción de brúquidos parasitados. Sin embargo, los resultados no fueron necesariamente en este sentido.

Por un lado, la proporción de semillas infestadas se incrementó a medida que transcurrió la temporada de fructificación, semillas formadas en la etapa intermedia o final de la temporada mostraron considerablemente más daño que las formadas al inicio (Fig. 12).

Proporción de semillas infestadas por dos especies de brúquidos

Los resultados muestran que la infestación de semillas de *P. vulgaris* producidas por *Z. subfasciatus*, en tres de las cuatro poblaciones (Atila, Tepoztlán y Malinalco) se ven afectadas por la temporada de colecta (97-98 ó 98-99) y por la etapa de formación de las vainas (Tabla 6). En las cuatro poblaciones durante la primera temporada de colecta (97-98) el número de *Z. subfasciatus* por

semillas fue menor comparado con lo encontrado en la segunda temporada de colecta (98-99). Asimismo, conforme avanza la temporada de fructificación de las plantas, el número de *Z. subfasciatus* por semillas se incrementó (Fig. 13 a-h). En la población de Ahuehuevo la temporada de colecta, la etapa en que se forman las vainas y la interacción entre ambos factores tuvieron efectos significativo sobre el número de *Z. subfasciatus* por semilla, el mayor número de brúquidos se registró al final de la temporada durante las dos temporadas de colecta siendo más marcada para la segunda temporada de colecta (Figs. 13c y 13d).

Con respecto al daño ocasionado por *A. obtectus*, se encontró que en las poblaciones de Atila, Ahuehuevo y Malinalco hubo un efecto estadísticamente significativo de la temporada de colecta y de la etapa de formación de las vainas sobre el número de insectos que emerge por semilla (Tabla 6). El mayor número de brúquidos de esta especie se registró en la etapa intermedia de la temporada y conforme se acercó el final de la misma el número de brúquidos disminuyó (Figs. 13 a -h). En la población de Tepoztlán, no se encontraron efectos estadísticamente significativos de la temporada de colecta, de la etapa de formación de las vainas, o de la interacción entre ambos factores sobre el número de insectos que emerge por semilla (Tabla 6, Figs. 13e y 13f).

En resumen, *A. obtectus* tuvo una mayor presencia en la parte intermedia de la temporada durante los dos años de observaciones, mientras que *Z. subfasciatus* fue más importante al final de la misma. En el segundo año de observaciones se encontraron niveles de infestación tanto, de *A. obtectus* como de *Z. subfasciatus*, significativamente mayores en término del número de brúquidos que emergieron por semilla excepto en Tepoztlán, donde los niveles de daño producidos por *A. obtectus* fueron similares (Fig. 13).

Proporción de brúquidos parasitados

En las cuatro poblaciones sólo la etapa de formación de las vainas afecta de manera significativa la proporción de larvas de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* parasitadas (Tabla 6, Figs. 14a y 14 b).

La tendencia general muestra que la mayor proporción de larvas parasitadas de *Z. subfasciatus* se registró durante la etapa final de la temporada sin importar la temporada de colecta (Figs 14 a-h). En

cuanto a *A. oblectus*, la mayor proporción de larvas parasitadas se registró en la parte intermedia de la temporada; aun cuando el patrón es similar en todas las poblaciones fue más evidente en la población de Atila (Figs. 14a y 14b).

Tabla 6.- Resultados del análisis de varianza que muestran el efecto de la temporada de colecta de los frutos (97-98 ó 98-99) y la etapa de formación de los mismos (inicial, intermedia y final) para cuatro variables, en las diferentes poblaciones de estudio. Los * indican efectos significativos $P < 0.05$.

				Atila		Ahuehuevo		Tepoztlán		Malinalco	
Fuente de variación		g.l	F	P	F	P	F	P	F	P	
Zabrotes por semilla	Temporada de colecta	1	4.1093	0.0433 *	9.506	0.0025 *	1.5053	0.0227 *	8.476	0.0037 *	
	Etapa	2	4.6753	0.0098 *	15.35	0.0000 *	3.1607	0.0437 *	84.201	0.0000 *	
	Interacción	2	0.391	0.6766	4.007	0.0204 *	0.0963	0.9082	1.807	0.1647	
Acanthoscelides por semilla	Temporada de colecta	1	25.237	0.0000 *	8.5376	0.0041 *	1.2539	0.2636	9.022	0.0027 *	
	Etapa	2	4.479	0.0119 *	7.7221	0.0007 *	2.8266	0.0606	29.571	0.0000 *	
	Interacción	2	2.547	0.0795	2.6755	0.0725	0.917	0.4007	1.513	0.2208	
Proporción de Zabrotes parasitados	Temporada de colecta	1	2.003	0.1577	0.0075	0.9313	0.0021	0.9631	10.468	0.13	
	Etapa	2	12.583	0.0000 *	6.6538	0.0018 *	3.9531	0.0201 *	52.563	0.0000 *	
	Interacción	2	5.037	0.067	0.0072	0.9928	0.0038	0.9962	2.986	0.151	
Proporción de Acanthoscelides parasitados	Temporada de colecta	1	0.6857	0.4001	0.3875	0.5346	0.392	0.5317	1.771	0.1836	
	Etapa	2	3.1586	0.0435 *	6.7685	0.0016 *	9.2632	0.0001 *	34.066	0.0000 *	
	Interacción	2	0.118	0.8887	0.3731	0.6893	0.1328	0.8757	0.187	0.8292	

Maduración rápida

Maduración lenta

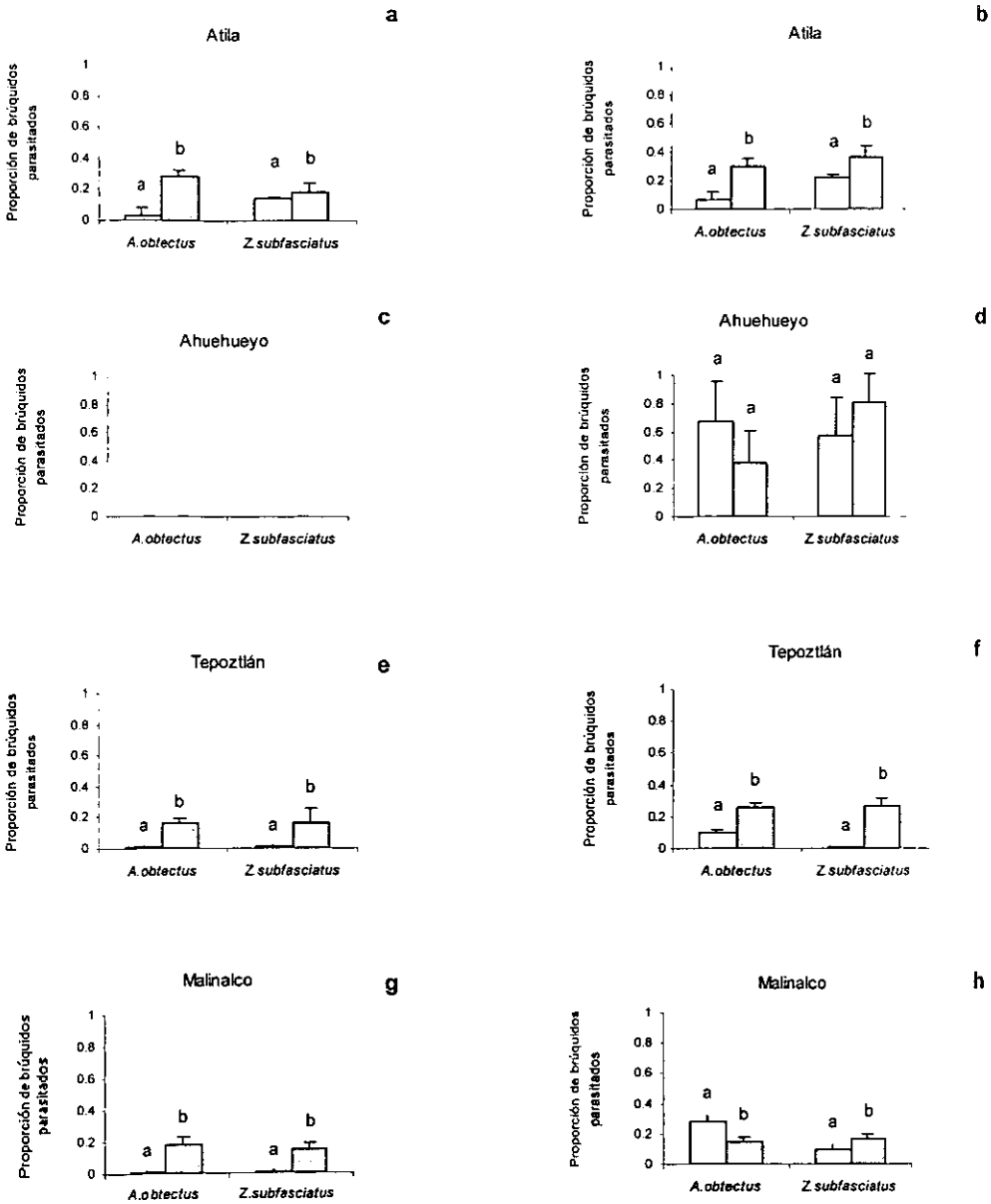


Figura 10.- Proporción de brúquidos parasitados, en función del tiempo que tardan en madurar las semillas (un mes =maduración rápida y mes y medio = maduración lenta). Las líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre el número de brúquidos registrados al inicio (barras vacías) y al final (barras llenas) de la temporada de colecta.

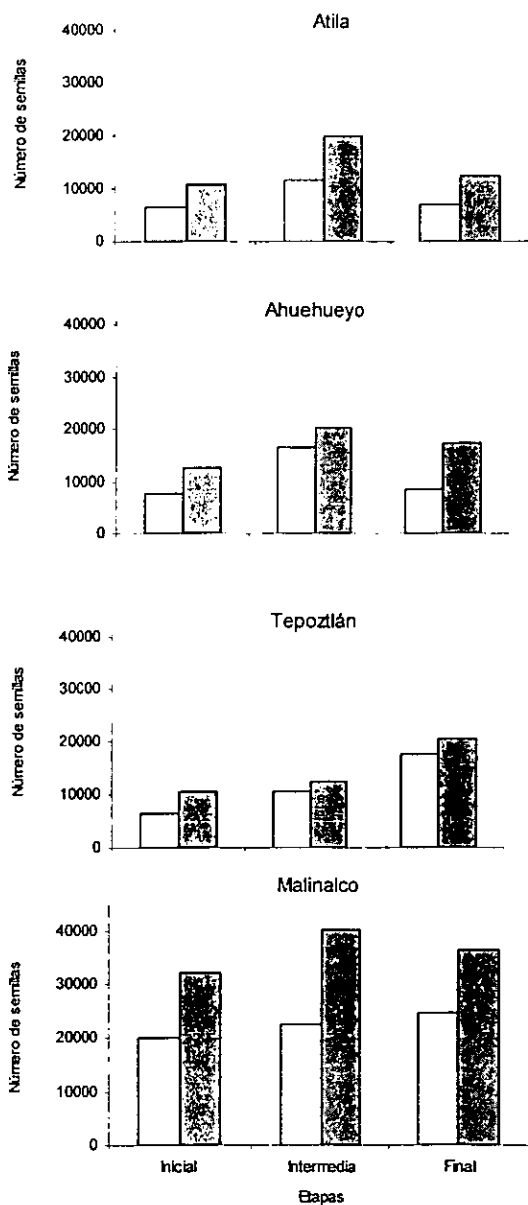


Figura 11.- Número estimado de semillas colectadas en cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris*, en dos temporadas de colecta. Las barras vacías corresponden a la temporada 97-98 y las llenas a la temporada 98-99.

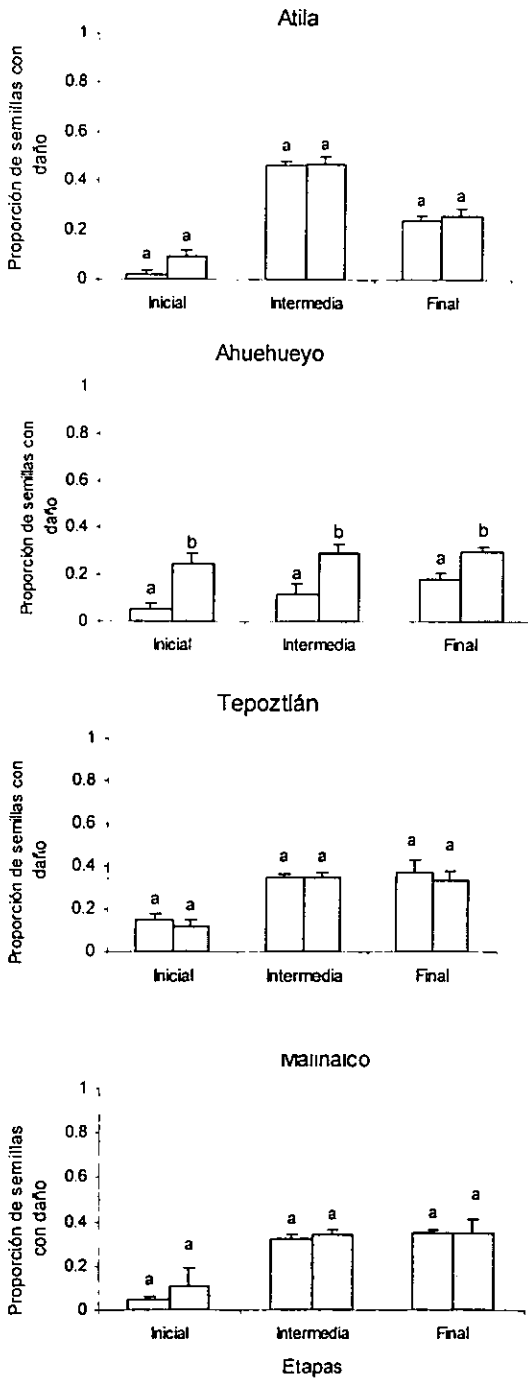


Figura 12.- Proporción de semillas con daño producido por dos especies de brúquidos a lo largo de la temporada de fructificación. Las barras vacías corresponden a la temporada 97-98 y las llenas a la temporada 98-99. Los valores corresponden al promedio, las líneas verticales al error estándar y las letras indican diferencias significativas entre temporadas de colecta.

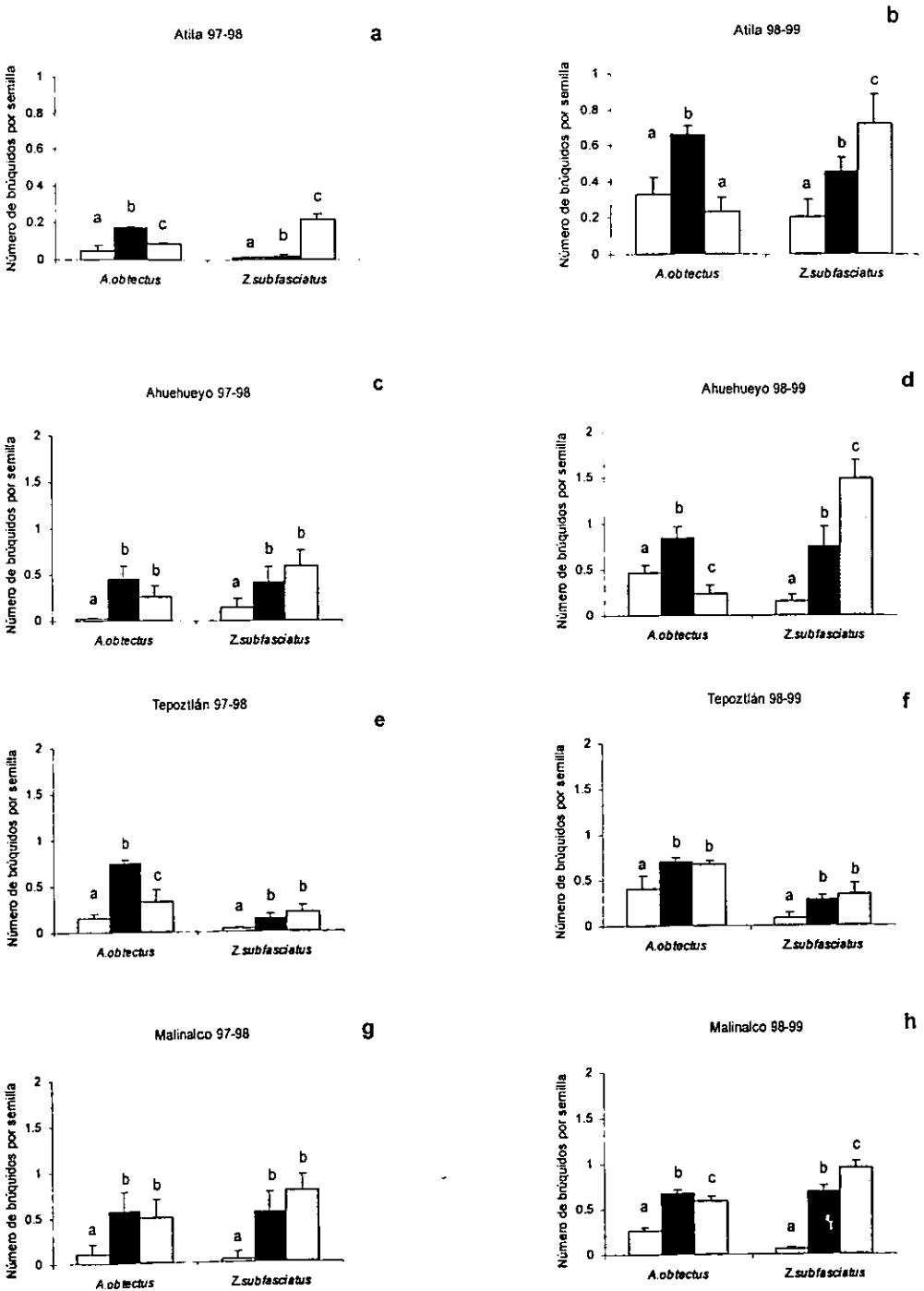


Figura 13.- Número de brúquidos por semilla registrados durante dos temporadas de colecta. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las diferentes etapas de formación de las semillas (barras blancas = etapa inicial, barras negras = etapa intermedia y barras grises = etapa final).

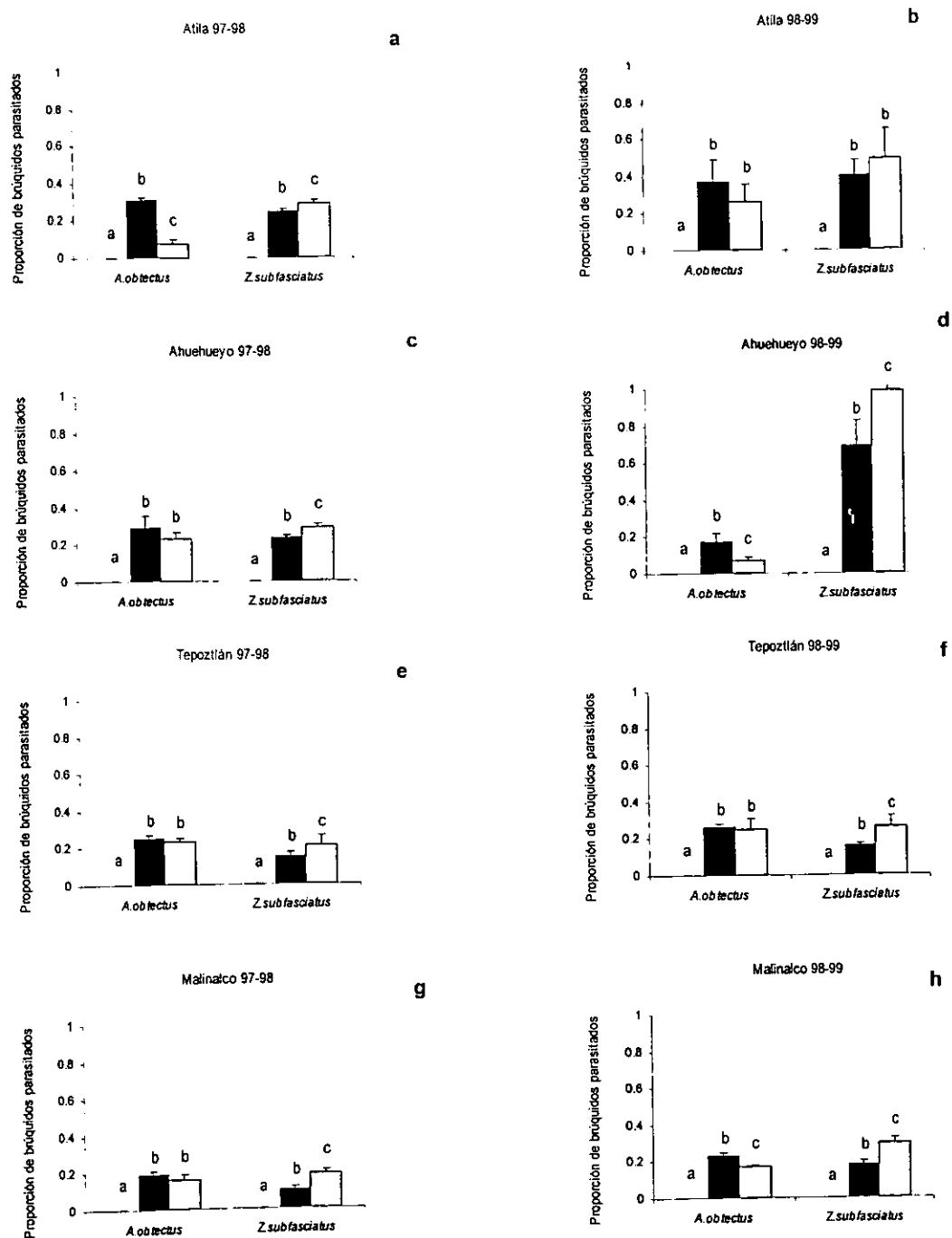


Figura 14.- Proporción de brúquidos parasitados durante dos temporadas de colecta. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre las diferentes etapas de formación de las semillas (barras negras = etapa intermedia y barras grises = etapa final).

DISCUSIÓN

A pesar de que tanto *Acanthoscelides obtectus* como *Zabrotes subfasciatus* son dos de las plagas más importantes de frijol para nuestro país, tanto en campos de cultivo como en almacenes, hasta ahora no existía información publicada que describiera la forma en que utilizan el recurso en condiciones naturales, ni cómo es la interacción entre ellos y con uno de sus enemigos naturales más importantes. Este es el primer trabajo que muestra cómo en condiciones naturales cambia la dinámica poblacional de estas dos especies de brúquidos (*A. obtectus* y *Z. subfasciatus*) en función de la cantidad y calidad de recurso disponible, así como por la presencia de sus enemigos naturales. Los resultados obtenidos muestran que la intensidad de infestación de las semillas por parte de los brúquidos cambian de un año a otro y que depende de factores como la etapa en la que se forman los frutos (y por consiguiente las semillas), el tiempo de maduración y de la cantidad de recurso disponible, lo cual esperábamos afectaría directamente las tasas de parasitismo. Sin embargo, no se observaron cambios en las tasas de parasitismo entre años ni entre poblaciones una posible explicación a esto es que al ser *Dinarmus basalis* un parasitoide generalista, muy probablemente está utilizando como hospederos brúquidos que se desarrollan en otras leguminosas como (*Vigna sp.* y *Phaseolus lunatus* o *P. coccineus*), las cuales se encuentran cerca de las poblaciones de estudio, tal y como ha sido reportado para otros sistemas (Nishimura, 1993).

Se ha documentado que los depredadores de semillas pueden ejercer una selección importante sobre las plantas, la cual puede moldear algunas de sus características tales como la cantidad y calidad de metabolitos secundarios, tiempo de germinación, crecimiento y producción de frutos (Janzen, 1971; Fujii et al., 1989; Menge, 1992; Power, 1992). En este sentido, los resultados obtenidos en este trabajo muestran que el mantener expuestas las semillas más tiempo (*i.e.*, maduración lenta) y alargar la temporada de fructificación se traducen en una mayor incidencia de daño, por lo que se esperaría que, en caso de que la depredación de semillas fuese una presión de selección importante, hubiera una tendencia a disminuir el tiempo de maduración de semillas y acortar la temporada de fructificación. Relacionado con lo anterior, se ha sugerido que una estrategia para disminuir el efecto de los depredadores es por medio de su "saciación" (Janzen, 1972; Crawley, 1983). Los resultados obtenidos sugieren que esta estrategia se observó en las plantas de *P.*

vulgaris; durante el segundo año de observaciones se registró un incremento de más del 50% en la producción de semillas y, a pesar de que la proporción de semillas con daño aumentó, en términos totales el número de semillas que no fueron infestadas fue mayor.

Para diferentes especies de plantas la intensidad de la depredación de semillas por brúquidos y otros insectos puede ser muy importante; en selvas se ha estimado que más del 90% de las especies de árboles pierden alrededor del 50% de sus semillas (Janzen y Vázquez-Yanes, 1991), en zonas áridas los porcentajes de pérdidas reportados para algunas leguminosas varían desde 8 hasta el 100% (Hauser, 1994; Miller, 1986, 1994; Flores-Martínez y Callejas, datos no publicados). El valor encontrado en este trabajo, fue cercano al 30%, el cual es relativamente bajo en comparación con lo reportado para otros sistemas, aunque cabe señalar que se tuvo diferencias importantes entre poblaciones y entre años. En la población de Ahuehuevo la intensidad de daño prácticamente se duplicó de un 25% a un 50 % durante el segundo año de observaciones, mientras que en las otras poblaciones la proporción de semillas consumidas se mantuvo relativamente constante. Diferencias como el tamaño de la población, cantidad y tiempo en el que el recurso está disponible, pueden ser algunos de los factores que hacen que cambie la intensidad de daño producida por los brúquidos de un año a otro. Ehrlen *et al.*, (1996) proponen que usan características basadas principalmente en la conspicuidad de la planta hospedera, es decir, en el tamaño y número de plantas que constituyen un parche dentro de una población. En este sentido, las observaciones de mayor incidencia de brúquidos en las poblaciones de mayor tamaño o con mayor densidad de parches parecerían apoyar esta hipótesis. Sin embargo, es necesario realizar estudios futuros en los que se trate de evaluar cuál es la característica más importante mediante la cual *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus* localizan a sus hospederos (e.g., el número de parches dentro de la población, el número de vainas por parche o el tamaño de las vainas en cada planta, entre otras características); para otras especies de brúquidos como *Bruchus atomarius*, más que por el tamaño de la planta o la densidad de las mismas se guían por el tamaño del fruto, lo cual está directamente correlacionado con el tamaño de las semillas (Ehrlen *et al.*, 1996), por lo cual esto tendría también que considerarse.

Con respecto a la relación entre la infestación por brúquidos y la calidad de las semillas se encontró un resultado no esperado. La menor proporción de daño se registró en las semillas de la

población de Atila, las cuales podrían catalogarse como de mejor calidad, mientras que en el otro extremo, las semillas de Malinalco, evaluadas como de menor calidad, fueron las más infestadas. Aun cuando existe evidencia de que la calidad del recurso es un factor determinante en el desempeño y la adecuación de los consumidores, entre ellos los brúquidos (Slansky y Rodríguez, 1985; Simpson y Simpson, 1990, Slansky, 1993; Fox y Tatar, 1994; Fox *et al.*, 1994; Cruz-Rivera y Hay, 2000). El hecho de haber encontrado que las tasas de infestación fueron mayores en semillas de menor calidad (población de Malinalco), sugiere que los brúquidos al igual que otros insectos como los lepidópteros, tienen la capacidad de reemplazar la calidad del recurso por la cantidad. Sin embargo, hasta ahora son pocos los estudios en los que se ha evaluado cómo la cantidad de recurso compensa la calidad y a su vez cómo afecta la adecuación de los consumidores (Simpson y Simpson, 1990). Otra posible explicación a esto, tiene que ver con la cantidad de recurso disponible, ya que la población de Malinalco, además de ser la más grandes en términos del área ocupada y número de parches que la constituyen, fue la población en la que se registró un mayor número de semillas durante las dos temporadas de colecta. Por trabajos previos, se sabe que el número de semillas disponibles es un factor muy importante para que los brúquidos encuentren la planta hospedera, se inicie la oviposición de las hembras y a su vez se incrementen las tasas de infestación. Callejas (1996) reportó que manteniendo fija la biomasa del recurso que se le ofreció a *Z. subfasciatus* (5 gramos equivalen a 38 semillas de *Phaseolus coccineus formosus* y sólo 5 semillas de *Phaseolus coccineus coccineus*), las hembras de *Z. subfasciatus* prefirieron ovipositar sobre semillas de *P. coccineus formosus* (45% de semillas infestadas) que sobre semillas de *P. coccineus coccineus* (15% de semillas infestadas).

Con respecto a la dinámica de los brúquidos en las cuatro poblaciones examinadas, los primeros en infestar las semillas fueron *A. obtectus*, los cuales se encuentran desde que empiezan a madurar las semillas. La explicación de este hecho puede estar relacionado con lo reportado por Pouzat (1981, en Fujii *et al.*, 1990), quien por medio de estudios electroantenográficos mostró que las hembras de *A. obtectus* pueden detectar con mayor facilidad la presencia de plantas de *P. vulgaris* cuando las vainas están verdes, ya que éstas emiten compuestos químicos característicos que guían a las hembras, estimulan la ovogénesis e inducen la oviposición. Otra posible explicación de la ocurrencia de esta especie al inicio de la temporada de fructificación es que las semillas sufren una disminución de su

calidad con la edad ya que la cantidad de agua disminuye y la dureza de la testa aumenta (Hunter *et al.*, 1992). Se ha demostrado que estos factores afectan el desempeño de *A. obtectus* ya que el tiempo de desarrollo de este brúquido es menor y la sobrevivencia alta cuando se desarrolla sobre granos de frijol con altos contenidos de humedad (Martínez, 1988).

En cuanto a los brúquidos de *Z. subfasciatus* que llegan a infestar las semillas de *P. vulgaris* durante la parte media de la temporada, periodo en el cual la mayoría de las semillas están maduras, se sabe que aun cuando la humedad es un factor importante para su desarrollo, si las semillas presentan humedad relativa de entre 50 y 70 % las hembras infestan las semillas y las larvas se desarrollan sin que esto afecte su desempeño (Hill, 1990). Sin embargo, un factor que es muy importante para *Z. subfasciatus* es la cantidad de recurso disponible. Los resultados muestran que la etapa en la que llega *Z. subfasciatus* a infestar las semillas de *P. vulgaris* coincide con el momento en el que la cantidad de recurso disponible es alto. De hecho, existe una correlación significativa entre el número de individuos de esta especie de brúquido y el número total de semillas presentes ($R=0.495$, $P=0.0013$, $n=80$). Aun cuando los datos obtenidos en este trabajo no nos permiten asegurar que lo que estamos observando es realmente una reacción entre la producción de la planta y el daño que le ocasionan los brúquidos, como se ha reportado para otros sistemas (Janzen, 1972; Crawley, 1983; Denno *et al.*, 2000), si podemos decir que hay indicios de que si la proporción de semillas con daño en una temporada es alta, la producción de semillas para la siguiente temporada también será alta, hecho que se observó principalmente en las poblaciones de Atila y Malinalco, por lo que es necesario diseñar experimentos específicos que nos permitan demostrar cómo la proporción de semillas con daño para una temporada está correlacionada con la producción de semillas de la siguiente temporada.

El periodo en el que *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* comparten y probablemente compiten por el recurso es de tres a cuatro semanas. Durante este tiempo es evidente como el número de *A. obtectus* decrece y el número de *Z. subfasciatus* aumenta. El mismo comportamiento se ha observado en experimentos hechos en el laboratorio bajo condiciones controladas, donde después de tres semanas *Z. subfasciatus* desplaza a *A. obtectus* (ver capítulo III). De igual forma, en otros sistemas donde está incluido *Z. subfasciatus* se ha encontrado que éste puede ser un buen competidor. Mitsunaga y Fujii

(1999) encontraron que cuando *Z. subfasciatus* y *Callosobruchus chinensis* compiten por sitios de oviposición utilizando como hospedero semillas de *P. vulgaris*, las hembras de *Z. subfasciatus* ponen un mayor número de huevos y los distribuyen en todas las semillas disponibles llegando, después de algunas generaciones, a desplazar a *C. chinensis*.

La presencia del parasitoide parece actuar en contra de un mayor dominio de *Z. subfasciatus*, ya que la proporción de larvas parasitadas es más alta que la observado en larvas de *A. obtectus*, excepto en la población de Tepoztlán donde muestran niveles de parasitismo similares. Existe una correlación significativa entre la abundancia de *Z. subfasciatus* y la proporción de parasitismo ($R=0.606$, $P=0.012$, $n=200$), lo cual indica una preferencia de los parasitoides por esta especie, lo que no ocurre con *A. obtectus* ($R=0.385$, $P=0.141$, $n=200$). A pesar de que los resultados muestran que el parasitoide es una presión de selección fuerte para los brúquidos de *Z. subfasciatus*, éste ha logrado soportar la presión a tal grado que sigue dentro del sistema y, por si fuera poco, es considerado una de las plagas más importantes del país. No se sabe exactamente cual es la estrategia que tiene este brúquido para seguir manteniendo poblaciones altas aún en presencia del parasitoide, aunque se podría pensar que es mediante la producción de muchos hijos tratando así de aumentar la probabilidad de que algunos de los individuos no sean parasitados, completen sus desarrollo y logren reproducirse, como ocurre en otros sistemas plantas-herbívoros (Crawley, 1983; Howe *et al.*, 1988). Sin embargo, para los sistemas donde se incluyen los niveles tróficos herbívoro y parasitoide, no existe hasta ahora evidencia que indique que los herbívoros pueden tener tantos hijos como para saciar a los parasitoides y, por consiguiente, es necesario hacer estudios encaminados a tratar de contestar este aspecto.

La dinámica de los parasitoides fue muy parecida en las cuatro poblaciones; durante las dos temporadas de trabajo se encontró que estos insectos llegan a las poblaciones de *P. vulgaris* hasta la parte media de la temporada, lo cual puede ser explicado porque ellos tienen que superar varios obstáculos antes de encontrar al hospedero. Primero localizar el hábitat del hospedero y posteriormente localizar a los hospederos, para lo cual se valen de estímulos físicos (vibraciones producidas por los hospederos durante su alimentación) y químicos (volátiles liberados durante o después del proceso de alimentación del hospedero), estímulos que no pueden ser detectados por los parasitoides si no existe

previamente la interacción planta-herbívoro, además de que la población del hospedero tiene que alcanzar una densidad lo suficientemente alta para que sean detectados por el parasitoide (Turlings et al., 1993).

La proporción de brúquidos parasitados de las dos especies (*A. obtectus* y *Z. subfasciatus*) encontradas en este estudio fue más o menos constante durante los dos años de observación, lo cual nos indicaría que cambios en los niveles tróficos inferiores (plantas hospederas y hospederos) no afectaron significativamente al tercer nivel trófico (parasitoides). Por lo tanto, podríamos decir que las fuerzas ascendentes (bottom-up), por lo menos para este sistema y en condiciones naturales, no tuvieron un efecto importante. El hecho de no haber encontrado un efecto directo sobre un tercer nivel trófico (*Dinarmus basalis*) como consecuencia de un cambio en la cantidad y calidad del recurso (semillas) y, por lo tanto, del brúquido hospedero, puede deberse a que *D. basalis* en estas poblaciones, como se ha reportado para otras poblaciones de leguminosas esté utilizando como hospederos a otras especies de brúquidos que también se alimentan de semillas de leguminosas (Nishimura, 1993; Leveque et al., 1993; Ouedraogo et al., 1996). Hemos observado que en las poblaciones de Atila y Ahuehuevo, además de encontrarse brúquidos de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus*, se encuentran brúquidos de *A. obvelatus*, los cuales se alimentan de semillas de *Phaseolus lunatus* y también son parasitados por *D. basalis*. No es difícil suponer que esto suceda ya que muchas especies de parasitoides llegan a especializarse en la planta hospedera y no en insecto hospedero (Nishimura, 1993).

A pesar de que podría pensarse que la presencia y abundancia de cada uno de integrantes de la interacción (brúquidos y parasitoides) dependa de la población donde se encuentran, como consecuencia de cambios en la fenología de las plantas (etapa en que aparecen los frutos y tiempo de maduración de las semillas), de la cantidad y calidad del recurso disponible (semillas para los brúquidos y brúquidos para los parasitoides), las cuatro poblaciones mostraron un patrón general similar. La presencia de *A. obtectus* en las cuatro poblaciones de estudio fue siempre al inicio y parte media de la temporada, infestando en mayor proporción semillas formadas al inicio de la temporada sin importar si tenían maduración lenta o rápida, mientras que *Z. subfasciatus* infestó en mayor proporción semillas formadas en la parte media y final de la temporada y de maduración lenta; por su parte se encontró que el mayor número del parasitoide *D. basalis* se registró en la parte media y final de la temporada,

utilizando en mayor proporción larvas de *Z. subfasciatus*. Esto hace suponer que las diferencias en número de brúquidos y parasitoides, así como la presencia de los mismos en poblaciones naturales, deben buscarse a un nivel más fino como, por ejemplo, requerimientos abióticos y bióticos de los brúquidos y del parasitoide, variaciones en la concentración y tipo de metabolitos secundarios, así como en diferencias en aspectos estructurales de las semillas (dureza de la testa, forma, textura, etc.) en las diferentes poblaciones. Estudios que consideren tanto las necesidades como estrategias de los brúquidos y los parasitoides para encontrar a sus hospederos, así como variaciones del hospedero a este nivel, son importantes para entender mejor los mecanismos involucrados en el proceso de selección de hospederos en condiciones naturales, el entendimiento de las variaciones a nivel intraespecífico de la interacciones planta-herbívoro-parasitoide y, eventualmente, servir como base para programas de control biológico de plagas de cultivos de importancia agrícola.

CAPÍTULO II

VARIACIÓN EN LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA Y ADAPTACION LOCAL DE *Zabrotes subfasciatus* EN CUATRO POBLACIONES SILVESTRES DE *Phaseolus vulgaris*

INTRODUCCIÓN

La biología evolutiva se ha visto beneficiada con los estudios teóricos y prácticos sobre la evolución de historias de vida. No obstante, es frecuente encontrar que existe confusión entre el término "historias de vida" y las diferentes etapas del ciclo de vida de los organismos (Benabib, 1993). El estudio de las historias de vida involucra el conocimiento de la ecología y de la evolución de los organismos, siendo su principal objetivo el tratar de entender cómo la selección natural moldea características del ciclo de vida de los organismos que influyen directamente en su sobrevivencia y reproducción y, por lo tanto, en su adecuación (Stearns, 1993; Benabib, 1993). Las historias de vida dan como resultado fenotipos particulares que se definen como un conjunto de características coadaptadas (por ejemplo, la edad a la madurez, la fecundidad, la sobrevivencia específica de cada edad y el número de eventos reproductivos durante la vida de un organismo) que han evolucionado bajo la presión de la selección natural (Denno y Dingle, 1981; Benabib, 1993).

De manera hipotética, un organismo tendría una adecuación máxima si tuviera la energía suficiente para reproducirse casi inmediatamente después de nacer, produjera muchos descendientes de tamaño grande y tuviera una vida reproductiva muy larga. Sin embargo, la variación espacial y temporal de los recursos alimenticios, las restricciones impuestas por la velocidad a la que pueden obtener y asimilar los nutrientes y las restricciones en la adquisición y procesamiento de esos recursos, entre otras razones por el riesgo de ser depredado, hacen imposible la existencia de este organismo "ideal". En condiciones naturales los individuos deben repartir su energía en diferentes funciones como crecimiento, manutención, almacenamiento, reparación y reproducción, todas necesarias para sobrevivir y/o dejar descendencia. Un aspecto interesante es que la forma de utilizar los recursos varía de especie a especie, de población a población e, incluso, de individuo a individuo, por lo que la diversidad de historias de vida que podemos observar en la naturaleza es enorme

(Benabib, 1993; Roff, 1992; Stearns, 1993). Al respecto se han propuesto varios modelos que tratan de explicar la evolución de historias de vida, así como predecir estrategias óptimas o combinaciones de características que pueden evolucionar en situaciones particulares, permitiéndole a los organismos alcanzar una adecuación máxima (Stearns, 1977; Boyce 1984; Falconer, 1989; Mitchell-Olds y Rutledge, 1986; Roff, 1992).

Para insectos herbívoros varios estudios han mostrado que algunos de los caracteres de historia de vida (e.g., tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño de los individuos de la progenie) se ven afectados dependiendo del hospedero sobre el que se desarrollan (Mitchell, 1975; Cipollin y Stiles, 1991; Callejas, 1996; Ríos, 1998, Solarz y Newman, 2000). Por otro lado, existe evidencia de que los enemigos naturales (depredadores y parasitoides), también son un factor de selección importante (Kareiva y Sahakian, 1990; Monge *et al.*, 1995; Bertschy *et al.*, 2000). En este sentido, y considerando la alta heterogeneidad ambiental que se presenta en la naturaleza, no sería raro que para los herbívoros de una localidad con un ambiente particular, los enemigos naturales pueden ser la fuerza selectiva más importante, mientras que en otra localidad sea la calidad del recurso, de tal forma que los herbívoros responden según las presiones particulares del sitio donde se desarrollan dando origen a lo que se conoce como adaptación local (Hairston *et al.*, 1960; Lawton y McNeil, 1970; Alstad y Edmunds, 1983; Kareiva y Sahakian, 1990; Gould *et al.*, 1991; Ebert, 1994, 1996). En términos generales, cuando se presenta adaptación local los organismos presentan un mejor desempeño (evaluado, por ejemplo, en términos de sobrevivencia y tamaño corporal de la progenie) cuando crecen bajo las mismas condiciones bióticas y abióticas donde se han estado desarrollando sus progenitores por varias generaciones, comparado con el que tendrían si se desarrollaran en un ambiente con condiciones ambientales diferentes. Esta ventaja observada se atribuye a características morfológicas, fisiológicas o de comportamiento que producen un incremento en su éxito reproductivo y sobrevivencia. Esta adaptación local ha sido reportada, por ejemplo, en *Stator limbatus* (Coleoptera: Bruchidae) el cual tuvo una sobrevivencia más alta y un tiempo de desarrollo menor cuando se desarrolló sobre semillas de *Cercidium floridum* (su hospedero original) que cuando se le cambió a una especie afín como es *Cercidium microphyllum* (Fox *et al.*, 1995). Esta respuesta diferencial ha sido atribuida en la mayoría de los casos a limitaciones fisiológicas y morfológicas de los organismos (Johnson y Klister, 1985).

La adaptación local puede ser estudiada en el contexto de las interacciones hospedero-parasitoide y planta-herbívoro a través de experimentos de trasplantes (Via, 1990; Ebert, 1994, 1996). Estos estudios permiten conocer cómo cada uno de los participantes de la interacción responden según su plasticidad y su adaptación cuando las condiciones bajo las que se desarrollan cambian (Ebert, 1996). Actualmente contamos con evidencia que muestra que tanto las características morfológicas como las químicas de las plantas, modifican el comportamiento y desempeño de los herbívoros (Cipollini y Stiles, 1991; Fox *et al.*, 1994; Callejas, 1996; Ríos, 1998), por lo que no es difícil pensar que si estas características varían en distintos ambientes, los herbívoros tendrían que adaptarse a las condiciones particulares del sitio.

Bajo este marco, en el sistema constituido por el brúquido *Zabrotes subfasciatus* y su hospedero *Phaseolus vulgaris*; en caso de haber adaptación local en *Z. subfasciatus* se esperaría encontrar que los valores en sus caracteres de historia de vida sean favorables y le permitan maximizar su adecuación (por ejemplo, tiempo de desarrollo corto, sobrevivencia alta y mayor tamaño corporal de los individuos que emergen) cuando se desarrollan sobre semillas de la misma población de la que provienen, en comparación con los que presentarían al desarrollarse en semillas de otras poblaciones de la misma especie si las semillas son diferentes en términos de la calidad y/o cantidad del recurso que ofrecen a los brúquidos.

Indudablemente existen aún varias preguntas sobre cuál es el efecto que ejercen las plantas hospederas sobre la variación en los caracteres de historia de vida de los brúquidos y cómo se verá reflejado en el desempeño de los organismos. En este sentido, el objetivo del trabajo fue evaluar la variación en los atributos de historia de vida de los brúquidos en cuatro poblaciones de *P. vulgaris* y determinar si existe adaptación local en las distintas poblaciones donde se encuentra este coleóptero, esto último como consecuencia de presiones selectivas locales que operan en cada población.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para determinar la variación en los caracteres de historia de vida y adaptación local en *Zabrotes subfasciatus* se seleccionaron cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris*, las cuales, se ubican en Malinalco, Estado de México, Tepoztlán, Morelos, y Ahuehuevo y Atila, ambas en el estado de Puebla. Estas poblaciones tienen en común la presencia de dos especies de brúquidos (*Acanthoscelides obtectus* y *Z. subfasciatus*) y uno de sus enemigos naturales (el parasitoide *Dinarmus basalis*). Sin embargo, también existen diferencias entre ellas, como por ejemplo, el área total que ocupan, calidad y cantidad de recurso (semillas) disponible para los depredadores de semillas y densidad de enemigos naturales (para más detalle ver capítulo I).

Colecta y preparación de semillas

En cada una de las poblaciones silvestres de *P. vulgaris*, cada quince días desde que los frutos (vainas) estaban secos y dehiscentes con semillas maduras - definidas éstas como semillas que han completado su desarrollo y están aptas para germinar- se colectaron de manera aleatoria 600 vainas tomadas de diferentes parches encontrados según la población. Las colectas se hicieron de noviembre de 1998 a febrero de 1999. Una vez en el laboratorio las vainas se colocaron en recipientes de vidrio con tapa de malla delgada con el fin de esperar la emergencia de los brúquidos y parasitoides. Posteriormente, las vainas se limpiaron de ramas, hojas y/o flores de la misma planta o de otras plantas que pudieran haberse tomado en el momento de la colecta. Después, se extrajeron las semillas de las vainas, separándose en tres categorías: semillas limpias, semillas infestadas con huevecillos y semillas con orificios de brúquidos o con algún otro tipo de daño. Las semillas que no mostraron presencia de brúquidos y/o parasitoides se almacenaron a 5 °C durante cinco días con objeto de eliminar cualquier organismo que pudiera provocar una infestación indeseable posterior. Las semillas que presentaron huevos u orificios de entrada por parte de los brúquidos se mantuvieron en frascos de vidrio con capacidad de un litro, bajo condiciones controladas (temperatura 29-30 °C, humedad relativa 70% y fotoperiodo 16 hrs. luz y 8 hrs. oscuridad) y se dejaron hasta que emergieron los brúquidos que posteriormente fueron utilizados para iniciar los cultivos. La humedad de las semillas se estandarizó a

una humedad relativa de aproximadamente 90% con la finalidad de que en el momento de iniciar los experimentos esta variable fuera constante, para ello se utilizaron sales de nitrato de calcio (Martínez, 1988). Los cultivos de los brúquidos se mantuvieron en laboratorio durante tres generaciones, bajo condiciones de luz y temperatura controladas sobre semillas de la misma localidad donde fueron colectados antes de iniciar los experimentos.

Variación de los caracteres de historia de vida

Para evaluar las diferencias entre poblaciones en las características de historia de vida y la existencia de adaptación local se realizaron experimentos de trasplante (Vía, 1990), los cuales consisten en utilizar individuos que se han alimentado durante varias generaciones de un tipo de semillas y exponerlos a otro tipo de semillas diferente. El experimento consistió en colocar 5 semillas de una de las poblaciones en vasos de plástico de 70 ml y liberar, en cada uno, una hembra y un macho de *Z. subfasciatus* de tres días de edad previamente apareados, seleccionados al azar del cultivo correspondiente, por ejemplo, si utilizábamos semillas de Malinalco, sobre éstas se pusieron a ovipositar brúquidos que provenían de los cultivos de Atila, Ahuehuevo y Tepoztlán. Para cada una de las poblaciones se colocó un tratamiento testigo el cual consistió en poner en el vaso semillas de la población en cuestión con brúquidos que provenían de la misma. Para cada una de las poblaciones se contó con 50 réplicas; en total se colocaron 800 dispositivos (4 poblaciones de brúquidos X 4 localidades de *P. vulgaris* X 50 réplicas).

Los vasos se acomodaron aleatoriamente en una charola dentro de una incubadora PERCIVAL Mod. LV35 bajo condiciones controladas de humedad (70%), temperatura (29.0°C) y fotoperiodo (16:8 luz:oscuridad). Después de cinco días se sacaron los adultos, se colocaron en cápsulas de gelatina y se guardaron en el refrigerador para ser medidos posteriormente. Para cada vaso se registró el número de huevos ovipositados en cada semilla y cada una de éstas se guardó individualmente en cajas de plástico que se mantuvieron bajo las mismas condiciones de incubación. Veinte días más tarde, y hasta que dejaron de emerger los brúquidos, se registró la fecha de emergencia de cada uno de los brúquidos, con lo cual se calculó el tiempo de desarrollo; de manera paralela se registró el sexo de los brúquidos, el número total de los individuos emergidos por semilla y el tamaño de los mismos. El tamaño se evaluó a

partir del largo del cuerpo, desde donde empieza la cabeza hasta donde termina el abdomen, utilizando un vernier digital (Fig.15).

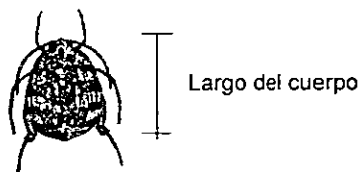


Figura 15.- Forma en como se registró el tamaño corporal de los brúquidos (largo del cuerpo, mm).

Debido a que se verificó que las variables medidas cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad del modelo, se procedió a realizar análisis de varianza unifactoriales considerando el origen de las semillas (población) como variable independiente y el número de huevos, tiempo de desarrollo, sobrevivencia (número de individuos emergidos/número de huevos), proporción sexual y tamaño corporal como variables dependientes. Los datos de proporción sexual y sobrevivencia fueron previamente transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción (Sokal, 1980). En caso de encontrar diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples utilizando la prueba de Tukey ($\alpha=0.05$).

Adapatación local

De manera paralela, para averiguar si existe adaptación local, los resultados de este experimento se analizaron con análisis de varianza bifactoriales, considerando la procedencia de los brúquidos y el origen de las semillas como fuentes de variación y el número de huevos, tiempo de desarrollo, sobrevivencia, proporción sexual y tamaño corporal de la progenie como variables dependientes. Los datos de proporción sexual y sobrevivencia fueron previamente transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción (Sokal, 1980). En este análisis la interacción entre origen de la semilla y procedencia de los brúquidos puede ser utilizada para probar la existencia de adaptación local, si se cumple la condición de que, además de resultar estadísticamente significativa la interacción, se da el caso que los valores más altos (en términos del desempeño de los brúquidos) se presentan en el tratamiento testigo, en este caso, brúquidos desarrollados sobre semillas de su

misma población (Via, 1990). Cabe señalar que si los resultados no fueran en este sentido no es señal de mala adaptación, ya que si el desempeño de los herbívoros en otras plantas hospederas no es tan alto como el observado en la planta de origen (testigo), es probable que se deba a una respuesta de plasticidad para utilizar otras plantas hospederas e, incluso, sea el inicio de un proceso de adaptación a nuevos hospederos (Mopper *et al.*, 1995).

RESULTADOS

Variación de los caracteres de historia de vida

Zabrotes subfasciatus presentó una alta variación interpoblacional en prácticamente todos los caracteres evaluados. En las cuatro poblaciones de brúquidos se encontraron diferencias estadísticamente significativas para todos los caracteres evaluados (Tabla 7).

En términos globales, las poblaciones que mostraron las mayores diferencias fueron las de Atila y Tepoztlán, siendo los brúquidos provenientes de Atila los que tuvieron un mejor desempeño en comparación con los de Tepoztlán. Las poblaciones de Ahuehuevo y Malinalco tuvieron resultados variados pero siempre intermedios. Las diferencias más importantes entre las poblaciones se dieron para el tiempo de desarrollo y la sobrevivencia; individuos provenientes de Atila se desarrollaron casi un 20% más rápido que aquellos provenientes de Tepoztlán, y su sobrevivencia fue de más del doble (82 vs 33%) sin que esto se reflejara en el tamaño corporal de los individuos de la progenie, ya que no fue estadísticamente diferente al registrado para los brúquidos de Ahuehuevo.

Para el caso de la proporción sexual, aunque también se encontraron diferencias significativas, no fue en el sentido esperado, es decir, una mayor proporción de hembras en sitios con "aparentes buenas condiciones", ya que la proporción de hembras en las poblaciones de Atila y Ahuehuevo (semillas de buena calidad en términos del tamaño), fue cercana a 1:1, mientras que en las poblaciones de Malinalco y Tepoztlán (semillas de mala calidad) la proporción sexual estuvo significativamente sesgada a las hembras (Tabla 7).

Tabla 7.- Resultados del análisis de varianza, para seis caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* en cuatro poblaciones diferentes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre poblaciones ($P < 0.0001$; prueba de Tukey).

CARACTER DE HISTORIA DE VIDA	POBLACION	X		E.S	F	P
Número de huevos	Atila	4.08	a	0.36	21.13	0.006
	Ahuehueyo	3.8	b	0.16		
	Malinalco	3.24	b	0.18		
	Tepoztlán	3.01	b	0.4		
Tiempo de desarrollo (días)	Atila	31	a	0.44	25.95	0.0001
	Ahuehueyo	36	b	0.51		
	Malinalco	30	a	0.54		
	Tepoztlán	37	b	1.22		
Sobrevivencia (#de adultos emergidos / # de huevos)	Atila	0.88	a	0.038	21.78	0.0001
	Ahuehueyo	0.80	b	0.046		
	Malinalco	0.81	b	0.043		
	Tepoztlán	0.69	c	0.045		
Proporción sexual (# de machos/ total)	Atila	0.49	a	0.03	5.25	0.001
	Ahuehueyo	0.49	a	0.03		
	Malinalco	0.38	b	0.03		
	Tepoztlán	0.32	b	0.04		
Tamaño de las hembras (mm)	Atila	2.39	a	0.01	20.23	0.0001
	Ahuehueyo	2.42	a	0.01		
	Malinalco	2.32	b	0.02		
	Tepoztlán	2.26	b	0.02		
Tamaño de los machos (mm)	Atila	2.03	a	0.009	23.55	0.0001
	Ahuehueyo	2.05	a	0.009		
	Malinalco	2.04	a	0.004		
	Tepoztlán	1.97	b	0.006		

Adaptación local

Se encontró que tanto el origen de las semillas como la procedencia de los brúquidos tienen un efecto significativo sobre los caracteres de historia de vida registrados (Tabla 8), pero más importante aún es que en todos los caracteres evaluados se encontró que la interacción entre los factores origen de las semillas y procedencia de los brúquidos fue significativa, lo cual es uno de los requisitos para suponer la presencia de adaptación local (Via, 1990).

Atila

Los resultados obtenidos sugieren que en la población de Atila existe adaptación local, pues en prácticamente todas las variables examinadas el desempeño de los brúquidos fue mejor (menor tiempo de desarrollo, mayor sobrevivencia, mayor número de huevos y mayor o igual tamaño de los brúquidos emergidos) cuando se desarrollaron sobre semillas de su misma localidad, las cuales corresponde a las utilizadas por sus progenitores por varias generaciones, en comparación con su desempeño en semillas de otras poblaciones (Figs. 16a, 16b, 16a, 16c y 16d).

Ahuehuevo

Para los brúquidos que provienen de semillas de Ahuehuevo la existencia de adaptación local no es clara, aunque los valores promedio del número de huevos, hembras y machos, sobrevivencia y tamaño de hembras y machos fueron mayores cuando los brúquidos se desarrollaron en semillas de Ahuehuevo en comparación de cuando se desarrollan en semillas de las otras poblaciones; no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones (Figs. 16b, 16c, 16d y 16a). Con respecto al tiempo de desarrollo, los brúquidos se desarrollaron significativamente más rápido en semillas de Malinalco, seguidas por las de Ahuehuevo, Atila y Tepoztlán (Fig. 16a). La proporción sexual estuvo sesgada a hembras cuando los brúquidos se desarrollaron sobre semillas de Atila y Malinalco, mientras que cuando lo hicieron sobre semillas de Ahuehuevo y Tepoztlán la proporción sexual fue de 1:1 (Fig. 17b).

Tepoztlán

Para el caso de los brúquidos provenientes de Tepoztlán no se encontró evidencia de adaptación local. Los brúquidos se desarrollaron significativamente más rápido en semillas de Malinalco y Atila en comparación con el tiempo que tardaron en desarrollarse sobre las semillas de

las otras dos poblaciones (Fig.16a). Para otros caracteres como el número de huevos, número de hembras y machos se observó que los valores promedio registrados fueron más altos cuando los brúquidos se desarrollaron en semillas de Tepoztlán; sin embargo, estos resultados no difieren significativamente de los obtenidos cuando los brúquidos se desarrollaron en semillas de las otras poblaciones (Fig. 16b, 16c, 16d). En cuanto a la sobrevivencia encontramos que ésta es significativamente más alta cuando *Z. subfasciatus* se desarrolla en semillas de Ahuehuevo y Tepoztlán que cuando se desarrolla en semillas de Malinalco y Atila donde el número de individuos que emergen es significativamente menor (Fig. 17a).

Malinalco

Para los brúquidos que provienen de Malinalco tampoco se encontró evidencia de la existencia de adaptación local. El tiempo de desarrollo de los brúquidos sobre semillas de Malinalco es menor pero no difiere del registrado cuando los brúquidos se desarrollan sobre semillas de las poblaciones de Atila y Ahuehuevo (Fig. 16a). Asimismo, para el número de huevos y proporción sexual, se encontró que no hay diferencias significativas cuando los brúquidos se desarrollan y ovipositan en semillas de las otras poblaciones (Figs. 16b y 17b), mientras que para el número de hembras y de machos se encontró que es significativamente mayor cuando se desarrollan en semillas de Atila y Ahuehuevo que cuando se desarrollan en semillas de Malinalco y Tepoztlán (Figs. 16c y 16d). La sobrevivencia fue significativamente más alta cuando los brúquidos se alimentan de semillas de Atila en comparación con lo obtenido para las semillas de las localidades de Malinalco, Ahuehuevo y Tepoztlán donde la sobrevivencia de los brúquidos fue menor (Fig. 17a).

Tabla 8.- Resultados del análisis de varianza de ocho caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* .Para evaluar la existencia de adaptación local.

CARACTER DE HISTORIA DE VIDA	FUENTE DE VARIACION	F	P
Número de huevos	Origen de los brúquidos	12.08	0.0001
	Origen de las semillas	1.880	0.131
	Interacción	2.47	0.008
Tiempo de desarrollo	Origen de los brúquidos	95.04	0.0001
	Origen de las semillas	26.11	0.0001
	Interacción	4.811	0.0001
Número de hembras	Origen de los brúquidos	26.91	0.0001
	Origen de las semillas	2.747	0.041
	Interacción	4.432	0.0001
Número de machos	Origen de los brúquidos	28.14	0.0001
	Origen de las semillas	4.692	0.002
	Interacción	6.315	0.0001
Sobrevivencia (#de adultos emergidos / # de huevos)	Origen de los brúquidos	34.21	0.0001
	Origen de las semillas	5.941	0.005
	Interacción	4.995	0.0001
Proporción sexual (# de machos/ total)	Origen de los brúquidos	14.06	0.0001
	Origen de las semillas	5.150	0.001
	Interacción	3.223	0.007
Tamaño de las hembras	Origen de los brúquidos	15.65	0.0001
	Origen de las semillas	21.13	0.0001
	Interacción	17.10	0.0001
Tamaño de los machos	Origen de los brúquidos	18.92	0.0001
	Origen de las semillas	16.72	0.0001
	Interacción	9.538	0.0001

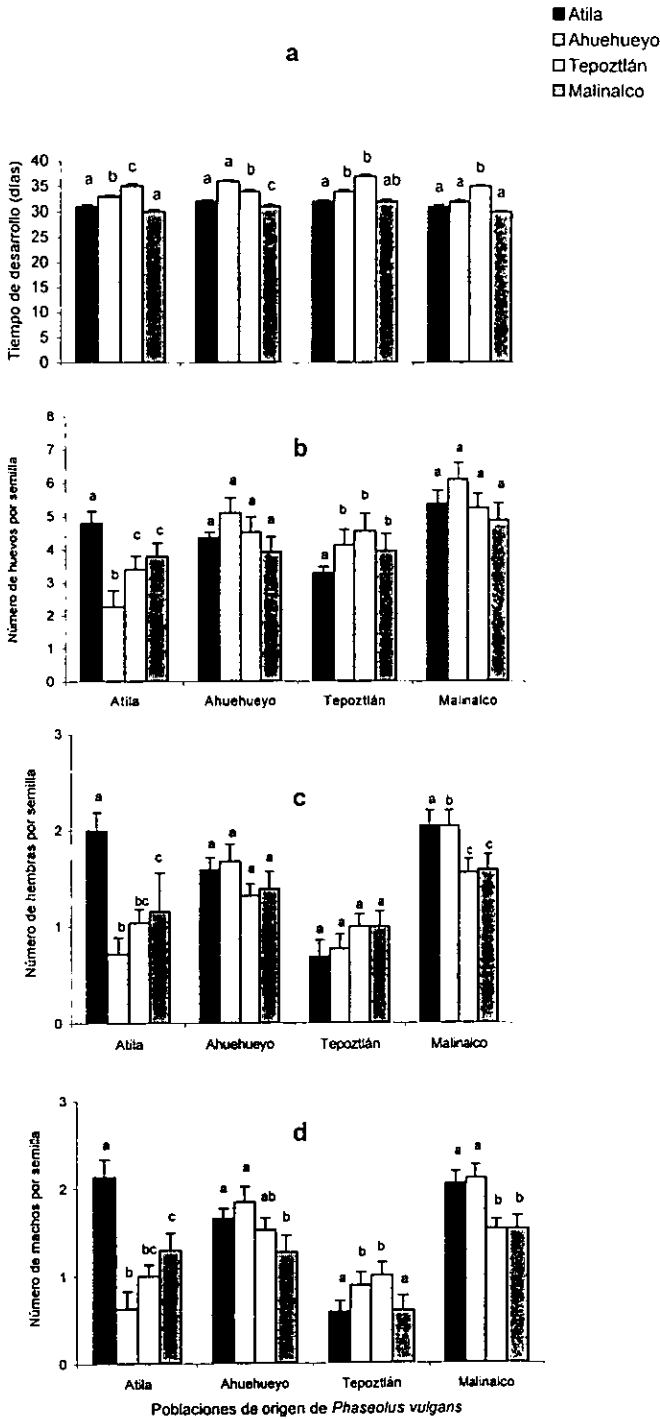


Figura 16.- Resultados de los experimentos de trasplantes para cuatro caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus*. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) en la variable evaluada.

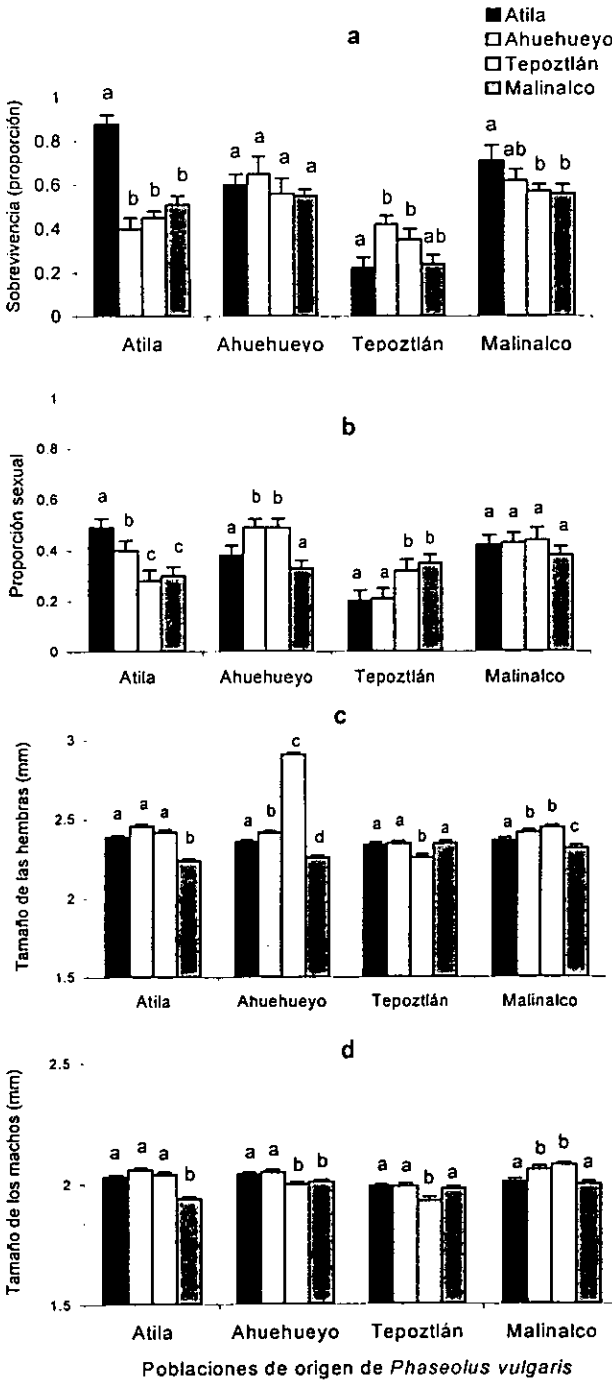


Figura 17.- Resultados de los experimentos de trasplantes para cuatro caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus*. las líneas verticales representan el error estándar y las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) en la variable evaluada.

DISCUSIÓN

Variación de los caracteres de historia de vida

Al igual que otras especies de brúquidos (*e.g.*, *Callosobruchus chinensis*, *Acanthoscelides obtectus*, *Stator limbatus* y *Callosobruchus maculatus*) que se desarrollan en hospederos de diferente variedad, especie y calidad nutricional (Fernández y Talekar, 1990; Fox *et al.*, 1994; Fox *et al.*, 1995), *Zabrotes subfasciatus* presentó una alta variación interpoblacional en todos los caracteres de historia de vida estimados. Sin embargo, esta variación no parece ser aleatoria ya que los valores registrados de los diferentes atributos de historia de vida que están relacionadas directamente con el desempeño (*i.e.*, menor tiempo de desarrollo y mayor sobrevivencia) se encontraron en brúquidos que se desarrollaron sobre el hospedero de aparente "mejor calidad". Esto es, *Z. subfasciatus* tuvo un mejor desempeño sobre semillas de la población de Atila las cuales son significativamente más grandes que, por ejemplo, las semillas de la población de Tepoztlán (semillas pequeñas). Este resultado es semejante al reportado por Cipollini y Stiles (1991) en el sistema *Acanthoscelides obtectus* - *Phaseolus vulgaris*, en el cual los brúquidos desarrollados en semillas grandes tuvieron mayor sobrevivencia y el tamaño de los hijos también fue más grande.

Además del tamaño de la semilla existen otras características como la dureza de la testa, presencia de metabolitos secundarios, cantidad de agua, nitrógeno y fósforo, que influyen directamente en el desempeño de los insectos depredadores de semillas (Ortega, 1987; Fox y Tatar, 1994; Callejas, 1996). *Z. subfasciatus* se desarrolló mejor en semillas de la población de Atila, que son semillas grandes, con mayor porcentaje de fósforo y nitrógeno (ver capítulo I), lo cual las hace ser hospederos de buena calidad, en comparación con los brúquidos que se desarrollaron en semillas de Tepoztlán (semillas pequeñas, con menor porcentaje de fósforo y nitrógeno) donde el desempeño fue bajo. Fox *et al.*, (1994) reportaron resultados semejantes para el brúquido *Stator limbatus*, el cual tiene un mejor desempeño cuando se desarrolla en semillas de *Acacia greggii* (semillas de alta calidad) que cuando lo hace en semillas de *C. microphyllum* el cual es un hospedero de menor calidad. Ayres y Scriber (1994), Ríos (1998) y Reyes (1999) reportan casos similares para otros grupos de insectos como himenópteros y lepidópteros.

Sin embargo, es muy probable que no sólo el tamaño y cantidad de nutrientes en las semillas estén determinando cambios en el desempeño de los brúquidos, ya que de acuerdo con los resultados obtenidos para la población de Malinalco, a pesar de que las semillas son más pequeñas que las de Ahuehuevo, el desempeño de los brúquidos fue mejor en la población de Malinalco (ver Capítulo I). Esto sugiere que además de la calidad del recurso, hay otros factores que están influyendo en el desempeño de los brúquidos, como los llamados efectos maternos, los cuales se describen como efectos no genéticos del fenotipo de la madre o del ambiente materno que actúan sobre el fenotipo de la progenie produciendo, en principio, caracteres de historias de vida variables en respuesta a las señales particulares del ambiente en las que se desarrollan, pero dando como resultado que el desempeño de los organismos se incremente (Mousseau y Dingle 1991).

Dadas las características del diseño empleado en este trabajo no fue posible controlar la variable efectos maternos. Una de las razones por la que no se hizo, fue por que más que conocer el cómo afectan los efectos maternos el proceso de adaptación local en *Z. subfasciatus* me interesaba más saber cómo era la variación en los caracteres de historias de vida de este brúquido en diferentes poblaciones y cómo esto puede afectar su adaptación local. Otra razón por la que no se consideraron los efectos maternos, fue porque como se trabajó con brúquidos traídos del campo, donde existe una amplia variación en los fenotipos de las hembras, el tratar de estandarizar en el laboratorio fenotipos particulares para desarrollar los experimentos llevaría mucho tiempo, y diseños experimentales diferentes. Sin embargo, sería muy interesante conocer qué tanto los efectos maternos de los brúquidos pueden influir en los procesos de adaptación local.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, encontramos que la mayoría de los caracteres de historia estudiados maximizan la adecuación de los organismos en hospederos de mejor calidad. Sin embargo, para la proporción sexual el resultado fue diferente a lo esperado, ya que se esperaba que la proporción sexual estuviera sesgada a hembras en sitios donde el hospedero fuera de mejor calidad (por ser el sexo que se considera requiere más recurso para su desarrollo). En Atila, el sitio donde se presentan las semillas más grandes la proporción sexual fue de 1:1, mientras que en sitios donde la calidad del hospedero no es tan alta (Malinalco y Tepoztlán) la proporción sexual estuvo sesgada hacia hembras. Una posible explicación a tal resultado es que en las poblaciones de

Malinalco y Tepoztlán, al no tener las hembras recursos de alta calidad (lo cual se reflejaría en el número potencial de hijos que tendrían), manipulan la proporción sexual hacia hembras ya que éstas le permiten, de manera más segura, maximizar su adecuación. Aun cuando para el grupo de los brúquidos se desconoce por completo si las hembras pueden manipular o no la proporción sexual de su progenie, otros insectos, principalmente los que tienen reproducción haplo-diploide (como los parasitoides himenópteros), pueden manipular su proporción sexual en función de la calidad de hospedero y con ello maximizar su adecuación (King y King, 1994 y King, 1996).

Otra posible explicación de los resultados de proporción sexual tiene que ver con una muerte diferencial producida por competencia entre larvas. Cipollini *et al.*, (1991) encontraron que en *Acanthoscelides obtectus* la proporción sexual cambia en función de la competencia que se da entre sus larvas, si la densidad de huevos por semilla es alta la competencia entre larvas que darán origen a machos se incrementa, sesgando así la proporción sexual hacia hembras, en cambio cuando la densidad de huevos por semillas no es tal alta la proporción sexual es 1:1. Un comportamiento semejante puede ser el que observamos en *Z. subfasciatus*, ya que en la población de Atila donde las semillas son más grandes presentaron en promedio dos huevos por semillas, mientras que en las semillas de las poblaciones de Malinalco y Tepoztlán (semillas pequeñas) el número promedio de huevos por semilla fue de tres. Esto sugiere que la competencia por alimento en semillas grandes fue menor registrándose una proporción sexual de 1:1, en contraste con lo ocurrido en semillas chicas donde la competencia pudo ser más intensa y sesgar la proporción sexual hacia las hembras.

Adaptación local

La existencia de adaptación local ha sido reportada en varios grupos de insectos (Mopper *et al.*, 1995), entre ellos los brúquidos. Fox *et al.*, (1994) encontraron que *Stator limbatus* está tan bien adaptado a su hospedero *Cercidium floridum* (hospederos de baja calidad), que aun cuando se le ofrecen semillas de una calidad más alta (*Acacia greggii*) su desempeño es más alto en semillas de *C. floridum* que en las de *A. greggii*. Nuestros resultados apuntan en el sentido de que por lo menos en una de las poblaciones estudiadas de *Zabrotes subfasciatus* existe adaptación local; el desempeño de los brúquidos de la población de Atila fue mejor (menor tiempo de desarrollo, mayor

sobrevivencia y progenie de mayor tamaño) cuando se desarrollaron sobre semillas de su misma localidad, las cuales corresponden a las utilizadas por sus progenitores por varias generaciones. En contraste, los resultados obtenidos en las otras tres poblaciones (Ahuehuevo, Malinalco y Tepoztlán) no indican la existencia de un proceso de adaptación local.

Desde el punto de vista biológico, el hecho de no encontrar evidencia de un proceso de adaptación local, puede deberse a factores como los efectos negativos producidos por factores genéticos de la población, ya que se ha demostrado que pueden limitar el grado al cual los herbívoros se adaptan a un hospedero en particular. Por ejemplo, al no haber flujo génico entre los insectos de una población se inhibe la adaptación a sus plantas hospederas por limitación en la variación genética, que es sobre la cual actúa la selección (Slatkin, 1987). Situación que podría estar ocurriendo con los brúquidos de las poblaciones de Malinalco (Edo. de México) y Tepoztlán (Morelos), ya que están muy separadas entre sí y de otras poblaciones de la misma especie.

El hecho de que algunas poblaciones de insectos logren reproducirse por varios cientos de generaciones sobre un sólo hospedero puede dar origen a la formación de "demes" (Edmunds y Alstad, 1981 en Denno y Dingle, 1981). Los insectos que se desarrollan dentro de un deme han evolucionado en respuesta a características particulares y específicas de su planta hospedera, de tal manera que han logrado maximizar su adecuación creando, al mismo tiempo, genotipos adaptados a su planta natal, pero mal adaptados para colonizar nuevos hospederos (Mopper *et al.*, 1995). Quizá por esto resulta raro o difícil observar procesos de adaptación local sobre un hospedero específico, aunque es posible observarlos en poblaciones de insectos herbívoros pequeñas y con poco movimiento (Hanks y Denno, 1994). Mopper *et al.* (1995) recientemente encontraron evidencia de adaptación local en una mariposa nocturna, *Stilbosis quadricustatella*. Ellos sugieren que cuando la escala es tan fina (observaciones a nivel individuo) uno puede detectar diferencias genéticas, las cuales promueven una alta probabilidad de flujo génico por medio del movimiento de los adultos. Asimismo, Via (1990), sugiere que la adaptación a una planta hospedera puede ser genéticamente independiente de la adaptación a otras plantas hospederas. Sin embargo, dadas las características de los experimentos que realizamos fue imposible detectar las diferencias en el desempeño de los brúquidos, como consecuencia de su genotipo, cuando se desarrollan sobre semillas de *P. vulgaris* de diferente origen,

por lo que es necesario realizar otros experimentos en los que, además de controlar el origen de los insectos, se conozcan aspectos de su genética, ya que de esta manera, podríamos saber qué tanto de la respuesta de insecto está explicada por el ambiente y qué tanto por la genética del organismo.

Otra posible explicación del porque no encontramos evidencia de adaptación local en tres de las poblaciones estudiadas podría estar relacionada con el efecto de las variaciones ambientales, en particular del componente abiótico al cual están expuestos los organismos. Cambios drásticos en variables como temperatura y humedad ambientales pueden llegar a producir extinciones locales, lo cual no permitiría ver de manera clara un patrón de adaptación local (Gandon y Van Zandt, 1998). Aunque no tenemos la certeza de que esto puede estar ocurriendo en las poblaciones que estudiamos, en un muestreo posterior (temporada de colecta 2000-2001) en la población de Tepoztlán, se encontró que la abundancia de *Z. subfasciatus* fue casi nula a pesar de que la población de *P. vulgaris* no disminuyó apreciablemente (Aebi, datos no publicados). En este sentido, un estudio a más largo plazo en el que se sigan los cambios en el tamaño de las poblaciones, a la vez que se registren las variables ambientales y la calidad de las semillas (variaciones en el ambiente traen como consecuencias cambios en la calidad de los hospederos, Memmott *et al.*, 1995) permitirían conocer qué tan aplicable es esta hipótesis a este sistema.

Además de las variaciones ambientales, la presencia de posibles competidores y/o enemigos naturales de los herbívoros, pueden estar ejerciendo una fuerza de selección tan fuerte que impide que los insectos herbívoros se adapten a un hospedero en particular. Mopper *et al.* (1995) encontraron que al hacer experimentos de trasplantes, cuando cambiaban insectos minadores a hospederos nuevos, las tasas de parasitismo eran bajas y permitían que después de un tiempo el desempeño de los minadores se incrementara y terminaban adaptándose al nuevo hospedero. Sin embargo, si los insectos minadores se dejaban en los hospederos originales, las tasas de parasitismo eran tan altas que afectaban significativamente el desempeño de los minadores, los cuales se veían obligados a buscar nuevos hospederos impidiendo así el proceso de adaptación a ese hospedero. En nuestro estudio nosotros sólo consideramos una parte del escenario para probar la hipótesis de adaptación local, lo que Mopper *et al.*, (1995) denominaron hipótesis intrínseca de la adaptación local, en la cual se toma en cuenta sólo las características particulares de hospedero. Sin embargo, dadas

las condiciones a las que se enfrentan los organismos en condiciones naturales, donde el ambiente es muy variable y los herbívoros responden según la intensidad con la que las presiones de selección actúen (Kaltz y Shykoff, 1998), es necesario hacer estudios futuros en los que también se incluya la parte extrínseca de la hipótesis la cual incluye, además de los factores ambientales, la presencia de competidores y enemigos naturales de los herbívoros.

La ausencia de adaptación local puede ser un evento frecuente en ambientes con alta variabilidad espacial y temporal (Gandon y Van Zandt, 1998). En estos escenarios los organismos adoptan diferentes estrategias, siendo una de ellas la de tener un comportamiento plástico dependiendo de la respuesta del hospedero donde se desarrollan; situación que se observó claramente en los brúquidos de las poblaciones de Malinalco y Tepoztlán (semillas pequeñas y con bajos porcentajes de nitrógeno y fósforo), ya que al cambiarlos a semillas de las poblaciones de Atila y Ahuehuevo (semillas grandes y con altos porcentajes de nitrógeno y fósforo), su desempeño mejoró evidenciando su capacidad de utilizar nuevos hospederos de manera adecuada.

Otra de las estrategias que pueden adoptar los insectos como consecuencia de cambios en el ambiente y, por lo tanto en su hábitat, es la capacidad de utilizar varios hospederos, aun cuando el cambio de hospedero produzca que su desempeño durante las primeras generaciones no sea el óptimo (Gandon y Van Zandt, 1998). Si los insectos utilizan varias especies de hospederos sin especializarse en uno en particular no se presenta adaptación local. En este sentido, considerando que *Zabrotes subfasciatus* se alimentan de varias especies del género *Phaseolus*, y de otras especies de leguminosas, es posible que en las poblaciones de Ahuehuevo, Tepoztlán y Malinalco no hayamos encontrado evidencia de adaptación local, debido a la conducta generalista que presenta *Z. subfasciatus* ya que en estas poblaciones habitan, además de plantas de *Phaseolus vulgaris* silvestre, individuos de *P. lunatus* y *P. coccineus subespecie formosus*, sobre las cuales también se desarrollan estos brúquidos. Aun cuando en Atila también se encuentran poblaciones de *P. lunatus* cerca de *P. vulgaris*, el número de plantas que se han registrado es muy pequeño (obs. pers.).

El planteamiento original suponía que las presiones de selección resultado de las diferencias bióticas y abióticas que se encuentran entre las cuatro poblaciones donde se desarrolla *Zabrotes subfasciatus* usando como hospedero semillas de *Phaseolus vulgaris* serían suficientes para detectar

procesos de adaptación local. Sin embargo, el hecho de no encontrar evidencia de adaptación local, hace suponer que la explicación de las diferencias en el desempeño de los brúquidos (tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño de la progenie) debe buscarse a un nivel más fino, como diferencias específicas en aspectos estructurales de las semillas (dureza, textura, etc.) o en la concentración y tipo de metabolitos secundarios, ya que las diferencias en la composición química de las semillas, se dan tanto a nivel de especie, como dentro de poblaciones y variedades de la misma especie (Cardona y Posso, 1987; Koenig *et al.*, 1990; Mendoza *et al.*, 1990; Linding *et al.*, 1997). Al respecto, se ha demostrado que los insectos depredadores de semillas se especializan tanto en un hospedero, que incluso cuando entre sus defensas se encuentren compuestos químicos altamente tóxicos (e.g., canavanina, arcelina, etc.) éstos los digieren y/o transforman, aprovechando únicamente los elementos que les son necesarios. Rosenthal (1990) encontró que el brúquido *Caryedes brasiliensis* se alimenta sin efectos negativos aparentes de las semillas de *Doylea megacarpa* (leguminosa), las cuales presentan altas concentraciones de canavanina, un aminoácido insecticida que entre otras propiedades, inhibe la producción de proteínas normales. De hecho, *C. brasiliensis* está tan bien adaptado a este hospedero con modificaciones en su tracto digestivo, que además de permitirle descomponer este aminoácido, también utiliza el nitrógeno que contiene para su desarrollo.

Haciendo un balance, lo que hemos aprendido en este trabajo respecto a los procesos de adaptación local de *Z. subfasciatus* resulta en un número mayor de preguntas que las que pretendimos contestar. En este sentido, es necesario avanzar en el conocimiento de la química de los compuestos tóxicos de las plantas y cómo éstos se "distribuyen" entre y dentro de las diferentes poblaciones, así como los posibles mecanismos de desintoxicación que puede mostrar *Z. subfasciatus*.

Otro punto crucial es entender las bases genéticas de la preferencia y el desempeño en el contexto de los procesos de adaptación y colonización de nuevos hospederos para determinar qué tanto de la variación en el desempeño de los brúquidos se debe a la genética del mismo insecto, al ambiente en el que se desarrolla, o bien a los efectos maternos. También sería importante considerar que los procesos coevolutivos en las poblaciones de insectos herbívoros son complejos y dinámicos, por lo que, el mejor enfoque para entender los procesos de adaptación local es el de estudiar a las poblaciones no sólo desde el punto de vista espacial sino también temporal. Un enfoque de este tipo nos permitiría

visualizar los procesos de adaptación local en un contexto más general como, por ejemplo, el de metapoblaciones (Thompson, 1994)

Por último, el hecho de haber encontrado evidencia de adaptación local sólo para los brúquidos que se desarrollan en semillas de la población de Atila es un hallazgo que resulta interesante ya que aunque las semillas de esta localidad fueron las de mejor calidad, si los procesos de adaptación local para este sistema fuesen únicamente resultado del efecto de la calidad de la planta hospedera, entonces habríamos encontrado que todos los brúquidos independientemente de su origen tuvieran un mejor desempeño cuando se desarrollaban en semillas de Atila, hecho que no ocurrió, lo cual sugiere que existen otros factores como la presencia de competidores y enemigos naturales que pueden influir en este proceso, de ahí la idea de proponer experimentos donde se incluyan no sólo dos sino más niveles tróficos.

CAPÍTULO III

EFFECTO DE LA PLANTA HOSPEDERA, UN COMPETIDOR Y UN PARASITOIDE SOBRE LA VARIACION EN LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA DE *Zabrotes subfasciatus*

INTRODUCCIÓN

Las relaciones planta-herbívoro, y específicamente aquellas que involucran plantas e insectos, han recibido mucha atención, por lo que los efectos sobre sus integrantes son bien conocidos (Ehrlich y Raven, 1964; Janzen, 1969; Fenny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Rosenthal *et al.*, 1977; Strong *et al.*, 1984, Coley *et al.*, 1985). Algunos estudios de interacciones que incluyen varios niveles tróficos han mostrado que los caracteres de historia de vida en insectos (*e.g.*, tiempo de desarrollo, sobrevivencia, tamaño de los individuos de la progenie) se ven afectados por la presencia de otros organismos (Kareiva y Sahakian, 1990; Monge *et al.*, 1995, 1996). En otras palabras, los caracteres de historia de vida que muestra una especie serán diferentes si está interactuando sólo con una especie o si lo hace con más de una.

Las interacciones que involucran dos niveles tróficos (*e.g.*, planta-herbívoro y herbívoro-parasitoide), a pesar de ser las más documentadas, sólo consideran una parte de la realidad. En condiciones naturales generalmente están involucrados al menos tres niveles tróficos: planta, herbívoro y enemigos naturales, siendo este último un componente que tiene un peso importante en el destino de la interacción. Una característica importante del estudio de tres niveles tróficos, y sobre la cual no se hace mucho énfasis en la literatura, es que los integrantes del primer nivel trófico (plantas) y del tercer nivel trófico (depredadores y/o parasitoides) pueden interactuar de manera mutualista; los enemigos naturales de los herbívoros, benefician a las plantas al reducir la abundancia de los herbívoros y las plantas pueden, por ejemplo, beneficiar a los enemigos naturales, haciendo a los herbívoros más vulnerables al ataque de depredadores y/o parasitoides (Benrey, 1993; Benrey y Denno, 1997; Benrey *et al.*, 1998; Turlings y Benrey, 1998; Barbosa y Benrey, 1999). Un caso ilustrativo es el reportado por Kareiva y Sahakian (1990) en plantas de chícharo *Pisum sativum*, las cuales presentan dos morfos: plantas normales y plantas con estipulas reducidas, siendo las primeras ampliamente preferidas por los

áfidos. Las plantas del morfo con estípulas tienen alrededor de 10% menos daño; sin embargo, cuando se introduce un tercer nivel trófico, en este caso coccinélidos depredadores de áfidos, el daño que los áfidos producen a las plantas sin estípulas disminuye en un 50%, esto debido a que los enemigos naturales se pueden desplazar con mayor facilidad sobre estas plantas y encontrar a sus presas, a diferencia de lo que ocurre en plantas con estípulas.

Existen muy pocos estudios en los que se haya considerado por separado la función de cada uno de los niveles tróficos de manera experimental, de tal forma que permitan ver cuál es el efecto de dos de los niveles tróficos sobre un tercero, el papel de éstos sobre el tipo de interacción, así como las consecuencias sobre los caracteres de historia de vida de cada uno de los integrantes de la misma (Price *et al.*, 1980; English-Loeb *et al.*, 1993; Benrey y Denno, 1997). Uno de los pocos trabajos hechos en este contexto es el de Kareiva y Sahakian (1990), que muestra la importancia de considerar al menos un tercer nivel trófico en los estudios de interacciones, para poder hacer inferencias confiables que reflejen lo que ocurre en condiciones naturales. Además, el incluir un tercer nivel nos permite un mejor entendimiento de los mecanismos involucrados en el proceso de selección de hospederos.

Cada uno de los niveles tróficos que forman parte de una interacción está influenciados por factores bióticos y abióticos. Sin embargo, el peso relativo de cada uno de ellos es variable en cada sistema. Por ejemplo, desde el punto de vista del herbívoro, si los efectos de la depredación o parasitismo son muy importantes, la competencia por la planta hospedera y la calidad del recurso para estos organismos tienen poca importancia; pero si la depredación y las perturbaciones físicas son poco importantes para los herbívoros, la competencia interespecífica y los factores que reducen la probabilidad de que los herbívoros seleccionen un hospedero de buena calidad tendrán un papel más importante en el resultado de la interacción (Karban, 1989; Lenski, 1982). Los enemigos naturales (parasitoides y patógenos), simbioses, competidores, descomponedores, así como la calidad y la cantidad de recursos disponibles pueden ser algunos de los factores que determinan cambios en las interacciones y, por lo tanto, cambios en la estructura de las poblaciones y comunidades (Hunter y Price, 1992; Monge *et al.*, 1995; Kitching, 2001).

Durante varias décadas se ha argumentado acerca de los procesos que pueden estar estructurando a las comunidades y determinando el tamaño de las poblaciones. Estos razonamientos se

han basado en observaciones, experimentos y modelos matemáticos, los cuales tienen en común que sólo considera un factor a la vez, que puede ser la depredación, el parasitismo o la competencia interespecífica (Karban, 1989). Sin embargo, esto sigue siendo tema de debate para los ecólogos, principalmente por que para muchos aún no queda claro quién es el controlador primario de la interacción, si el recurso (fuerzas ascendentes o bottom-up), o los depredadores (fuerzas descendentes o top-down) (Hairston *et al.*, 1960; Lawton y McNeil, 1970; Carpenter, 1987; Hunter y Price, 1992; Power, 1992; Pace *et al.*, 1999). Desde el punto de vista de las fuerzas ascendentes (bottom-up) los organismos de cada nivel trófico estarían limitados por alimento. Desde el punto de vista de las fuerzas descendentes (top-down) los organismos que se ubican en la mitad de la cadena, además de estar limitados por el recurso, también estarán limitados por la presencia de competidores o de depredadores (Menge y Sutherland, 1976; Power, 1992; Menge, 1992). Sin embargo, existe evidencia que sugiere que tanto el hospedero como los enemigos naturales son potencialmente importantes en estos sistemas y que los herbívoros responden a estas presiones de una manera particular (Menge y Sutherland, 1976; Hunter y Price, 1992; Menge, 1992; Power, 1992; Monge *et al.*, 1995; Kitching, 2001).

Actualmente contamos con evidencia que muestra como cambian los caracteres de historia de vida de los organismos dependiendo de con quien estén interactuando. En una interacción planta – herbívoro, algunos caracteres de historia de vida del herbívoro pueden variar según el hospedero sobre el cual se desarrolla. Por ejemplo, Fernández y Talekar (1990) encontraron que cuando *Callosobruchus chinensis* se alimenta de semillas de diferentes especies de *Vigna*, su desempeño (conjunto de caracteres de historia de vida tales como la fecundidad, el tiempo de desarrollo y/o sobrevivencia) cambia en función de las características físicas y químicas de las plantas. Cuando se le ofrecieron como alimento plantas de *V. mungo*, especie silvestre que tiene hojas muy pubescentes, el desempeño de *C. chinensis* fue muy bajo (tiempo de desarrollo largo y baja sobrevivencia), mientras que ante otras especies como *V. unguiculata*, las cuales tenían hojas con menor pubescencia, su desempeño fue mejor (tiempo de desarrollo corto y alta sobrevivencia). En este sentido, el desempeño y preferencia del herbívoro van a depender de que tan bien adaptado esté a su hospedero, es decir, si el herbívoro ha logrado superar todas las barreras químicas y físicas del hospedero, su desempeño será alto, mientras que si las defensas de la planta no han sido del todo superadas, el desempeño de los mismos será

menor. En *Zabrotes subfasciatus* ocurre algo muy semejante a lo reportado para *C. maculatus*, (capítulo, II). Los parámetros de desempeño de *Z. subfasciatus* difieren entre poblaciones, cuando se desarrolló en semillas de la población de Atila, el desempeño fue significativamente más alto que el registrado en semillas de la población de Tepoztlán.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Si la interacción es herbívoro - herbívoro, puede existir competencia y además ser de dos formas:

1) por explotación, en la cual los individuos no interactúan uno con otro directamente, sino que responden en el ámbito de recurso, es decir, este se reduce por el uso previo de uno de los dos interactuantes y 2) por interferencia, en la cual los individuos interactúan directamente uno con otro, de manera que la presencia y actividad de uno de los competidores sobre el recurso evita físicamente que el otro competidor tenga acceso a este (Pijls *et al.*, 1996). Por ejemplo, se ha observado que a pesar de que las hembras de *Callosobruchus maculatus* utilizan feromonas para marcar los sitios donde han ovipositado, las hembras de *C. analis* ovipositan sobre la misma semilla. Debido a que el tiempo de desarrollo de las larvas de *C. analis* es ligeramente más corto que el de *C. maculatus*, cuando emergen de las semillas, muerden y matan a las larvas de *C. maculatus* que aún se encuentran en el interior de la semilla (Toque- Naga, 1991). Dentro de este tipo de interacciones, los caracteres de historia de vida que se ven más afectados son el número de huevos, el tiempo de desarrollo, la proporción sexual, la sobrevivencia y el tamaño de los individuos que emergen (Bernays y Chapman, 1994).

En la interacción herbívoro-parasitoide, dado que los parasitoides, seleccionan a sus hospederos principalmente por su tamaño (lo cual es una manera indirecta de medir calidad; Ríos, 1998; Mendoza, 2000) los caracteres de historia de vida del herbívoro que se ven afectados son el tiempo de desarrollo, la sobrevivencia, la proporción sexual y el tamaño de los individuos. Ríos (1998) encontró que cuando a las hembras de *Stenocorse bruchivora* (parasitoide) se les ofrecen larvas de *Zabrotes subfasciatus* desarrolladas en semillas de *Phaseolus coccineus* (cultivadas y silvestres), éstas prefieren ovipositar sobre larvas que se desarrollan en semillas de *P. coccineus* cultivadas, ya que son semillas de mayor tamaño y con una menor concentración de metabolitos secundarios, lo cual permite el desarrollo de larvas de mayor tamaño en comparación con las que se desarrollan en semillas de *P. coccineus* silvestre. Indudablemente existen aún varias preguntas sobre cuál es el efecto que ejercen los

hospederos y los parasitoides sobre la variación en los caracteres de historia de vida de los brúquidos y no se sabe mucho acerca de cuál es el efecto de los competidores en esta interacción.

De acuerdo con lo anterior y considerando la importancia del papel que tienen los recursos, los competidores y los enemigos naturales, sobre los cambios en los caracteres de historia de vida de los integrantes de la interacción de tres niveles tróficos, en el presente capítulo se planteó como objetivo estimar el efecto de la planta hospedera, de un competidor (*Acanthoscelides obtectus*) y un parasitoide (*Dinammus basalis*) sobre varios atributos de la historia de vida de *Z. subfasciatus*.

Las hipótesis a probar fueron:

- 1) Si las plantas hospederas constituyen recursos de diferente calidad dependiendo de la población donde se encuentran, esto se verá reflejado en el desempeño de *Z. subfasciatus*, el cual esperamos sea más alto cuando se desarrolla sobre semillas de mejor calidad (mayor tamaño y mayor concentración de nutrientes).
- 2) Si existe competencia entre *Z. subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus*, entonces que algunos caracteres de historia de vida de *Z. subfasciatus* como número de huevos, tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño de los individuos que emergen se verán afectados negativamente por la presencia de *A. obtectus*.
- 3) Si existe una presión del parasitoide (*D. basalis*) sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*, entonces el tiempo de desarrollo, la sobrevivencia, proporción sexual y el tamaño corporal de los individuos que emergen, se verán afectados negativamente por la presencia del parasitoide.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los organismos de *Z. subfasciatus* utilizados en los experimentos se obtuvieron de colonias mantenidas en laboratorio cuyos pies de cría fueron brúquidos provenientes de semillas de *P. vulgaris* colectadas en cuatro poblaciones del centro de México (Atila y Ahuehueyo, Puebla; Tepoztlán, Morelos y Malinalco, Edo. de México) (para más detalle ver capítulo I). De manera paralela, con parasitoides colectados de las cuatro poblaciones se inició un cultivo; el cual se estableció sobre larvas del brúquido *Callosobruchus maculatus* desarrolladas en semillas de frijol común (*Phaseolus vulgaris* variedad Jamapa); el propósito de establecerlo sobre un hospedero diferente a los que se utilizaron durante el estudio fue no sesgar la preferencia del parasitoide por alguna de las dos especies de brúquidos con las que se trabajó.

Para evaluar el efecto de la planta hospedera, un competidor y un parasitoide se realizó un diseño multifactorial considerando como factores la presencia y ausencia del competidor y del parasitoide (presente-ausente) desarrollados sobre semillas de cuatro poblaciones diferentes. Debido a la dificultad para manejar un alto número de brúquidos y parasitoides simultáneamente, se utilizó un diseño factorial de cinco bloques completamente al azar, donde en cada bloque se incluyeron todas las combinaciones de tratamientos. El tiempo transcurrido entre un bloque y otro fue de una semana; dentro de cada bloque hubo diez replicas para cada tratamiento.

El procedimiento general seguido en el laboratorio para la evaluación del desempeño de *Z. subfasciatus* fue utilizar como unidad experimental vasos de plástico transparentes, dentro de los cuales se colocaron 40 semillas tomadas al azar de cada una de las poblaciones; posteriormente en el centro del vaso se liberaron 8 brúquidos (4 hembras y 4 machos) de *Z. subfasciatus* obtenidos de las colonias que se mantenían en el laboratorio de cada población. Se dejaron ovipositar cinco días, después se sacaron los adultos, se contó el número de huevos por semilla y se guardaron por separado en cajas petri bajo condiciones de temperatura y humedad controladas dentro de una incubadora PERCIVAL Mod.LV35; 28 días después y hasta que dejaron de emerger los brúquidos, se registró la fecha de emergencia de cada uno (para estimar el tiempo de desarrollo), su sexo y tamaño (largo del cuerpo), se estimó, además, la proporción de brúquidos sobrevivientes (número de brúquidos emergidos/número de

huevos). Este procedimiento se repitió para las distintas poblaciones. Se realizaron 50 réplicas para cada tratamiento para cada población.

El efecto de la planta hospedera se estimó analizando la respuesta de los brúquidos de las diferentes poblaciones en los tratamientos testigo (sin competidor ni parasitoide) por medio de análisis de varianzas unifactoriales. Los datos de proporción de sobrevivientes y proporción sexual (número de machos con respecto al total de la progenie) fueron previamente transformados por arco seno de la raíz de la proporción para cumplir los supuestos de la normalidad y homocedasticidad que requiere la prueba (Sokal, 1980).

Para evaluar el efecto del competidor se introdujeron en el vaso, además de las cuatro parejas de *Z. subfasciatus*, cuatro parejas de *Acanthoscelides obtectus*. Para la estimación del efecto del parasitoide (*Dinarmus basalis*) se siguió el mismo procedimiento, pero en este caso después de 18 días de haber introducido a los brúquidos (edad a la que las larvas de los brúquidos estarían en tercer estadio que es el que atacan los parasitoides) se liberó una hembra del parasitoide de seis días de edad previamente apareada, se dejó ovipositar durante tres días, después de los cuales se sacó. En este tratamiento, además de registrar todos los datos mencionados en el tratamiento anterior para los brúquidos, también se registró el número de parasitoides emergidos de cada especie de brúquido para posteriormente estimar el porcentaje de parasitismo. Para evaluar el posible efecto sinérgico del competidor y del parasitoide en el último tratamiento, además de agregar 4 parejas de *Z. subfasciatus* se agregaron 4 parejas de *A. obtectus*, 18 días después se liberó a la hembra del parasitoide y finalmente se registraron la misma variables descritas en el tratamiento anterior.

El modelo general probado fue un modelo aditivo de la forma:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \phi_j + \tau_i\phi_j + e_{ijk}$$

en donde y_{ijk} es la variable de respuesta (tiempo de desarrollo, sobrevivencia, etc.)

μ = Valor de la variable en el tratamiento testigo (sin competidor ni parasitoide)

τ_i = Efecto del competidor sobre la el desempeño del brúquido

ϕ_j = Efecto del parasitoide sobre el desempeño del brúquido

$\tau_i\phi_j$ = Efecto sinérgico del competidor y del parasitoide

e_{jk} = error experimental

El análisis de los datos se realizó en dos etapas, en la primera se analizó para cada localidad los efectos del competidor y del parasitoide por medio de análisis de varianza bifactoriales, calculando la contribución de cada uno de los componentes (competidor, parasitoide y la interacción) sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*. En esta primera etapa se buscó evaluar el peso de cada factor considerado. Posteriormente se realizó un análisis de varianza trifactorial (incluyendo a la población como un factor más) para evaluar si el efecto de los competidores y parasitoides cambia entre los sitios. En este caso, si las interacciones que incluyen a la población (origen de las semillas) resultan significativas, indicarían que la importancia de dicho factor difiere entre poblaciones y, por lo mismo, que el efecto de la competencia y el parasitismo están influenciados por la planta hospedera. De manera similar a lo hecho por Hunter *et al.*, (1998) e Ylioja *et al.* (1999), se utilizó la varianza explicada por cada factor como un indicador de la importancia de cada uno sobre el desempeño del brúquido. Para el caso del número de huevos puestos, sólo se analizó el efecto de la competencia y de la población ya que al ser introducidos los parasitoides 18 días después de haberse colocado los brúquidos, éstos no pudieron afectar a esta variable y, por lo tanto, el resultado carece de sentido.

RESULTADOS

El origen de las semillas tuvo, en general, efectos significativos sobre el desempeño de los brúquidos. Los brúquidos tuvieron un mejor desempeño sobre las semillas de Atila (alta sobrevivencia, tiempo de desarrollo menor y progenie de mayor tamaño), mientras que en Tepoztlán el desempeño fue el más deficiente (baja sobrevivencia, tiempo de desarrollo mayor y progenie de menor tamaño) (Tabla 9).

La proporción de semillas infestadas difirió significativamente entre poblaciones ($F_{(3,884)}=7.88$, $P<0.0001$) siendo mayor en Atila, aunque con diferencias importantes entre especies dentro de cada población (Interacción Población X Especie $F_{(3,884)}=7.77$, $P=0.001$). La infestación por *A.obtectus* fue mayor que la de *Z. subfasciatus* en las semillas de Atila, Malinalco y Tepoztlán, mientras que en Ahuehuevo, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de semillas infestadas por los brúquidos de las dos especies (Fig. 18). Con respecto al número de huevos que puso *Z. subfasciatus* encontramos que en las cuatro poblaciones se redujo significativamente por la presencia de *A. obtectus* ($F_{(1,769)}=8.58$, $P<0.0001$, Fig. 19).

Tabla 9.- Resultados del análisis de varianza, para algunos caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* cuando se desarrolla en semillas de cuatro poblaciones diferentes de *Phaseolus vulgaris* en ausencia de un competidor y un parasitoide. Letras diferentes indican diferencias significativas entre poblaciones ($P < 0.001$; prueba de Tukey).

CARACTER DE HISTORIA DE VIDA	POBLACION	X		E.S	F	P
Número de huevos	Atila	4.18	a	0.36	15.94	0.0001
	Ahuehueyo	3.88	a	0.16		
	Malinalco	3.24	b	0.18		
	Tepoztlán	3.01	b	0.40		
Tiempo de desarrollo	Atila	30	a	0.44	23.24	0.0001
	Ahuehueyo	36	b	0.51		
	Malinalco	31	a	0.54		
	Tepoztlán	37	b	1.22		
Sobrevivencia (#de adultos emergidos / # de huevos)	Atila	0.88	a	0.038	5.37	0.0014
	Ahuehueyo	0.80	b	0.046		
	Malinalco	0.81	b	0.043		
	Tepoztlán	0.69	c	0.045		
Número de hembras	Atila	24.74	a	0.820	16.07	0.0001
	Ahuehueyo	20.18	b	0.980		
	Malinalco	19.24	b	0.680		
	Tepoztlán	14.66	c	0.670		
Número de machos	Atila	18.66	a	0.908	14.69	0.0001
	Ahuehueyo	19.40	b	0.850		
	Malinalco	10.60	b	0.600		
	Tepoztlán	13.76	c	0.700		
Proporción sexual (# de machos/ total)	Atila	0.49	a	0.03	5.25	0.001
	Ahuehueyo	0.49	a	0.03		
	Malinalco	0.38	b	0.03		
	Tepoztlán	0.32	b	0.04		
Tamaño de las hembras	Atila	2.50	a	0.01	20.88	0.0001
	Ahuehueyo	2.51	a	0.01		
	Malinalco	2.49	b	0.02		
	Tepoztlán	2.36	b	0.02		
Tamaño de los machos	Atila	1.99	a	0.009	43.38	0.0001
	Ahuehueyo	2.00	a	0.009		
	Malinalco	2.10	a	0.004		
	Tepoztlán	1.95	b	0.006		

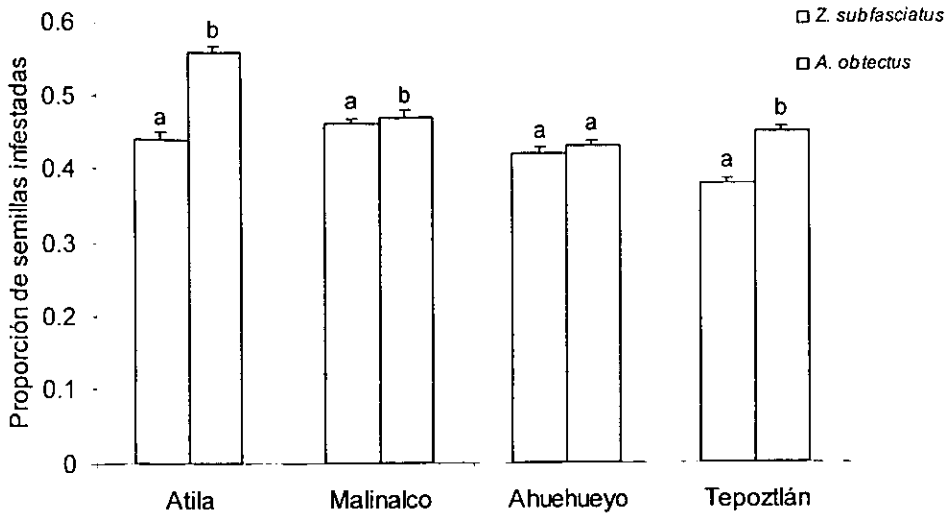


Figura 18.- Proporción de semillas infestadas por dos especies de brúquidos en cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris*. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) dentro de cada población.

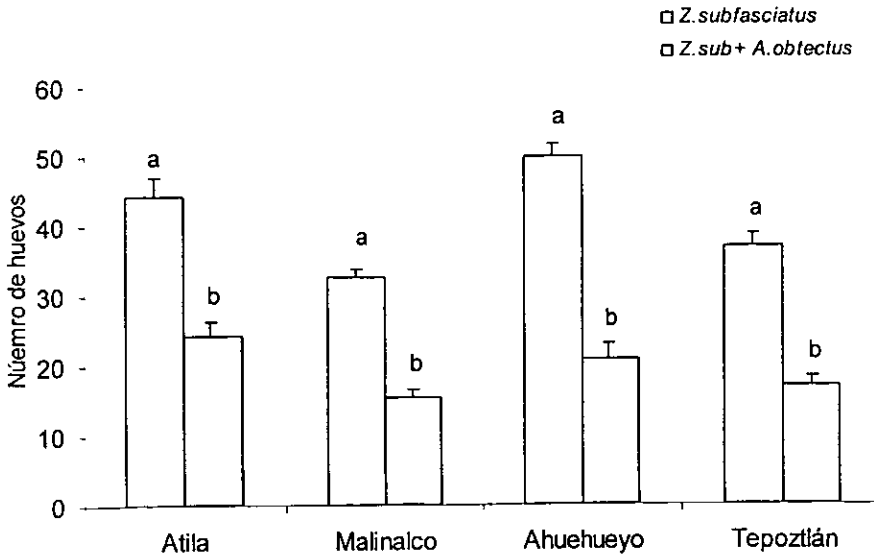


Figura 19.- Número de huevos que pone *Zabrotes subfasciatus* en ausencia y presencia de *Acanthoscelides obtectus* en cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris*. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) dentro de cada población.

En general, el desempeño de *Z. subfasciatus* se vio afectado negativamente por la presencia tanto del competidor como del parasitoide independientemente del origen de las semillas donde se desarrolló. En la tabla 10 se muestran los efectos por separado del competidor y el parasitoide sobre los atributos de historia de vida evaluados para las cuatro poblaciones. Como puede observarse, en todos los casos la presencia del competidor tuvo un efecto negativo sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*. Las características que se vieron más fuertemente afectadas fueron el tiempo de desarrollo que aumentó ligeramente (1-5%) (Fig. 20a), mientras que la sobrevivencia, aunque en todas las localidades se observó una reducción, ésta sólo fue estadísticamente significativa para los brúquidos de Malinalco (Fig. 20b). Otra variable afectada fue el número de hembras el cual disminuyó en todas las poblaciones. El decremento más fuerte se observó en las hembras de Malinalco donde disminuyeron cerca de 75% (Fig. 20c). También el número de machos registró disminuciones en algunos casos superiores al 50% (Fig. 20d). El tamaño corporal de los brúquidos se redujo significativamente, aunque con magnitudes bajas en presencia del competidor (alrededor del 2%) excepto para la población de Atila donde el tamaño de los machos se incrementó ligeramente (Fig. 21b y 21c). La proporción de machos disminuyó por la presencia del competidor (Fig. 21a). Examinando globalmente los resultados cabe resaltar el hecho que aun cuando para los brúquidos provenientes de Malinalco se encontraron efectos significativos del competidor sobre todas las variables analizadas, para los brúquidos de Ahuehuevo fue donde se encontró que los efectos de la competencia fueron mayores en intensidad.

Al igual que lo encontrado para el caso del competidor, la presencia del parasitoide produjo efectos negativos sobre la mayoría de los atributos de la historia de vida de *Z. subfasciatus* evaluados (Tabla 10). Sin embargo, se encontraron diferencias importantes en algunas de ellas, por ejemplo, la sobrevivencia fue severamente afectada por los parasitoides con reducciones que variaron de alrededor del 20% en Ahuehuevo hasta casi el 65% en los brúquidos de Malinalco (Fig. 20b).

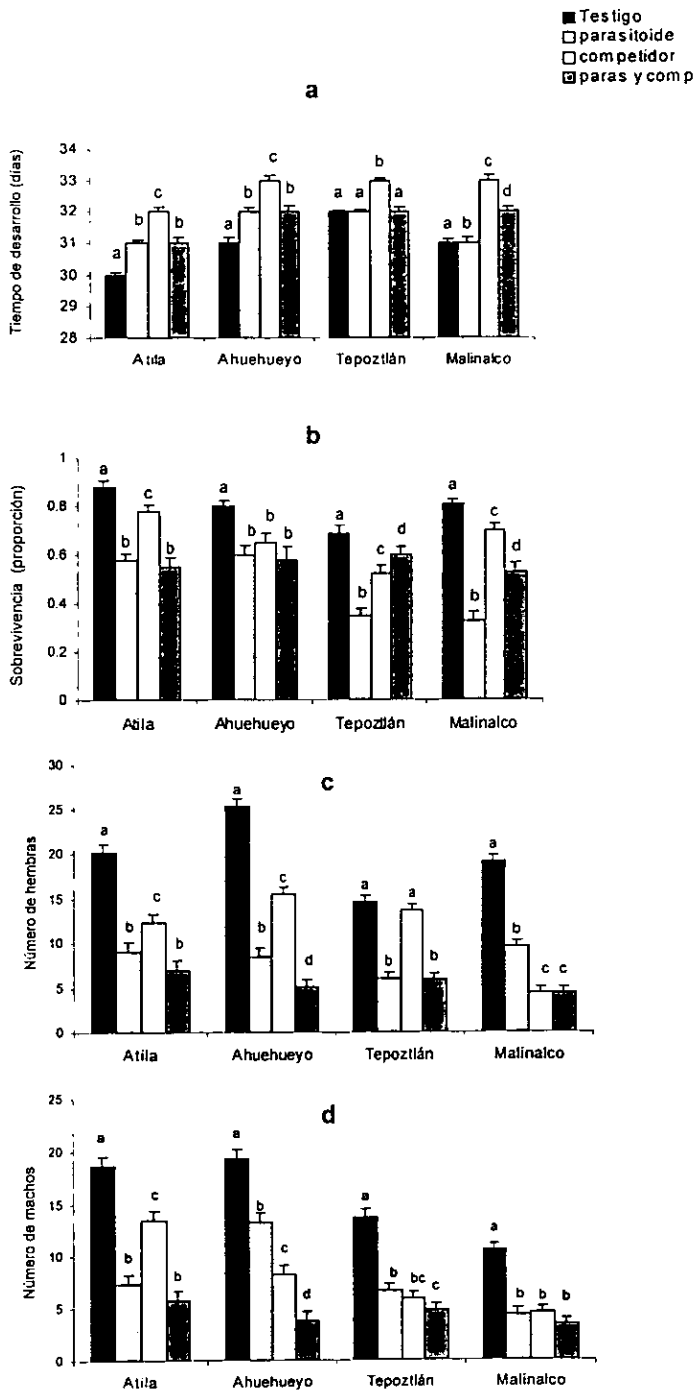


Figura 20.- Resultados sobre algunos caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* cuando se desarrolla en semillas de cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris* en presencia y/o ausencia de un competidor y un parasitoide. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) dentro de una misma población.

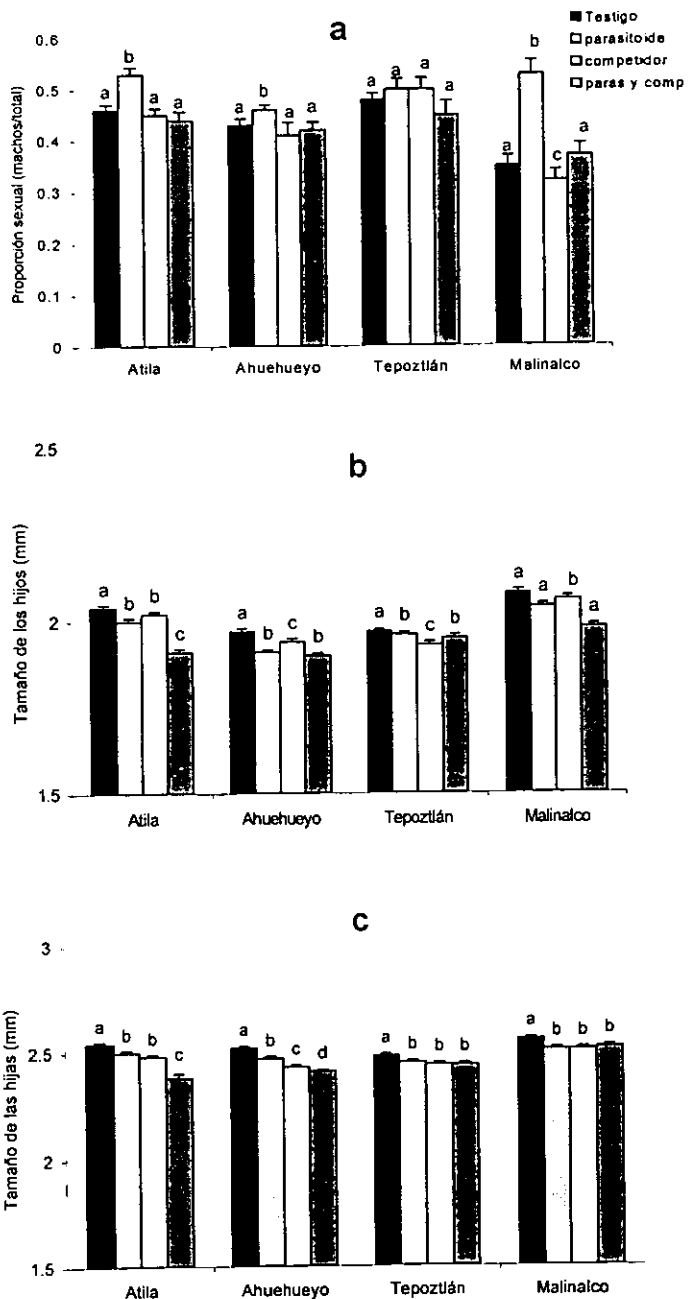


Figura 21.- Resultados sobre algunos caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* cuando se desarrolla en semillas de cuatro poblaciones diferentes de *Phaseolus vulgaris* en presencia y/o ausencia de un competidor y un parasitoide. Las líneas verticales representan el error estándar y las letras diferentes indican diferencias significativas dentro de una misma población.

También el número de individuos de la progenie fue significativamente reducido por la presencia de parasitoides, en este caso fueron muy claras las diferencias entre poblaciones, mientras que en Atila y Ahuehuevo se registraron disminuciones menores al 40%, en las poblaciones de Malinalco y Tepoztlán el número de machos y hembras producidos se redujo en valores que oscilaron del 55% a poco más del 75% (Figs. 20c y 20d). La proporción sexual en general no se vio afectada por la presencia del parasitoide, sin embargo, en Malinalco cambió drásticamente, inclinándose hacia una mayor proporción de machos (Fig. 21a), mientras que el tamaño corporal de los individuos de la progenie tuvo resultados variados, sin ningún patrón claro (Figs. 21b y 21c).

La proporción de parasitismo fue diferente para las dos especies de brúquidos, *Z. subfasciatus* tiene consistentemente una mayor proporción de parasitismo que *A. obtectus* ($F_{(1,349)}=46.7, P<0.0001$), aunque hubo diferencias en los resultados dentro de cada localidad, sólo se encontraron diferencias significativas dentro de las poblaciones de Atila y Malinalco (Fig.22).

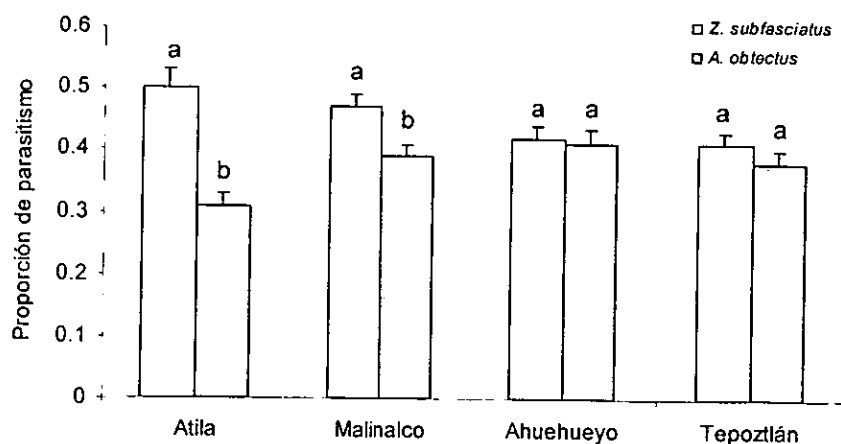


Figura 22.- Proporción de parasitismo de *Dinarmus basalis* en dos especies de brúquidos en cuatro diferentes poblaciones de *Phaseolus vulgaris*. Las líneas verticales representan el error estándar, letras diferentes indican diferencias significativas ($P<0,05$) dentro de cada población.

Tabla 10.- Resumen del análisis de varianza bifactorial para las diferentes variables relacionadas con el desempeño de *Zabrotes subfasciatus* desarrollado sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* de cuatro poblaciones

Población	Factor	Tiempo de desarrollo		Sobrevivencia		No. de hembras		No. de machos		Tamaño hembras		Tamaño machos		Proporción Sexual	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Atila	Competidor	0.740	0.039	0.470	0.490	65.010	<0.001	104.220	<0.001	24.820	0.000	12.300	0.001	10.750	0.001
	Parasitismo	1.860	0.174	111.560	0.000	23.440	<0.001	13.070	<0.001	17.900	0.000	4.700	0.031	2.560	0.111
	Comp X Parasitismo	0.840	0.361	0.680	0.411	8.510	0.004	3.800	0.053	2.310	0.130	76.370	0.000	7.420	0.007
Ahuehueyo	Competidor	37.120	<0.001	1.870	0.174	264.000	<0.001	140.170	<0.001	4.790	0.030	0.120	0.726	4.880	0.028
	Parasitismo	1.350	0.246	9.050	0.003	62.420	<0.001	36.270	<0.001	45.450	<0.001	9.630	0.002	1.500	0.222
	Comp X Parasitismo	9.710	0.002	2.430	0.121	14.130	<0.001	0.890	0.348	2.140	0.145	0.310	0.581	0.060	0.809
Malinalco	Competidor	60.910	<0.001	32.260	<0.001	49.530	<0.001	36.820	<0.001	4.010	0.047	13.590	<0.001	17.600	<0.001
	Parasitismo	15.940	<0.001	123.030	<0.001	209.120	<0.001	33.310	<0.001	2.830	0.094	29.380	<0.001	18.770	<0.001
	Comp X Parasitismo	8.190	0.005	34.970	<0.001	47.800	<0.001	17.500	<0.001	7.170	0.008	4.050	0.045	7.780	0.006
Tepoztlán	Competidor	35.250	<0.001	3.520	0.062	46.810	<0.001	33.300	<0.001	8.230	0.005	6.450	0.112	0.890	0.347
	Parasitismo	25.700	<0.001	58.780	<0.001	60.200	<0.001	48.010	<0.001	1.390	0.240	0.050	0.830	0.950	0.332
	Comp X Parasitismo	6.080	0.015	20.040	<0.001	35.580	<0.001	17.390	<0.001	2.860	0.092	2.070	0.151		

En resumen, cuando interactúan por separado el competidor y el parasitoide, tenemos que la competencia tuvo efectos más importantes sobre el tiempo de desarrollo, mientras que el parasitismo tuvo claramente efectos más marcados sobre la sobrevivencia. El número de hijos producidos fue severamente afectado tanto por la competencia como por el parasitismo, siendo más importante la competencia en Atila y Ahuehuevo y el parasitismo en Malinalco y Tepoztlán. El tamaño corporal de los brúquidos producidos fue afectado ligeramente por ambos factores siendo, en este caso, la competencia la que tuvo efectos más claros.

En el escenario completo, esto es, presente tanto el competidor como el parasitoide se encontró, en general, un efecto antagónico entre ellos, es decir, los efectos fueron menos severos cuando se encontraban juntos que lo esperado por un efecto aditivo del competidor y parasitoide por separado (Tabla 11); la excepción fue lo encontrado con el tiempo de desarrollo en las poblaciones de Malinalco y Atila donde el tiempo de desarrollo se incrementó aún más por la presencia del competidor y el parasitoide. Aunque el comportamiento global fue el de mostrar efectos antagónicos, en ninguno de los casos este efecto fue lo suficientemente fuerte como para que se alcanzaran los valores de los tratamientos testigo.

En este caso fueron muy claras las diferencias en el comportamiento de las poblaciones de Atila y Ahuehuevo con respecto a Malinalco y Tepoztlán. Por ejemplo, el efecto antagónico sobre la sobrevivencia y el número de machos producidos fue muy importante en estas dos últimas poblaciones, mientras que en Atila y Ahuehuevo no fue significativo. Algo parecido ocurrió con el número de hembras que emergen, donde el efecto fue claramente más importante en Malinalco y Tepoztlán en comparación con Atila y Ahuehuevo.

En la tabla 12 se muestran los resultados de los análisis de varianza trifactoriales y la proporción de la varianza explicada por cada factor incluido en el diseño: población (origen de las semillas) competidor y parasitoide. Como puede observarse las interacciones Población X Competencia y Población X Parasitoide fueron en todos los casos estadísticamente significativas lo que muestra que la importancia de cada factor en las cuatro poblaciones es diferente en al menos una de ellas. Más aún, la interacción Población X Competencia X Parasitoide fue estadísticamente significativa para las variables tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño corporal de la progenie lo que indica que el

efecto sinérgico y/o antagónico registrado también cambia entre poblaciones. De acuerdo con los valores de varianza explicada por los distintos elementos del modelo para el tiempo de desarrollo, la planta hospedera (semilla) es el factor más importante, mientras que para la sobrevivencia, el factor más importante es el parasitismo. Con respecto al número de descendientes el resultado fue diferente para machos y hembras; el número de hembras que emergen está más afectado por la competencia y el parasitismo, mientras que para los machos el factor más importante es la competencia y la planta hospedera. El tamaño corporal de la descendencia se ve más afectado por la planta hospedera aunque el parasitismo en algunas localidades es importante, por último, con respecto a la proporción sexual, la planta hospedera y la competencia fueron los factores más importantes.

Tabla 11.- Coeficientes del modelo lineal que muestra los efectos del competidor, el parasitoide y su interacción sobre el comportamiento de las diferentes variables analizadas. A la derecha de cada valor se presenta el incremento y/o decremento porcentual del valor del testigo. Para el caso de los valores en porcentaje sólo se muestran los valores cuyo coeficiente fue estadísticamente diferente de cero ($P < 0.05$).

Población	Variable	Testigo	Competidor		Parasitoide		Compet X Parasitoide	
Atila	Tiempo de desarrollo (días)	30.460	-0.021		0.160		0.650	
	Sobrevivencia (proporción)	0.880	0.032		-0.282	-32.48%	-0.054	
	No. de hembras	24.740	-11.180	-55.40%	-7.900	-39.15%	6.091	30.18%
	No. de machos	18.660	-11.320	-60.66%	-5.180	-27.76%	3.750	
	Tamaño hembras (mm)	2.566	-0.058	-2.26%	-0.046	-1.77%	-0.051	
	Tamaño machos (mm)	1.997	0.057	2.86%	0.072	3.60%	-0.191	-9.56%
	Proporción sexual (machos/Total)	0.466	-0.010	-2.15%	0.067		-0.070	-15.03%
Ahuehueyo	Tiempo de desarrollo (días)	35.650	1.578	5.07%	0.314		-1.015	-3.26%
	Sobrevivencia (proporción)	0.800	-0.130		-0.182	-20.61%	0.096	
	No. de hembras	21.180	-16.240	-65.64%	-9.250	-37.39%	5.854	23.66%
	No. de machos	19.400	-11.140	-57.42%	-6.096	-31.42%	1.729	
	Tamaño hembras (mm)	2.493	-0.033	-1.33%	0.049	1.95%	0.029	
	Tamaño machos (mm)	1.962	-0.001	-0.01%	0.031	1.59%	-0.005	
	Proporción sexual (machos/Total)	0.435	-0.019	-4.37%	0.026		-0.025	
Malinalco	Tiempo de desarrollo (días)	31.100	0.700	2.25%	0.160	0.51%	0.811	2.61%
	Sobrevivencia (proporción)	0.812	-0.038	-4.16%	-0.596	-64.54%	0.449	48.59%
	No. de hembras	19.240	-9.660	-50.21%	-14.800	-76.92%	9.574	49.76%
	No. de machos	10.600	-6.220	-58.68%	-6.040	-56.98%	5.070	47.83%
	Tamaño hembras (mm)	2.501	-0.044	-1.72%	-0.054	-2.15%	0.065	2.53%
	Tamaño machos (mm)	2.107	-0.029	-1.35%	-0.045	-2.15%	-0.031	-1.49%
	Proporción sexual (machos/Total)	0.349	-0.033	-9.46%	0.182	52.26%	-0.121	-34.58%
Tepoztlán	Tiempo de desarrollo (días)	36.560	0.320	1.00%	0.240	0.75%	0.455	1.43%
	Sobrevivencia (proporción)	0.691	-0.095		-0.435	-54.94%	0.338	42.73%
	No. de hembras	14.660	-8.660	-59.07%	-9.280	-63.30%	8.067	55.03%
	No. de machos	13.760	-7.040	-51.16%	-7.860	-57.12%	5.906	42.92%
	Tamaño hembras (mm)	2.361	-0.043	-1.73%	-0.026		0.029	
	Tamaño machos (mm)	1.950	-0.051	-2.52%	-0.022		0.038	
	Proporción sexual (machos/Total)	0.483	0.025	5.19%	0.019		-0.076	-15.67%

Tabla 12. Resumen de los análisis de varianza trifactoriales para evaluar el desempeño de *Z. subfasciatus*, en presencia y ausencia de un competidor y un parasitoide. En la tabla superior se muestran los valores de F y entre paréntesis las probabilidades asociadas a cada factor considerado. En la tabla inferior se muestra la proporción de la varianza explicada por cada uno de los factores incluidos en el análisis.

Fuente de Variación	Tiempo de desarrollo F(P)	Sobrevivencia F(P)	No. de hembras F(P)	No. de machos F(P)	Tamaño hembras F(P)	Tamaño machos F(P)	Proporción sexual F(P)	No. huevos F(P)
Población	39.8 (P<0.0001)	15.99 (P<0.0001)	42.97 (P<0.0001)	48.37 (P<0.0001)	24.67 (P<0.0001)	68.44 (P<0.0001)	11.98 (P<0.0001)	31 48 (P<0.0001)
Competencia	50.81 (P<0.0001)	9.72 (P=0.0019)	371.28 (P<0.0001)	308.25 (P<0.0001)	42.59 (P<0.0001)	27.08 (P<0.0001)	25.64 (P<0.0001)	571 35 (P<0.0001)
Parasitismo	9.68 (P=0.0018)	252.08 (P<0.0001)	272.08 (P<0.0001)	117.41 (P<0.0001)	2.3 (P=0.1295)	7.87 (P=0.0051)	9.12 (P=0.0026)	
Población X Competencia	3.39 (P=0.0178)	8.6 (P<0.0001)	28.57 (P<0.0001)	19.76 (P<0.0001)	7.16 (P=0.0001)	2.74 (P=0.0424)	2.64 (P<0.0001)	8 58 (P<0.0001)
Población X Parasitismo	2.84 (P=0.0310)	29.72 (P<0.0001)	84.53 (P<0.0001)	1.47 (P=0.2213)	20.7 (P<0.0001)	12.58 (P<0.0001)	6.66 (P=0.0002)	
Competencia X Parasitismo	0.97 (P=0.0324)	10.16 (P<0.0001)	8.28 (P<0.0001)	26.81 (P<0.0001)	1.76 (P=0.1853)	29.28 (P<0.0001)	11.00 (P=0.0010)	
Pobl X Compet X Parasitismo	4.26 (P=0.0054)	7.88 (P<0.0001)	1.08 (P=0.3584)	1.43 (P=0.2326)	4.00 (P=0.0076)	23.03 (P<0.0001)	1.54 (P=0.2040)	

95

Fuente de Variación	Tiempo de desarrollo	Sobrevivencia	No. de hembras	No. de machos	Tamaño hembras	Tamaño machos	Proporción sexual	No. huevos
Población	12.31%	4.10%	7.39%	10.09%	6.71%	16.09%	4.10%	6.43%
Competencia	5.24%	0.83%	21.29%	21.43%	3.86%	2.12%	2.92%	38.91%
Parasitismo	1.00%	20.68%	15.60%	8.16%	0.21%	0.62%	1.04%	
Población X Competencia	1.05%	2.20%	4.57%	4.12%	1.95%	0.64%	0.90%	1.75%
Población X Parasitismo	0.88%	2.60%	1.43%	0.31%	5.63%	2.96%	2.28%	
Competencia X Parasitismo	0.10%	2.54%	4.85%	1.86%	0.16%	2.29%	1.25%	
Pobl X Compet X Parasitismo	1.32%	2.02%	0.19%	0.30%	1.09%	5.42%	0.52%	
Modelo global	21.68%	35.34%	56.36%	47.09%	19.50%	30.39%	13.23%	47.63%

DISCUSIÓN

En la interacción planta-bruquidos-parasitoides el efecto que ejercen la planta hospedera (*Phaseolus vulgaris* silvestre), el competidor (*Acanthoscelides obtectus*) y parasitoide (*Dinarmus basalís*) sobre algunos caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* cambian en magnitud dependiendo de la variable que se registra y de si están interactuando el parasitoide y el competidor por separado o juntos. Por ejemplo, cuando interactúan por separado el competidor y el parasitoide, la competencia tuvo efectos más importantes sobre el tiempo de desarrollo, mientras que el parasitismo tuvo claramente efectos más marcados sobre la sobrevivencia. Sin embargo, cuando estuvieron presentes tanto el competidor como el parasitoide se encontró en general un efecto antagónico entre ellos, es decir, los efectos fueron menos severos cuando se encontraban juntos que lo esperado por un efecto aditivo del competidor y parasitoide por separado.

Efecto de la planta hospedera

Las características de las semillas de las cuatro poblaciones estudiadas mostraron diferencias en tamaño y calidad nutritiva (ver capítulo II), y los resultados encontrados apoyan la predicción de que el desempeño de los brúquidos es mejor en las semillas que pueden considerarse de mejor calidad -dado su tamaño y concentración de nutrientes- como es el caso de las semillas provenientes de la localidad de Atila, las cuales son más grandes y presentan mayores concentraciones de fósforo y nitrógeno.

Dentro de los factores físicos que afectan el desempeño de los brúquidos está el tamaño de las semillas, ya que éste se correlaciona con el tamaño de los insectos que emergen de ellas. Cipollini y Stiles (1991) y Mitchell (1983) encontraron que cuando *Acanthoscelides obtectus*, *Callosobruchus maculatus* y *C. chinensis* se desarrollaban sobre semillas grandes, la progenie que emergía era de mayor tamaño y presentaba una mayor fecundidad en comparación con los que emergían de semillas pequeñas. Resultados semejantes han sido reportados para otras especies de insectos (Benrey, 1993; Visser, 1994, Mendoza, 2000). Cuando *Zabrotes subfasciatus* se desarrolla sobre semillas cultivadas de *Phaseolus coccineus* también existe una relación positiva entre el tamaño de las semillas y la fecundidad de las hembras (A. Callejas datos no publicados). Sin embargo, en el presente trabajo se encontró que el tamaño de la semilla no necesariamente determina el tamaño de las hembras que

emergen, ya que hembras que emergieron de semillas de las poblaciones de Atila y Malinalco (semillas grandes y pequeñas, respectivamente) son de mayor tamaño que las que emergen de semillas de Ahuehuevo las cuales tienen tamaños intermedios. Esto puede deberse a que aun cuando las semillas de Ahuehuevo son más grandes que las de Malinalco, el número de huevos por semilla es mayor, lo que probablemente produce efectos de competencia entre las larvas reflejándose en el tamaño de los individuos que emergen.

Por otro lado, dentro de los factores químicos están el nitrógeno y fósforo, los cuales son elementos esenciales para el crecimiento de los insectos y su deficiencia puede causar alta mortalidad en los estadios juveniles (Wright, 1978) o efectos negativos en atributos de su historia de vida. De manera similar a lo encontrado por Martínez (1988), en este trabajo encontramos que el desempeño (tiempo de desarrollo y sobrevivencia) de los brúquidos en semillas de Tepoztlán que tienen bajas concentraciones de agua y nitrógeno, fue menor en comparación con el desempeño de brúquidos que se desarrollaron sobre semillas de mayor calidad (Atila). El nitrógeno, fósforo y agua, junto con los metabolitos secundarios que contienen las semillas, son factores muy importantes que determinan los patrones de oviposición y desempeño de los insectos que las utilizan como alimento (Southwood, 1987; Bernays y Graham, 1988; Fernández y Talekar, 1990). A pesar de que la información que se tiene con respecto a la composición química de las semillas de frijol silvestre es incompleta, se ha reportado que las semillas de plantas silvestres de *Phaseolus vulgaris* tienen altas concentraciones de arcelina, canavina, saponinas y compuestos cianogénicos (Gepts, 1990; Koenig *et al.*, 1990; Mendoza *et al.*, 1990), que pueden ser tóxicos para los herbívoros que se alimentan de estas semillas. Por ejemplo, Cardona y Posso (1987) encontraron que la emergencia de brúquidos de las especies *Zabrotes subfasciatus* y *Acanthoscelides obtectus* se redujo significativamente cuando se desarrollan sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* con altas concentraciones de arcelina, además encontró que el tiempo de desarrollo de los brúquidos se alargó y la progenie resultante presentó tamaño y peso reducidos. También encontraron que en semillas con altas concentraciones de arcelina, las colonias de los insectos no pueden desarrollarse y después de dos generaciones se extinguen.

Los datos de *Zabrotes subfasciatus* obtenidos cuando se desarrolla en semillas de *Phaseolus vulgaris* silvestre de diferentes poblaciones pueden interpretarse en el mismo contexto. La sobrevivencia

de los brúquidos (número de adultos emergidos/número de huevos puestos) fue diferente entre los distintos tipos de semillas. Por ejemplo, en semillas de Malinalco y Tepoztlán el número de huevos que pusieron los brúquidos no difirió significativamente entre ellas, sin embargo, la sobrevivencia de los brúquidos fue significativamente mayor en semillas de Malinalco que lo obtenido en semillas de Tepoztlán. Estos resultados sugieren que, además de la variación en la calidad de las semillas, pudieran existir también diferencias en la concentración de metabolitos secundarios, ya que estando dentro de las semillas algunas larvas murieron quizá por efecto de algún compuesto químico o por no tener un sistema enzimático que les permitiera digerir y utilizar el recurso adecuadamente.

Para poder esclarecer el verdadero peso de la calidad nutritiva y de la presencia y concentración de metabolitos secundarios sobre el desempeño de los brúquidos es necesario tener un estudio fino, tanto químico como bromatológico de las semillas para las diferentes poblaciones de *P. Vulgaris*, haciendo un seguimiento por varios años de colecta, acompañado con experimentos donde se manipule la concentración de algunos de estos compuestos y se observe la respuesta en el desempeño de los brúquidos.

Efecto del competidor

Desde que Gause (1934 en Mitsunaga y Fijii, 1999) propuso sus experimentos clásicos relacionados con el principio de exclusión competitiva, éste ha sido un tema ampliamente observado (Arthur, 1987). De acuerdo con nuestros resultados, bajo condiciones controladas (laboratorio) existe competencia por explotación entre *Acanthoscelides obtectus* y *Zabrotes subfasciatus*. Sin embargo, aun cuando el desempeño de ambas especies de brúquidos se ve fuertemente afectado, la presencia de ambas especies coexistiendo en campo indica que la intensidad de la interacción, por lo menos en los años en los que se realizó el estudio, no es tan grande como para que condujera a la exclusión de alguna de ellas.

Para todas las poblaciones encontramos que *A. obtectus* infestó significativamente un mayor número de semillas que *Z. subfasciatus*, lo cual muestra claramente que *A. obtectus* tiene un fuerte efecto inhibitorio sobre *Z. subfasciatus* en el momento de la oviposición (Figura 8). En otros sistemas se ha encontrado que *Z. subfasciatus* puede ser un competidor eficiente; por ejemplo, Mitsunaga y

Fujii (1999) encontraron que cuando *Z. subfasciatus* y *Callosobruchus chinensis* se desarrollan en semilla de *Phaseolus vulgaris* y compiten por sitios de oviposición, *Z. subfasciatus* es mejor competidor, es decir, además de utilizar el mayor número de semillas disponibles para ovipositar, pone significativamente más huevos que *C. Chinensis* .

En general, los caracteres de historia de vida de *Z. subfasciatus* que se ven más fuertemente afectados por la presencia del competidor son el número de huevos que ponen, el tamaño corporal de la progenie, y el tiempo de desarrollo; el número de brúquidos que emergen es significativamente menor, son más pequeños y requieren de mayor tiempo para su desarrollo.

El hecho de que en este estudio se hayan encontrado orificios de entrada de ambas especies de brúquidos en las semillas (obs. pers.) sugiere fuertemente que existe competencia a este nivel. Estos resultados son parecidos a los reportados por Toque- Naga (1991) quien encontró que entre las larvas de *Callosobruchus maculatus* y *C. analis* existe una interacción competitiva; además de que las larvas de *C. analis* al momento de emergen muerden y matan a las larvas de *C. maculatus*. Asimismo, Ofuya y Agele (1989) reportan que cuando las larvas del brúquido *Callosobruchus maculatus* compiten por el recurso, se incrementa el tiempo de desarrollo, los brúquidos que emergen son de tamaño pequeño, las tasas de mortalidad son altas y la fecundidad de las hembras se reduce, mismas características que presentó *Z. subfasciatus* en presencia de *A. obtectus*. La competencia entre estas dos especies de brúquidos al parecer también se puede dar por inhibición de la oviposición, como ha sido reportado por Mitsunaga y Fujii (1999) para otras dos especies de brúquidos (*Z. subfasciatus* y *Callosobruchus chinensis*).

Un tema recurrente en ecología, aunque más discutido entre ecológicos de plantas, es lo referente a dónde esperar que el efecto de la competencia sea más intenso, si en condiciones de baja o alta disponibilidad de recursos (Bonser y Reader, 1995). Hunter y Price (1992) reportan que la competencia entre dos defoliadores del encino fue más evidente cuando existió una mayor disponibilidad de su recurso. En nuestro sistema, si la calidad del recurso define la intensidad de la competencia, entonces se hubiese esperado que la competencia fuese más evidente cuando los brúquidos se desarrollaron en semillas de mejor calidad como las de la población de Atila; sin embargo no se observó ningún patrón claro. Para algunos atributos evaluados, como el número de

descendientes, se encontraron efectos más claros en las semillas consideradas de buena calidad, mientras que para otra característica como la sobrevivencia los efectos mayores, tendieron a presentarse en las semillas de menor calidad. Esta falta de un patrón claro puede reflejar que, en condiciones naturales, la competencia no es un factor muy importante para *Z. subfasciatus* y que otros factores como la presencia de enemigos naturales o las condiciones del ambiente físico pueden tener un mayor impacto sobre la demografía de esta especie que su posible competidor. Sin embargo, no deja de existir una competencia probablemente indirecta, pues cuando *Z. subfasciatus* llega a las semillas, muchas de ellas ya no están disponibles porque ya han sido usadas por *A. obtectus* y no se sabe si *A. obtectus*, al llegar primero elige las mejores semillas (más grandes y/o más nutritivas).

Efecto del parasitoide

Al igual que lo encontrado para el caso del competidor, la presencia del parasitoide produjo efectos negativos sobre la mayoría de los caracteres de historia de vida de *Z. subfasciatus* evaluados, en particular el número de hembras y machos producidos disminuyó claramente con reducciones de hasta el 75% en Malinalco. Sin embargo, a diferencia del efecto de la competencia, el parasitismo disminuyó en gran medida la sobrevivencia global de los brúquidos.

Las diferencias en la intensidad del efecto del parasitoide entre las poblaciones de Atila y Ahuehuevo por un lado y las de Malinalco y Tepoztlán por el otro, no son fácilmente explicables. Contrariamente a lo esperado, los valores más bajos del efecto del parasitoide se registraron en las semillas consideradas de buena calidad (Atila) donde también se esperaría que estuvieran las larvas más grandes y, por consiguiente, más adecuadas para el parasitoide. Sin embargo, un hecho que llama la atención es el efecto sobre el tamaño corporal de los brúquidos que emergieron (esto es, que no fueron parasitados). En las poblaciones de Ahuehuevo y Atila, los brúquidos que emergieron del tratamiento con parasitoides fueron más grandes en promedio que el testigo, lo que podría explicarse suponiendo que al disminuir el número de larvas dentro de las semillas favorecieron a las sobrevivientes. Otra posible explicación es que los parasitoides seleccionaron a las larvas de menor tamaño, esto como consecuencia de que las larvas de mayor tamaño, al tener tiempos de desarrollo

cortos escapan al parasitismo ya que alcanzan rápidamente los estadios no vulnerables. Este resultado es semejante al reportado por Benrey y Denno (1997) con *Pieris rapae* (lepidóptero) y *Cotesia glomerata* (parasitoide). Aún cuando son resultados poco esperados, se han reportado para otros sistemas como el de insectos agalleros y su parasitoide *Eurytoma gigantea* quien mostró una preferencia por agallas de tamaño pequeño (Warren y Weis 1997).

Como se planteo en la hipótesis, otra de las variables que esperaba cambiara por la presencia de los parasitoides es la proporción sexual del hospedero, esto principalmente por que las larvas que darían origen a hembras, al igual que lo que ocurre entre adultos, fueran de mayor tamaño y por lo tanto, más preferidas por los parasitoides que las larvas que darían origen a machos. Sin embargo, en tres de las cuatro poblaciones no se presentó ningún cambio significativo y sólo en los brúquidos que se desarrollaron en semillas de Malinalco se presentó un cambio significativo en la proporción sexual, aumentando la proporción de machos.

Efecto de la planta hospedera, del competidor y del parasitoide

Un tema de actualidad dentro de la ecología es el conocer la importancia del suministro de alimento (fuerzas ascendentes o bottom-up) y la acción de los enemigos naturales (fuerzas descendentes o top-down) sobre la abundancia de los herbívoros (Hassell *et al.*, 1998). De entre los pocos trabajos que han intentado evaluar este aspecto se ha encontrado que tanto el recurso como los enemigos naturales pueden actuar simultáneamente (Hunter *et al.*, 1997) y que las características del primer nivel de la interacción (recursos) tienen, un fuerte efecto sobre el segundo nivel (herbívoros) y consecuentemente sobre los enemigos naturales (parasitoides) que constituyen el tercer nivel de la interacción (Kareiva y Sahakian, 1990 ; Ríos, 1998; Turlings y Benrey, 1998).

Sin embargo, también se sabe que cada uno de los niveles tróficos que forman parte de la interacción están influenciados por factores bióticos y abióticos cuyo peso relativo puede ser variable en cada población. En nuestro sistema se encontró que la interacción entre la competencia y el parasitoide con la población (esto es, recurso) resultaron en todos los casos significativas, lo que indica que el efecto de cada factor sobre los caracteres de historia de vida de *Z. subfasciatus* es diferente dependiendo de la población donde se desarrollan los brúquidos. Más aun, la importancia

de cada factor fue diferente de acuerdo a lo observado por la proporción de varianza explicada por el modelo, por ejemplo, en Atila el tiempo de desarrollo y tamaño corporal está básicamente determinado por la calidad de la planta hospedera, mientras, que para los brúquidos de Malinalco el tiempo de desarrollo y tamaño de los brúquidos está fuertemente afectado por la presencia del competidor. Si consideramos otro carácter como la sobrevivencia tenemos que esta variable en las cuatro poblaciones de estudio se vio fuertemente afectada por la presencia del parasitoide. Karban (1989) y Lenski (1982) mencionan que si en una interacción de tres niveles tróficos los efectos de depredación y parasitismo tienen un fuerte efecto sobre los caracteres de historia de vida del herbívoro (tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño de la progenie), la competencia y calidad del recurso para los herbívoros tendrán un menor efecto sobre su desempeño. Sin embargo, si la depredación y parasitismo son poco importantes para el desempeño de los herbívoros, la competencia por el recurso pasa a ser el factor más importante dentro de la interacción. Este comportamiento fue registrado para *Z. subfasciatus* puesto que en las poblaciones donde la presencia del competidor afectó en menor medida al número de descendientes, el parasitismo tuvo un efecto mayor.

Se ha reportado que un tercer nivel trófico dentro de una interacción entre un herbívoro y su planta hospedera puede modificar el efecto de cada uno de los integrantes de la interacción y que éste puede variar espacial y temporalmente. Hunter y Price (1992) presentan un ejemplo con *Quercus robur* cuya fenología cambia en función de las condiciones ambientales, los cambios se presentan entre años, entre sitios y entre individuos del mismo sitio. En este sistema ha observado cómo la fenología de los árboles cambia dependiendo de la presencia y abundancia de dos de sus defoliadores *Operophtera brumata* y *Tortix viridana*, lo cual a su vez repercuten en el tamaño de la nidada de uno de sus principales depredadores, *Paurus sp.* Hunter y Price (1992) encontraron que cuando las condiciones son favorables, aumentan las tasa de defoliación, hay competencia entre los defoliadores y el tamaño de las nidadas de *Paurus sp* aumenta. Sin embargo, cuando las condiciones son adversas las tasas de defoliación son mínimas, no hay competencia entre defoliadores y las nidadas de *Paurus sp* son pequeñas.

Desafortunadamente, para el presente estudio no se hicieron registros detallados de los factores bióticos en cada una de las poblaciones de estudio. Sin embargo, de acuerdo con nuestros datos de campo (ver capítulo I) las variaciones en la duración y época en la que se presenta la temporada de lluvias influyen en la cantidad de semillas que están disponibles para los brúquidos, lo cual se reflejó en la abundancia de los mismos y consecuentemente las tasas de parasitismo. Por lo que si uno quisiera hacer un estudio más detallado para averiguar cómo cambia la dinámica de los integrantes de la interacción de un año y evaluar el peso de cada elemento de la interacción sobre la abundancia de los herbívoros, es necesario hacer un seguimiento por varios años como lo han intentado Hunter *et al.* (1997) e Ylioja *et al.*, (1999) .

Además de lo complicado que resulta evaluar el efecto de los recursos o los enemigos naturales sobre la población de herbívoros (ver por ejemplo Hassell *et al.* 1998) en el sistema *Phaseolus* – brúquidos - parasitoide, encontramos que la interacción recurso * competencia * parasitoide, fue estadísticamente significativa para las variables tiempo de desarrollo, sobrevivencia y tamaño corporal de la progenie, lo que indica que el efecto sinérgico y/o antagónico registrado cambia entre poblaciones, y es muy probable que en condiciones naturales también lo haga entre años, situación que vuelve extremadamente complejo definir con precisión el papel de las llamadas fuerzas ascendentes y descendentes sobre la abundancia del herbívoro *Z. subfasciatus* en general, y sobre los atributos de historia de vida en particular. En este contexto no es extraña la diversidad de opiniones y conclusiones dadas sobre sistemas multitróficos, hay quienes han propuesto que el papel de la calidad y cantidad de las plantas (recurso) es el más importante sobre los miembros de los niveles tróficos superiores (herbívoros y parasitoides) (Bernays y Graham, 1988; Kareiva y Sahakian, 1990), otros opinan que quien tiene el control dentro de la interacción no son los enemigos naturales y/o los competidores (Karban, 1989; Kareiva y Sahakian, 1990; Reeve, 1997; Mitsunaga y Fujii, 1999), sino por las condiciones bajo las cuales se da la interacción y el sistema en el que se presenta. Lo que es un hecho es que para este sistema, el desempeño de *Zabrotes subfasciatus* fue más alto cuando se desarrolló en ausencia del competidor y el parasitoide y los cambios más evidentes se registraron cuando interactuó con el parasitoide y con el competidor simultáneamente, no obstante, la

presión que ejerce cada uno de los integrantes de la interacción dentro de este sistema es diferente y varía dependiendo de la población.

DISCUSION GENERAL

Consideraciones Finales

Dos frases conocidas en la ámbito de la ecología resumen el contexto de este trabajo, *Between the devil and the deep blue sea* (Entre el demonio y el mar azul profundo, Lawton y McNeill 1970) y *Why the world is green?* (¿Por qué el mundo es verde?, Hairston *et al.*, 1960), las cuales están relacionadas con las hipótesis propuestas para explicar porqué las poblaciones de herbívoros no crecen explosivamente en un aparente "mar de recursos". Entre todas las explicaciones que se han propuesto, la que tiene que ver con la limitación que imponen las plantas, ya sea por su bajo contenido de nutrientes (principalmente nitrógeno) o por la presencia de inhibidores de la digestión o compuestos tóxicos (Hartley y Jones, 1997; Crawley, 1997) y la del control por enemigos naturales (Hunter y Price, 1992; Menge, 1992; Power, 1992) son las que más evidencia tienen a su favor.

Según Hartley y Jones (1997) las plantas no sólo son un recurso de "calidad pobre" sino que además, en muchas circunstancias, son impredecibles. La presencia, cantidad y calidad de los tejidos vegetales, en particular de las semillas, varía tanto espacial como temporalmente, muchas veces como una respuesta a factores bióticos y abióticos. Las cuatro poblaciones de *Phaseolus vulgaris* examinadas en este trabajo mostraron variaciones importantes, entre poblaciones y entre años, tanto en su abundancia como en la ventana temporal en la que estuvieron disponibles. Esta variabilidad se reflejó en el comportamiento de sus herbívoros y sus enemigos naturales. Por ejemplo, dentro de un mismo año se encontraron diferencias importantes entre poblaciones, en la abundancia de las dos especies de brúquidos que los infestan y sus parasitoides. También entre años hubo diferencias importantes, por ejemplo, en Tepoztlán los valores de infestación por brúquidos (tanto de *Z. subfasciatus* como de *A. obtectus*) y de los parasitoides fueron muy parecidos en los dos años de observaciones, en contraste, con lo ocurrido en la población de Atila, donde se encontraron diferencias significativas en las abundancias de los brúquidos y la tasa de infestación de los parasitoides. Un tema aún no resuelto es si la variación de las plantas, la cual repercute en el desempeño de los herbívoros (Marquis 1992), es una característica sujeta a selección o es simplemente una respuesta al ambiente que le trae beneficios colaterales. El investigar con detalle

este aspecto es importante porque podría explicar la posible existencia de procesos de adaptación local de los herbívoros. A pesar de que se encontraron diferencias significativas en la calidad del recurso entre las cuatro poblaciones en las cuales se desarrolla *Zabrotes subfasciatus* no se detectó la existencia generalizada de procesos de adaptación local, sólo en la población de Atila encontramos evidencia que concuerda con la ocurrencia de este proceso. Sin embargo, cabe señalar que coincidentemente las semillas de Atila fueron las de mayor tamaño y, por ende, era de esperarse que el desempeño de los brúquidos provenientes de la población de Atila sobre semillas de esa misma población fuera la más alta. En todo caso, una pregunta más interesante sería el porqué los brúquidos que provenían de otras poblaciones no alcanzaron valores tan altos de desempeño sobre estas semillas. Una posible explicación es que, así como las semillas difieren en tamaño entre poblaciones, es probable que también tengan diferencias en la concentración de compuestos secundarios como arginina y canavania (Baldi y Salami, 1973; Cardona y Posso, 1987), los cuales son tóxicos para los brúquidos. En este sentido, si en las semillas de la población de Atila tuvieran una mayor concentración de arginina (u otro compuesto potencialmente tóxico), el desempeño de los brúquidos no adaptados a consumir dicho compuesto en altas concentraciones se vería afectado, como lo reportó Rosenthal (1990) en el sistema de *Caryedes brasiliensis* (Brúchidae) y *Diclea megacarpa* (Leguminosae).

Al comparar los estudios en los que se ha encontrado evidencia de adaptación local en los herbívoros (e.g., Hanks y Denno, 1994; Fox *et al.*, 1994; Mopper, *et al.*, 1995) con respecto a aquellos en los que no se ha podido encontrar adaptación local (e.g., Galdon y Van Zadt, 1998) se encuentra que la proporción se inclina hacia este último caso. Esta falta de evidencia puede deberse a que la adaptación local es un proceso poco frecuente en la naturaleza, explicado quizá por la alta variación (abundancia y calidad) en los recursos y en el ambiente, que ocasionaría que los herbívoros no tuvieran la necesidad (y oportunidad) de adaptarse a ciertas condiciones, sino responder de una manera plástica según las condiciones bióticas y abióticas a las que se enfrenten. Otra de las razones por la que no es fácil encontrar evidencia de procesos de adaptación local, es quizá por que la forma en que se está tratando de probar no sea la correcta y se tenga que avanzar en la teoría y el diseño de métodos más apropiados para detectarla.

Los experimentos ideales para probar la hipótesis de adaptación local deben ser en condiciones naturales. Sin embargo, bajo estas condiciones es difícil controlar los factores genéticos entre los individuos de la población, los efectos maternos, las variaciones ambientales y la presencia de competidores y/o enemigos naturales, lo que, de alguna manera, produce cambios en la conducta de los herbívoros que no permitirían la adaptación local. Una manera alternativa es hacer experimentos de trasplantes en condiciones de laboratorio, en los cuales uno podría controlar las variaciones ambientales, tanto en el tiempo como en el espacio, aspectos relacionados con el flujo génico, así como la presencia de competidores y/o parasitoides, los cuales juegan un papel muy importante en la adaptación de los herbívoros (Eber, 1996; Kaltz y Shykoff, 1998).

Si efectivamente para *Z. subfasciatus* de las poblaciones de Ahuehuevo, Malinalco y Tepoztlán no existe adaptación local la explicación de las diferencias encontradas entre poblaciones debe buscarse a un nivel más fino como, por ejemplo, la concentración y tipo de metabolitos secundarios o diferencias específicas en aspectos estructurales de las semillas (tamaño, dureza, textura, etc.), aspectos que no fueron evaluados en este trabajo. La falta de una respuesta concluyente a los resultados encontrados muestra la necesidad de avanzar tanto en el conocimiento de la química de los compuestos tóxicos de las semillas y cómo éstos se "distribuyen" entre y dentro de las diferentes poblaciones, así como los posibles mecanismos de desintoxicación que puede mostrar *Z. subfasciatus*.

Entre "los demonios y el mar profundo" (los enemigos naturales y el recurso) se encuentra otro actor que son los competidores. Aunque curiosamente la competencia es quizá la interacción más estudiada, el estudio de sus efectos en un sistema multitrófico ha sido poco explorado. De acuerdo a la información obtenida en este estudio tanto en campo como en laboratorio, se pueden resaltar varios aspectos. En condiciones naturales, en las cuatro poblaciones examinadas coexisten ambos brúquidos, aunque existe una tendencia a una segregación temporal (*A. obtectus* llega al inicio de la temporada de fructificación a las semillas, mientras que *Z. subfasciatus* llega a las semillas en la mitad de la temporada) lo cual no excluye que la competencia siga existiendo y sea importante. Aunque no tenemos evidencia directa de que las semillas sean un recurso limitante para ambos brúquidos; en el campo se encuentran semillas con orificios de salida de ambas especies de

brúquidos lo que coloca a ambas especies como potencialmente competidoras. *A. obtectus* parece ser más eficiente detectando al recurso cuando las semillas están inmaduras (Pouzat, 1981 en Fujii, *et al.*, 1989) y, de acuerdo a los datos de los experimentos en condiciones controladas, también pone un mayor número de huevos. Sin embargo, los datos de emergencia sugieren que *Z. subfasciatus* puede tener una ventaja ya que su porcentaje de emergencia es más alto. Desconocemos el mecanismo mediante el cual ambas especies de brúquidos compiten y, en ese sentido, el detectar la naturaleza fina de esta interacción es una tarea pendiente. Entre las posibles hipótesis estaría la probable inhibición de la entrada de larvas por aquellas que ingresaron primero, o bien, una competencia directa entre las larvas en el interior de las semillas por el recurso, tal y como ocurre entre las larvas de *Callosobruchus maculatus* (Ofuya y Agele, 1987). Los pocos datos que tenemos apuntan a que *Z. subfasciatus* puede ser más agresivo y/o tolerante que *A. obtectus* y, por lo tanto, alcanzar una mayor sobrevivencia, sin embargo, probar esto es una tarea pendiente.

En la década de los setenta, la atención se centró en el estudio de las interacciones directas entre pares, sin embargo, a partir de los ochenta se abordaron con más detalle las interacciones multitróficas de más de dos especies, y de los factores que las controlan, en particular en lo que se les llamó las fuerzas ascendentes y descendentes (bottom-up y top-down). En la actualidad existe todavía un debate abierto en torno a quién es el que controla o regula estas interacciones multitróficas. Karban (1989) señaló que, con la evidencia que se tiene hasta hoy reunida, es muy difícil contestar esta pregunta, ya que bajo ciertas circunstancias las fuerzas ascendentes pueden ser más importantes, mientras que bajo otras las descendentes lo sean más. En particular, él hipotetiza que los herbívoros que son poco móviles o especialistas deberían estar más y directamente influenciados por el recurso y, por lo tanto, las fuerzas ascendentes (las plantas) serían los controladores primarios. En contraste, los herbívoros más móviles y generalistas podrían ser principalmente controlados por sus enemigos naturales. En este sentido, Karban (*op. cit.*) señaló que quizá no exista una única respuesta a quién es el controlador primario en interacciones multitróficas sino que, dependiendo de las condiciones particulares del sistema tendrá su respuesta particular, como ha sido reportado por Kareiva y Sahakian (1990) y Ebert (1994, 1996). En este sentido, los resultados obtenidos en este trabajo también apoyan esta hipótesis ya que la importancia de la planta,

el competidor y el parasitoide fue diferente en las distintas poblaciones. Más aún, los efectos de los diferentes elementos de la interacción actuaron de manera distinta sobre los atributos de su historia de vida. Por ejemplo, para *Zabrotes subfasciatus*, independientemente de la población, el parasitoide tiene un fuerte efecto negativo sobre la sobrevivencia, en cambio, el efecto que produce la presencia del competidor sobre la misma variable (sobrevivencia), cambia dependiendo de la población.

El hecho de que los brúquidos pasen la mayor parte de su ciclo de vida en el interior de las semillas, los hace estar en contacto directo y continuo con éstas, además de que están parcialmente protegidos de los enemigos naturales. Considerando que los efectos de la planta hospedera y el competidor fueron los más importantes, de acuerdo a lo propuesto por Karban (1989), *Zabrotes subfasciatus* se comportó como un herbívoro no generalista con baja movilidad.

En varios textos de Ecología se menciona la frase "Dos son compañía, tres una multitud", que introduce el tema de lo complicado que puede ser el modelar y predecir la respuesta de sistemas que incluyan a más de dos especies. Si en términos numéricos (i.e. sus efectos sobre la abundancia) es complicado predecir la respuesta, lo es más predecir sus consecuencias evolutivas, las cuales aún son desconocidas. En particular, una duda que queda en el aire es si en estos sistemas multiespecíficos, en los cuales las presiones sobre los atributos demográficos (e.g. sobrevivencia, descendencia, etc.) son tan variados en magnitud y dirección, aún son esperables procesos como los de adaptación local.

La razón de ser de un estudio ecológico radica tanto en su capacidad de describir el comportamiento de un sistema particular, como el de poder evaluar las causas y/o factores que afectan y/o controlan su funcionamiento. En este contexto, este estudio abarcó una descripción del sistema en condiciones naturales y la evaluación de las hipótesis que se generaron en condiciones controladas. En este caso particular, la posible existencia de adaptación local y el papel y peso de las llamadas "fuerzas ascendentes y descendentes" en los atributos de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus*, nos permite interpretar los resultados en términos de sus implicaciones en el contexto ecológico y evolutivo.

Sin embargo, como sucede con la mayoría de los proyectos de investigación, en la medida en que se adentra en el conocimiento de un sistema y se conocen los aspectos básicos de su funcionamiento, son más las puertas que se abren con nuevas interrogantes. A partir de los

resultados de este trabajo es claro que los trabajos que se deriven de esta investigación tendrán dos vertientes. La primera es su aspecto mecanístico, esto es, abordar las causas y mecanismos que producen las respuestas observadas. En este sentido es necesario: 1) hacer estudios más finos de la química de los recursos y de los posibles mecanismos de desintoxicación de los herbívoros, 2) investigar los mecanismos involucrados en la competencia entre ambas especies de brúquidos, incluyendo la posible preferencia producida por el parasitoide, 3) hacer estudios sobre el comportamiento de los parasitoides, en particular sobre sus mecanismos de búsqueda y evaluar si la planta juega un papel activo en la atracción de los parasitoides (vía, por ejemplo, la emisión de compuestos volátiles que indiquen daño por la presencia de brúquidos) y 4) determinar las bases genéticas de la selección de hospedero y desempeño de los brúquidos en el contexto de los procesos de adaptación y colonización a nuevos hospederos; esto es, determinar que tanto de la variación en el desempeño de los brúquidos se debe a la genética del mismo insecto, al ambiente en el que se desarrolla o bien a los efectos maternos.

La otra vertiente está más relacionada con la fenología de las plantas y tendría como objetivo evaluar en condiciones de campo los efectos numéricos y evolutivos de la variación entre las plantas y la presencia de los competidores y parasitoides. A pesar de lo complicado del estudio de estos sistemas multitróficos existe cierto consenso en que es necesario avanzar en el conocimiento del funcionamiento de estos "módulos de comunidades" (*sensu* Holt, 1997) para llegar a entender como están estructuradas y funcionan las comunidades naturales.

LITERATURA CITADA

- Alstad, D. N y G. F. Edmunds. 1983. Adaptation, host specificity and gene flow in the black pineleaf scale. pp 412-426 *en*: Denno, F. R y M. S. Mclure (eds). 1983. **Variable plants and herbivore in natural and managed systems**. Academic Press. Nueva York.
- Andow, D. A y R. Prokrym. 1990. Plant structural complexity and host -finding by a parasitoid. *Oecologia* **82**: 162-165.
- Angarad, M. R., J. A. Gatehouse y Boulter. 1979. Biochemical basis of insect resistance in *Vigna unguiculata*. *Journal of Science Food Agriculture* **30**: 948-958.
- Arthur, W. 1987. **The niche in competition and evolution**. Wiley Chichester.
- Ayres, M. P y J. M. Scriber. 1994. Local adaptation to regional climates in *Papilio canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae). *Ecological Monographs* **64** (4): 465-482
- Baldi, P y F. Salmini. 1973 Variability of essential amino acid content in seeds of 22 *Phaseolus* species. *Journal of Chemical Ecology* **43**:75-78
- Barbosa, P. 1998. **Conservation Biological Control**. Academic Press. San Diego.
- Benabib, M. 1993. Los vertebrados y las historias de vida. *Ciencias* **7**:23-31.
- Benrey, B. B. 1993. **Host plant effects on interaction of an insect herbivore and its larval parasitoid: The case of *Pieris rapae* (Lepidoptera:Pieridae) and *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae)**. Tesis de Doctorado. University of Maryland. Washinton.
- Benrey, B. B. y R. Denno. 1997. The slow growth-high mortality hypothesis: test using the cabbage butterfly and its parasitoid. *Ecology* **78** (4): 987-999.
- Benrey, B., A. Callejas., L. Ríos., K. Oyama y R. F. Denno. 1998. The effects of plant domestication on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. *Biological Control* **11**:130-140.
- Bernays, E. A y M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* **69**: 886-892.
- Bernays, E. A. y R. Chapman. 1994. **Host Plant Selection by Phytophagous Insects**. Contemporary Topics in Entomology. Nueva York.
- Bernays, E. A. 1998. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *BioScience* **48**:35-44.
- Bertschy, C., C. J. Turlings., A. Bellotti y S. Dorn. 2000. Host stage and sex allocation in *Aenasius vexas*, an encyrtid parasitoid of cassava mealybug. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **95**:283-291.
- Bonser, S. P y R. J. Reader. 1995. Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology* **76** (7): 2176-2183.
- Boyce, M. S. 1984. Restitution of r and k selection as a model of density-dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**:427-447.

- Brodbeck, B y D. Strong. 1987. Amino acid nutrition of herbivorous insects and stress to host plants. pp 347-364 en: Barbosa, P y J. C. Schultz (eds). 1987. **Insect outbreaks**. Academic Press, San Diego.
- Callejas, CH. A. 1996. **Variación en la conducta y algunos parámetros de historias de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera:Bruchidae) sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus***. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Cappuccino, N y P. W. Price. 1997. **Population dynamics: new approaches and synthesis**. Academic Press, Nueva York.
- Cárdenas, R. L. 1984. **Clasificación preliminar de los frijoles de México**. SARH. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, SARH. México.
- Cardona, C. y E. Posso. 1987. Resistencia de variedades de frijol a los gorgojos de granos almacenados. **CIAT 9**: 1-4.
- Carpenter, S. R. y J. F. Kitchell. 1987. The temporal scale of variation in lake productivity. **American Naturalist 129**:417-433.
- Casas, J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoids in the field. **Ecological Entomology 14**:257-265.
- Center, T. D y C.D. Johnson. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera : Bruchidae) and their host. **Ecology 55**: 1096-1103.
- Chase, J. M. 1996. Abiotic controls of trophic cascades in a simple grassland food chain. **Oikos 77**:495-506.
- Cipollini, M. L. 1991. Females-biased sex ratios in response to increased density in a bruchid seed predator: A consequence of local mate competition?. **Oikos 60** (2): 197-204.
- Cipollini, M. L y E. Stiles. 1991. Seed depredation by bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. **Oikos 60**:205-214.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. **Science 230**: 895-899.
- Cornell, H. V y B. A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. **American Naturalist 145**: 563-593.
- Crawley, M. L. 1983. **Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions**. Studies in Ecology. Blackwell Sci. Pub. Londres. 437.
- Credland, P. F. 1987. Effects of host change of the fecundity and development of an unusual strain of *Callosobruchus maculatus* (F) (Coleoptera: Bruchidae). **Journal of Stored Products Research. 23**: 91-98.
- Credland, P. F. y J. Dendy. 1992. Comparison of seed consumption and the practical use of insect weight in determining effects of host seed on the Mexican weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Boh). **Journal of Stored Products Research 28**: 225-234.

- Cruz-Rivera, E y M. E. Hay. 2000. Can quantity replace quality? food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. **Ecology** **81** (1): 201-209.
- Delgado, A., A. Bonet y P. Gepts. 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. pp 163-185 en: Gepts. P (eds) **Genetics, Resources, Domestication and Evolution in Phaseolus**. Martenus Nijhoff Publishers (eds). Dordrecht. Boston.
- Delgado, S. A. 1988. Variation, taxonomy, domestication and germoplasm potentialities in *Phaseolus coccineus*. pp 441-466 en: P. Gepts (eds) **Genetics resources of Phaseolus Beans**. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Denno, R. F y H. Dingle. 1981. **Insect life history patterns habitat and geographic variation**, Springer-Verlag. Nueva York.
- Denno, R. F., M. A. Peterson., C. Graton., J. Cheng., G. A. Langellto., A. F. Huberty y D. H. Finke. 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interespecific competition sap-feeding herbivores. **Ecology** **89**: 687-700
- Ebert, D. 1994. Virulence and local adaptation of horizontal transmitted parasitoid. **Science** **265**:1084-1086 .
- Ebert, D. 1996. Temporal variability and local adaptation. **Trends in Ecology and Evolution** **11**:431
- Edelstein-Keshet, L y M. D. Rausher. 1989. The effects of inducible plant defenses on herbivore populations mobile herbivores in continuous time. **American Naturalist** **133**: 787-810.
- Ehrlich, P. R y P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in plant coevolution. **Evolution** **18**: 586-608.
- Ehrlen, J. A. F. 1996. Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. **Oecologia** **108** (4): 708-713.
- El-Achkar H. M. N. 1991. **Determinación de la resistencia de cuatro líneas de frijol Phaseolus vulgaris al gorgojo Zabrotes subfasciatus**. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Entomología y Acarología. Colegio de Posgraduados. Chapingo, México.
- English-Loeb, G. M. 1990. Plant drought stress and outbreaks of spider mites: a field test. **Ecology** **71**:1401-1411.
- English-Loeb, M. G., A. K. Brody y R. Karban. 1993. Host-plant-mediated interactions between a generalist folivore and it is tachinid parasitoid. **Journal of Animal Ecology** **62**: 465-471.
- Ernst, W. S. 1992. Nutricional aspects in the development of *Bruchidius sahlbergi* (Coleoptera:Bruchidae) in seed of *Acacia erioloba*. **Journal of Insect Physiology** **38** (11): 831-838.
- Evans, L. T. 1993. **Crop Evolution, Adaptation and Yield**. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Falconer, D.S. 1989. **Introduction to quantitative genetics**. Longmans, Nueva York.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. **Ecology** **51**: 565-581.

- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. **Recent Advances in Phytochemistry** 10: 1-40.
- Fenny, P., L. Rosenberry y M. Carter. 1983. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies *en*: Ahmad, S. **Herbivorous Insects: Host-Seeking Behavior and Mechanism**. (eds), Academic Press, Nueva York.
- Fernades, G. W., M. Fagundes., R. L. Woodman y P.W. Price. 1999. Ant effects on three-trophic level interactions: plants, galls and parasitoids. **Ecological Entomology** 24: 411-415.
- Fernández, G. C. y N. S. Talekar. 1990. Genetics and Breeding for bruchid resistance in Asiatic *Vigna* species. pp 209-217 *en*: Fujii *et al.*, (eds.), **Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution**. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Fox, L. R. y P. A. Morrow. 1981 Specialization; Species property or local phenomenon?. **Science** 211: 887-889.
- Fox, W. CH., K. J. Waddell y T. A. Mousseau. 1994. Host-association fitness variation in seed beetle (Coleoptera : Bruchidae): evidence for local adpatation to pour quality. **Oecologia** 99: 329-336.
- Fox, W. CH. y M. Tatar. 1994. Oviposition substrate effects adult mortality, independent of reproduction, in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. **Ecological Entomology** 19: 108-110.
- Fox, W. CH., K. J. Waddell y T. A. Mousseau. 1995. Parental host plant affects offspring life histories in a seed beetle. **Ecology** 76 (2): 402-411.
- Fujii, K., A. M. Gatehouse., C. D. Johnson., R. Mitchel y T. Yoshida. 1989. **Bruchids and legumes Economics, Ecology and Coevolution**. Kluwer Academic Publishers. Boston. 407.
- García, E. 1973. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen**. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 246.
- Gandon, S y P. A. Van Zadt. 1998. Local adaptation and host-parasite interactions. **Trends in Ecology and Evolution**. 13: 214-216.
- Gentry, H. S. 1969. Origin of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. **Economic Botany**. 23: 55-69
- Gepts, P. 1988. **Genetic Resource of Phaseolus Beans**. P. Gepts (eds). Dordrecht. Boston. 143-161.
- Gepts, P. 1990. Biochemical evidence bearing on the domestication of *Phaseolus* (Fabaceae) beans. **Economic Botany** 44: 28-38.
- Godfray, H. C. J. 1994. **Parasitoids, behavioral and evolutionary ecology**. Princeton University Press, Nueva Jersey. 473.
- Gould, F., G. G. Kennedy y M. T. Johnson. 1991. Effects of natural enemies on rate of herbivore adaptation to resistant host plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. 58:1-14.
- Grevstad, F. S y B. Klepetka. 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. **Oecologia** 92: 399-404.
- Gutiérrez, D. J y R. S. Jiménez. 1989. Distribución de insectos que dañan los productos almacenados en algunas localidades de la Republica Mexicana. **I Simposio Problemas Entomológicos de granos Almacenados**. Oaxtepec, Morelos.

- Hairston, N. G., F. E. Smith y L. B. Slobodkin. 1960. Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. **American Naturalist** 101:109-124.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defenses in the fluctuation of herbivore populations. **Oikos** 35:202-213.
- Hanks, L. M y R. F. Denno. 1993. The role of demic adaptation in colonization and spread of scale insect population. En: Kim, K. C y B. A. Pherum (eds.) **Evolution of Insect Pest**.
- Hanks, M. L y R. F. Denno. 1994. Local adaptation in the armored scale insect *Pseudaulacaspis pentagona* (Homoptera: Diaspididae). **Ecology** 75 (8): 2301-2310.
- Hartley, E. S y C. G. Jones. 1997. Plant Chemistry and herbivory, or Why the word is green, pp 284-324. En: Crawley, M. (eds) 1997. **Plant Ecology**. Blackwell Science. Oxford.
- Hassell, M. P. 1985. Insect natural enemies as regulating factors. **Journal of Animal Ecology** 54: 323-334.
- Hassell, M. P., M. J. Crawley, H. C. J. Godfray y J. H. Lawton. 1998. Top-down versus bottom-up and the Ruritanian bean bug. **Ecology** 95: 10661-10664.
- Hauser P.T. 1994. Germination, predation and dispersal of *Acacia albida* seeds. **Oikos** 71: 421-426.
- Hawkins, B. A., H. V. Cornell y M. E. Hochberg. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. **Ecology** 78: 2145-2152.
- Herrera, C. M. 1982. Defence of ripe fruit from pest: its significance in relation to plant disperser interactions. **American Naturalist** 120: 218-241.
- Hill, D. S. 1990. **Pest of stored products and their control**. CRC, Londres.
- Holt, R.D. 1997. Community modules. En: Gange, A. C y V. K. Brown (eds). 1997. **Multitrophic interactions in terrestrial systems**. Oxford. Nueva York.
- Howe, H. F y C. L. Westley. 1988. **Ecological Relationships of plants and animals**. Oxford University Press. Nueva York.
- Hunter, M.D. 1990. Differential susceptibility to variable plant phenology and its role in competition between two insects herbivores on oak. **Ecological Entomology** 15: 401-408.
- Hunter, M. D., and P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology** 73:724-732.
- Hunter, M.D. 1992. **Effects of resource distribution on animals-plant interactions**. Academic Press. Londres.
- Hunter, D. M., G. C. Varley y G. R. Gradwell. 1997. Estimation of the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited. **Ecology** 94: 9176-9181.
- Hwang, S y R. L. Lindroth. 1997. Clonal variation in foliar chemistry of aspen: effects on gypsy moths and forest tent caterpillars. **Oecologia** 111: 99-108.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution** 23: 1-27.

- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1972. Escape in space by *Sterculita apetala* seeds from the bug *Dyserdercus fasciatus* in Costa Rica deciduous forest. **Ecology** 53(2): 350-361.
- Janzen, D.H. 1977. How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae: *Callosobruchus maculatus*) die on non-host seeds. **Ecology** 58: 921-927.
- Janzen D. H. y C. Vazquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forest wild lands en: Gómez-Pompa A., T. C. Whitmore y M. Hadley (eds) 1991. **Rain Forest Regeneration and Management**. Man and the biosphere series Vol. 6.
- Jermey, T. 1984. Evolution of insects / host plant relationships. **American Naturalist** 124: 609-630.
- Joern, A y S. B. Gaines. 1990. Population dynamics and regulation in grasshoppers. pp 415-482 en: Chapman R. F y A. Joern (eds). 1990. **Biology of grasshoppers**. Nueva York.
- Jones, R.E. 1991. Host location and oviposition on plants. pp 108-133 en: Bailey W. J y J. Ridsdill - Smith (eds.) 1991. **Reproductive Behavior of Insect individuals and populations**. Chapman-Hall, Londres.
- Johnson, C. D. 1981. Relations of *Acanthoscelides obtectus* with their plant host en: Labeyrie, V (eds) 1991. **The ecology of bruchids attacking legumes (pulses)**. . Publ. por Junk W. The Hague Netherlands.
- Johnson, C. D. 1983. Ecosystematics of *Acanthoscelides* (Coleoptera:Bruchidae) of southern Mexico and Central America. **Miscelaneous Publications of the Entomological Society of America** 56: 248.
- Johnson, C. D y R. A. Klister. 1985. Nutritional ecology of bruchid beetles. pp 259-281 en: Slansky, J. R. F. y J. D. Rodríguez. 1987. **Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates**. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Kaltz , O y J. A. Shykoff. 1998. Local adaptation in host-parasite systems. **Heredity** 81:361-370
- Karban, R. 1989. Community organization of *Erigeron glaucus* folivores: Effects of competition, predation, and host plant. **Ecology** 70:1028-1039.
- Karban, R y J. H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. **Annual Review of Ecology and Systematics** 20:331-348.
- Karban, R. 1992. Plant variation: its effects on populations of herbivorous insects. pp 195-215 en: Fritz, R.S y. L. Simms (edts). 1992. **Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics**. Universidad de Chicago. Chicago.
- Kareiva, P y R. Sahakian. 1990. Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. **Nature** 345:433-434.
- Kareiva, P. 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movements quantifying the influences of plant spacing and quality on foraging discrimination. **Ecological Monographs**. 52: 261-282.

- King, B. H y R.B. King. 1994. Sex ratio manipulation in response to host size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. **Behavior Ecology** 7: 35-42.
- King, B.H. 1996. Fitness effects of sex ratio response to host quality and size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. **Behavior Ecology** 5: 448-454.
- Kingsolver, J. G. 1989. Weather and the population dynamics of insects: integrating physiological and population ecology. **Physiological Zoology** 62: 314-334.
- Kitching, R.L. 2001. Food webs in phytotelmata: bottom-up and top-down explanations for community structure. **Annual Review of Entomology** 46: 729-760.
- Koenig, R. L., S. P. Singh y P. Gepts. 1990. Novel Phaseolin types in wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) **Economic Botany** 44: 50-60.
- Larson, A. O y K. C. Fisher. 1938. The bean weevil and the southern cowpea weevil in California. USDA. **Technical Bulletin** 593.
- Lawton, J. H y S. McNiel. 1970. Between the devil and the deep blue sea: on the problems of being a herbivore. en: Anderson, R. M., B. D. Turner y L. S. Taylor (eds). **Population Dynamics**. pp.223-244. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Lenski, E. R. 1982. Effects of forest cutting on two *Carabus* species: evidence for competition for food. **Ecology** 63:1211-1271.
- Leroi, B., A. Bonet., B. Pichard y J. C. Beumont. 1990. Relaciones entre Bruquidae (Coleoptera) y poblaciones silvestres de *Phaseolus* (Leguminosae : Phaseolinae) en el Norte de Morelos, México. **Acta Zoologica Mexicana** 42:1-28.
- Lewis, A. C. 1984. Plant quality and grasshopper feeding: effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. **Ecology** 65: 836-843.
- Leyva, J. L., H. W. Browning y F. E. Gilstrap. 1991. Effects host fruit species, size, and color on parasitization of *Anastrepha ludens* (Diptera:Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera:Braconidae). **Environmental Entomology** 20:1469-1474.
- Leveque, L., J. P.Monge., D. Rojas - Rousse., F. Van Alebeek y J. Huignard. 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Petromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidus atrilineatus* (Pic) (Coleoptera:Bruchidae). **Oecologia** 94:272-277.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. **Quarterly Review of Biology** 48:3-15.
- Louda, S. M y S. K. Collinge. 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. **Ecology** 73:153-169.
- Linding C. R y F. Espinosa. 1996. Loss of chemical diversity in *Phaseolus vulgaris* L. and *P. coccineus* L. cultivars compared with wild relatives. En prensa.
- Linding C. R. 1996. Fitoalexinas, resistencia a hongos patógenos y costos asociados de defensa en variedades silvestres y cultivadas de *Phaseolus* spp. Tesis de Maestría. UNAM, México.

- Linding, C.R., B. Benrey y F. Espinosa. 1997. Phytoalexines, resistance traits and domestication status in *Phaseolus coccineus* and *Phaseolus lunatus*. **Journal of Chemical Ecology** 23:1997-2011
- Maddox, G. D y R. B. Root. 1987. Resistance to 16 diverse species of herbivorous insects within a population of goldenrod, *Solidago altissima*: genetic variation and heritability. **Oecologia** 72:8-14.
- Marquis, R. J. 1992. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieanum* (Piperaceae). **Ecology** 73:143-152.
- Martínez G. M. 1988. **Influencia de la humedad del grano en la variación de la susceptibilidad de dos variedades de frijol, al ataque de *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera:Bruchidae)**. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados Chapingo, México.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11:119-161.
- Memmott, J., R. J. Day y H.C. Godfray. 1995. Interspecific variation in host plant quality: The aphid *Cinara cupressi* on the Mexican cypress *Cupressus lisitanica*. **Ecological Entomology** 20 (2):153-158
- Mendoza. B. C., S. B. Linares., L. G. Rías y R. Bressani. 1990. Características tecnológicas y nutricionales de 20 cultivares de frijol común (*Phaseolus vulgaris*). II. Características nutricionales del grano. **Turrialba** 40 (1): 45-51.
- Mendoza, C.L.F. 2000. **Interacción competitiva y discriminación interespecífica en dos especies de parasitoides del gorgojo de frijol *Zabrotes subfasciatus***. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Menge, B. A. y J. P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. **American Naturalist** 110:351-369.
- Menge, B. A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores. **Ecology** 73:755-765.
- McCrea, K. D y W. G. Abrahamson. 1987. Variation in herbivore infestation: historical vs. genetic factors. **Ecology** 68:822-827.
- Miranda, C. S. 1967. Origen de *Phaseolus vulgaris* L., frijol común. **Agrociencia** 1:99-109.
- Mitchell, J. R. 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F) **Ecology** 56: 696-702.
- Mitchell, J. R. 1983. Effects of host-plant variability on the fitness of sedentary herbivorous insects. pp 343-368 en: Denno, R. F. and M. S. McClure. (eds). 1983. **Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. Nueva York.
- Miller, J. R. y T. Miller. 1986. **Insect-Plant interactions**. Miller and Miller. (eds). Springer-Verlag. Nueva York.

- Miller, M. F. 1994. Large African herbivores, bruchid beetles and their interactions with Acacia seeds. **Oecologia** **97**:265-270.
- Mitchell-Olds, T y J. J. Rutledge. 1986. Quantitative genetics in natural plant populations: a review of theory. **American Naturalist** **27**:43-52.
- Mitsunaga ,T y K. Fujii. 1999. An experimental analysis of the relationship between species combination and community persistence. **Ecology** **41**: 127-134.
- Mohd, H. N., J.N. Perry., W. Powell y K. Renolls. 2000. The effect of spatial scale on interactions between two wevils and their parasitoid. **Ecological Entomology** **25** (2): 188-196.
- Monge, J. P. 1983. Comportement de ponte de la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* (Say) sur substrate artificiel imprégné d'extrait de la plante hôte *Phaseolus vulgaris*. **Biology of Behaviour** **8** (3): 205-213.
- Monge, J. P., Dupont, P., A. Idi y J. Huignard. 1995. The consequences of interspecific competition between *Dinamus basalis* (Rond) (Hymenoptera: Pteromalidae) an *Eupelmus vuilletti* (CRW) (Hymenoptera : Eupelmidae) on the development of their host populations. **Oecologia** **16** (1): 19-30.
- Monge, J.P y A.M. Cortesero. 1996. Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and Leguminisae seeds; influence of pre- and post-emergence learning on parasitoids' response to host and host-plant cues. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **80** (1): 293-296.
- Mopper, S., M. Beck ., D. Simberloff y P. Stiling. 1995. Local adaptation and agents of selection in mobile insects. **Evolution** **49** (5): 810-815.
- Morris, W. F y G. Dwyer. 1997. Population consequences of constitutive and inducible plant resistance: herbivore spatial spread. **American Naturalist** **149**:1071-1090.
- Mousseau, T.A. y H. Dingle. 1991. Maternal effects in insect life histories. **Annual Review of Entomology** **36**: 511-534.
- Myers, J. H. 1990. Population cycles of western tent caterpillars: experimental introductions and synchrony of fluctuations. **Ecology** **71**: 986-995.
- Nishimura, K. 1993. Oviposition strategy of parasitic wasp *Dinamus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) **Evolutionary Ecology** **7**:199-206.
- Ofuya, T. y S. Agele. 1989. Ability of ovipositing *Callosobruchus maculatus* females to discriminate between seeds bearing their own eggs and those bearing eggs of the other females. **Ecological Entomology** **14**: 243-246.
- Ortega, L. M. 1987. **Tasas de sobrevivencia y reproducción de *Acanthoscelides obtectus* en diferentes variedades de frijol *Phaseolus vulgaris***. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados Chapingo, Edo. de México.
- Ouedraogo, P. A., S. Sou., A. Sanon., J. P. Monge., J. Huignard., B. Train y P. F. Credland. 1996. Influence of temperature and humidity on populations of *Callosobruchus maculatus*

(Coleoptera:Bruchidae) and its parasitoid *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) in two climatic zones of Burkina Faso. **Bulletin of Entomological Research** 86: 695-702.

- Pace, L. M., J. J. Cole., S. R. Carpenter y J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 483-488.
- Pérez, G. y A. Bonet. 1984. Himenopteros parasitoides de *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera:bruchidae) en Tepic, Jalisco, México. **Folia Entomológica Mexicana** 59: 71-78.
- Pijls, J. W. A. M., L. M. Alphen y J. J. Van & Meelis. 1996. Interspecific interference between *Apoanagyrus lopeza* and *A. diversicornis*, parasitoids of cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 78: 221-230.
- Power, E. M. 1992. Top-down and Bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. **Ecology** 73: 733-746.
- Price, P. W., C. E. Bouton., P. Gross., B. A. McPherson., J. N. Thompson y A. E. Weis. 1980. Interaction among tree trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and their natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11: 41-65.
- Price, P. W. M., T. Lewinsohn., G. W. Fernandes y W. W. Benson, 1991. **Plant-animal interactions. Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions.** A Wiley Interscience Publication. Nueva York.
- Ramírez, T. E. 1991. **Tablas de vida y fertilidad del gorgojo *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera:Bruchidae) en cinco variedades de frijol *Phaseolus vulgaris* L.** Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados Chapingo. Chapingo, México.
- Rausher, M. D. 1981. Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. **Ecological Monographs** 51: 1-20.
- Rausher, M. D. 1983. Ecology of host-selection behavior in phytophagous insects. pp 223- 250 pp en: Denno, R. F. y M. McClure (eds). 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems.** Academic Press. Londres, Nueva York.
- Rausher, M. D. 1984. The evolution of habitat preference in subdivided populations. **Evolution**. 38: 596-608.
- Rausher, M. D. y D. Papaj. 1983. Demographic consequences of discrimination among conspecific host plants by *Battus philenor* butterflies. **Ecology** 64: 1220-1228.
- Reeve, J. D., M. P. Ayres y P. L. J. Lorio. 1995. Host suitability, predation, and bark beetle population dynamics. pp 339-357 en: Cappuccino y P. W. Price (eds), 1995. **Population dynamics: new approaches and synthesis.** Academic Press, San Diego, California.
- Reeve, D. J. 1997. Predation and bark beetle dynamics. **Oecologia** 112: 48-54.
- Reyes, L. A. R. 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, UNAM, México.

Rhoades, D. F. y R. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. **Recent Advances in Phytochemistry**. 10: 168-213.

Rhoades, D. F. 1983. Herbivore population dynamics and plant chemistry. pp 155-220 *en*: Denno, R.F y M. S. McClure (eds) 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. Londres, Nueva York.

Rhoades, D. F. 1985. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. **American Naturalist** 125: 205-238.

Ríos C. L. 1998. **Efecto de la variabilidad intraespecifica en *Phaseolus coccineus* sobre el desempeño y elección de hospedero del parasitoide *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae)**. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Roff, D. A. 1992. **The evolution of life histories**. Chapman & Hall. Nueva York.

Rossiter, M., J. C. Schultz e I. T. Baldwin. 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. **Ecology** 69: 267-277.

Roitberg, B.D y M. B. Isma. 1992. **Insect Chemical Ecology**. Chapman and Hall. Nueva York.

Root, R. B. 1973. Organization of plant-artropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). **Ecological Monographs**. 43: 95-124.

Rosenthal, G. A., D. H. Janzen y D. L. Dalham. 1977. Degradation and detoxification of canavanine by a specialized seed predator. **Science** 196: 658-660.

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

Rosenthal, G. A. 1990. Biochemical adaptations by the bruchid beetle, *Caryedes brasiliensis*. **Entomology** 46:161-169.

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

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

Scriber, J. M., and H. Slansky, Jr. 1981. Nutritional ecology of immature insects. **Annual Review of Entomology** 26: 183-211.

Scriber, J. M. 1983. The evolution of feeding specialization, physiological efficiency and host races in selected Papilionidae and Saturniidae. pp 373-412 pp *en*: Denno, R.F. y M. McClure. (eds) 1983. **Variable Plants and herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. Londres, Nueva York.

Shade, R., E. R. Pratt y M. A. Pomery. 1987. Development and mortality of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae) on mature seeds of tepary beans *Phaseolus vulgaris*. **Environmental Entomology**. 16 (5): 1067-1070.

- Siemens, D. F., C. D. Johnson y R. L. Woodman. 1991. Determinants of host range in bruchid beetles. *Ecology* **72** (5): 1560-1566
- Singh, T., I. Kuar y M.S. Saini . 1979. Biology of *Zabrotes subfasciatus* (Boh) (Coleoptera: Bruchidae). *Entomology* **4** (2): 201-203.
- Síntesis Geográfica de Morelos**. 1981. Secretaría de Programación y Presupuesto (Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática) México.
- Simpson, S.J y C.L.Simpson. 1990. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. pp 111-160 *en*: Bernays, E.A (eds).1990. **Insect-plant interactions**. Volumen 2. Florida.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* **236**: 787-792.
- Slansky, F. Jr. 1993. Nutritional ecology: the fundamental quest for nutrients. 29-91 p. *En* N. E. Stamp y T.M. Casey, editores. **Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging**. Chapman and Hall. Nueva York.
- Sokal, R. 1980. **Introducción a la bioestadística**. Edt. Reverté. Barcelona.
- Solarz, L. S y R. M. Newman. 2000. Variation in host preference and performance by the milfoil weevil, *Euhrychippopsis lecontei* Dietz, exposed to native and exotic watermilfoils. Springer-Verlag.
- Sotelo, A ., H. Sousa y M. Sánchez. 1995. Comparative study of the chemical composition of wild and cultivated beans. **Plant Foods for Human Nutrition**, **47**: 93-100.
- Southgate, B. J. 1979. Biology of Bruchidae. **Annual Review of Ecology and Systematics** **24**: 449-473.
- Southwood, T. R. E. 1972. **The insect/plant relationship an evolutionary perspective**. Blackwell Sci.Pub. Oxford.
- Southwood, T.R.E. 1987. **Ecological methods**. Chapman & Hall. Nueva York.
- Starr, M., J. H. Himmelman y J.C. Therriault. 1990. Direct coupling on marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science* **247**: 1071-1074.
- Stearns, S. C. 1977. The evolution of life histories traits: a critique of the theory and a review of the data. **Annual Review of Ecology and Systematics** **8**:145-171.
- Stearns, S. 1993. **The Evolution of Life Histories**. Oxford University Press. Nueva York.
- Strong D. R., J. H. Lawton y S. R. Soutwood.1984. **Insect on plants. Community Patterns and Mechanisms**. Blacwell Scientific Publications. Oxford.
- Tapia, B. H. 1983. **Manual de producción de frijol común**. Dirección General Técnicas Agropecuarias. Managua Nicaragua. 16-19 y 166-169.
- Thiery, D. y M. Jarry. 1985. Hatching rhythm in the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* and larval penetration of *Phaseolus vulgaris* seeds. *Insect Science Applicata*. **6** (1): 33-35.
- Thompson, J. N. 1994. **The coevolutionary process**. Universidad de Chicago Press. Chicago.

- Toque-Naga, Y. 1991. The mechanisms of contest and scramble competition in bruchid species. pp 341-349 en: Fujii. *et al.*, (eds) **Bruchids and legumes: Economics, Ecology and Coevolution**. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Tumlinson. 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. **Proceedings of National Academy of Science** 92: 4169-4174.
- Turlings, T. C. J., F. L. Wäckers., L. E. M. Vet., W. J. Lewis y J. Tumlinson. 1993. Learning of host-location cues by hymenopterus parasitoids. pp 51-78 en: Lewis A. C y D. Papaj (eds). 1993. **Insect Learning: Ecology and Evolutionary Perspectives**, Chapman and Hall, Nueva York.
- Turlings, T. C y B. Benrey. 1998. The effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. **Ecoscience** 5: 321-333.
- Van Alebeek, F. A. N y Rojas, R.D. 1993. Inter-specific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, Two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 69: 21-31.
- Van Driesche, R. G y T. S. Bellows. 1996. **Biological Control**. Chapman y Hall. Nueva York.
- Vet, L. E. M. y M. Dike. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context, **Annual Review of Entomology** 21: 109-133.
- Via, S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. **Annual Review of Entomology** 35: 421-446.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insects parasitoids. **Annual Review of Entomology** 21:109-133.
- Vinson, S. B y G. F. Iwantsch. 1980. Host suitability for insects parasitoids. **Annual Review of Entomology** 25: 239-419.
- Visser, E. M. 1994. The importance of being large: The relationship between size and fitness in females of parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera:Brachonidae). **Journal of Animal Ecology** 63: 963-978.
- Wäckers, F. L. 1994. The effect of food deprivation on the innate visual olfactory preferences in the parasitoid *Cotesia rubecula*. **Journal of insect Physiology** 40: 641-649.
- Warren, G. A y A. Weis. 1997. **Evolution ecology across three trophic levels. Goldenrods, Gallmarkers and natural enemies**. Princeton University Press. Nueva Jersey.
- Weis, A. E y W. G. Abrahamson. 1985. Potential selective pressure by parasitoids on an plant-herbivore interaction. **Ecology** 66: 1261-1269.
- White, T. C. R. 1984. The availability of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. **Oecologia** 63: 71-86.
- Wolfe, C. L. 1985. The population dynamics of mutualistic systems. pp 248-269 en: Boucher, D. H (eds) 1985. **The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution**. Oxford University Press, Nueva York.
- Wright, S. 1978. **Evolution of the genetics of populations. Variability within and among natural populations**. 4. University of Chicago Press.

- Ylloja, T., H. Rioninen., M. P. Ayres ., M. Rousi y P. W. Price. 1999. Host-driven populations dynamics in a herbivorous insect. **Ecology** **96**: 10735-10740.
- Zangerl, A. R. 1990. Furanocoumarin induction in wild parsnip: evidence for an induced defense against herbivores. **Ecology** **71**: 1926-1932.
- Zar, J.H. 1999. **Biostatistica Analysis**. 4ª ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. Nueva Jersey. 663 p + app.