

# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

El papel de algunas características físicas de las semillas de *Phaseolus vulgaris* silvestre sobre la preferencia, los patrones de oviposición y el desempeño de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae)

300297  
192008

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

PRESENTA:

Leonor Ceballos Meraz

Directora de Tesis: M. en C. Alicia Callejas Chavero



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA IT  
MEXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
"El papel de algunas características físicas de las semillas de  
Phaseolus vulgaris silvestre sobre la preferencia, los patrones  
de oviposición y el desempeño de Zabrotes subfasciatus  
(Coleoptera: Bruchidae)"

realizado por Leonor Ceballos Meraz

con número de cuenta 9550363-3, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	M. en C. Alicia Callejas Chavero	
Propietario		-----
Propietario	Dra. Betty Benrey Boguslavsky	
Propietario	Dr. Arturo Flores Martínez	
Suplente	M. en C. Leticia Rios Casanova	
Suplente	M. en C. Efraín Tovar Sánchez	

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología



DRA. PATRICIA RAMOS DE ALARCON  
DE BIOLÓGICA

## AGRADECIMIENTOS

\*Ninguna expresión dice todo lo que intenta.  
Siempre cabe decir más,  
decirlo mejor o decirlo de otra manera;  
siempre queda frustrado el afán de decirlo todo."  
Eduardo Nicol

Con estas palabras pretendo expresar mi más sincero agradecimiento a todas las personas que de alguna manera contribuyeron a hacer de éste un mejor trabajo y sin las cuales el presente no hubiera quedado igual.

A la **M. en C. Alicia Callejas Chavero**, por **¡TODO!**, por ser el eje central de esta tesis, por sus ideas, por su confianza, por darme la oportunidad de trabajar bajo su dirección, por su constante apoyo, interés, dedicación, paciencia, tiempo y motivación, por su compromiso, por las largas charlas; por compartir conmigo sus conocimientos y experiencias, no sólo en el aspecto biológico, sino en el ámbito de la vida en general; por ser un ejemplo a seguir, por su amistad, porque "siempre hay una primera vez" y porque este trabajo es un ejemplo de que no siempre "echando a perder se aprende".

Al **Dr. Arturo Flores Martínez**, por su valioso apoyo en todo lo que respecta a esta tesis, específicamente en el análisis de los resultados, en especial en la parte estadística; por el tiempo y el interés dedicados a la revisión del trabajo en todas sus fases, por sus valiosas sugerencias y comentarios.

A la **M. en C. Leticia Ríos Casanova**, por el gran apoyo en la revisión del trabajo, por sus sugerencias, por su motivación, por su ayuda en la búsqueda bibliográfica y otras muchas cosas más; por darme la oportunidad de acercarme un poco a su trabajo, por llevarme al campo, por compartir conmigo sus experiencias y conocimientos, por su ser como es, por su confianza y por su amistad.

Al **M. en C. Efraín Tovar Sánchez**, por el tiempo invertido en la revisión de esta tesis, por el interés mostrado; por sus comentarios, por sus valiosas sugerencias, las cuales contribuyeron en gran medida a hacer de éste un mejor trabajo.

A la **Dra. Betty Benrey Boguslavsky**, por permitirme ser parte de su equipo de trabajo y por darme la oportunidad de contribuir de alguna manera al conocimiento de este sistema; por sus valiosas sugerencias y comentarios.

"Para que pueda ser he de ser otro,  
salir de mí, buscarme entre los otros,  
... los otros que me dan plena existencia."

Octavio Paz

Quiero agradecer a todas aquéllas personas que forman parte de mi vida y sin las cuales sería una persona incompleta.

A **Mode** y a **Pancho**, por decidirse a ser papás, por haberme dado la vida, por hacer de mí una persona libre y pensante, por ser el motor que impulsa mi existencia, por darle sentido y razón de ser a mi vida, por su constante e incondicional apoyo, por ser un ejemplo a seguir y un motivo de eterna admiración; por nunca pedir nada y siempre dar, porque con nada podré pagar tanto.

A **Cuquita** y **Tanis**, porque la paternidad no siempre tiene que ver con compartir material genético, por su ejemplo, por sus enseñanzas, por su tiempo, por su constante apoyo, por su gran amor, por ser un motivo de admiración y de respeto.

A **Diego**, por ser mi hermano mayor; por estar siempre ahí, con su silenciosa e indispensable presencia; por todo su cariño, paciencia y ternura.

A **Gaby**, porque la hermandad no siempre se lleva en la sangre, por llenar mi vida de una manera tan sustancial y por ser parte integral de mi ser.

A **Norberto**, por su apoyo incondicional en todo lo referente a nuestras vidas, pero sobre todo a lo largo de este trabajo, por su participación tanto física, como emocional, intelectual, técnica y económica; por su constante motivación; por su gran amor, por su tiempo y paciencia; por tantas cosas más que rebasan el alcance de las palabras; porque mi vida no tiene sentido sin su presencia; por enseñarme que vale la pena luchar por lo que se quiere; por estar siempre ahí: en las buenas, en las más o menos y en las malas - y hasta que las circunstancias nos separen.

A **Mónica**, por estar siempre en mí; por ser una persona tan importante en mi vida, por ser un ejemplo a seguir, por sus enseñanzas, sus consejos, su cariño, su confianza, el enorme apoyo que siempre me ha brindado y su valiosa amistad; porque "la distancia nunca será el olvido".

A **Ana**, a **Marcela** y a **Vladimir**, por ser como son, por lo que fuimos - y no sé si seguimos o seguiremos siendo -, por seguir ahí, aunque a veces la vida, o las circunstancias, se empeñen en separarnos.



A **mis hermanos**, por darse y darme la oportunidad de conocernos, a pesar de las circunstancias; muy en especial a **Aída** y a **Sandra** por su amistad, su cariño, su apoyo y su confianza.

A **Estelita** y **Guillermo** por su desinteresada amistad, por su valiosa ayuda en los momentos críticos, por sus consejos, por su constante apoyo y motivación.

A los **compañeros de la Facultad**, con quienes compartí materias, maestros, trabajos, tareas, exposiciones, prácticas de campo, exámenes, desvelos, risas, llantos, corajes, frustraciones, anhelos, logros; en fin, momentos inolvidables, que forman ya parte de mí; muy en especial a **Paloma Neri**, a **Catalina Gómez**, a **Mari Colín**, a **Daniel A. Estrada**, a **Jorge Zárate**, a **Iván E. Reyes**, y a algunos más, que espero me recuerden como yo a ellos.

## ÍNDICE

Página

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

INTRODUCCIÓN . . . . . 1

SISTEMA BIOLÓGICO

Planta hospedera - *Phaseolus vulgaris* . . . . . 14

Herbívoro - *Zabrotes subfasciatus*. . . . . 17

MATERIAL Y MÉTODO

Obtención de semillas y cultivo de *Zabrotes subfasciatus* . . . . . 20

Trabajo de campo . . . . . 21

Trabajo de laboratorio . . . . . 24

RESULTADOS

Trabajo de campo

Efecto del color de las semillas . . . . . 32

Efecto del tamaño de las semillas . . . . . 33

Efecto del número de semillas por vaina . . . . . 34

Trabajo de laboratorio

Efecto del color de las semillas . . . . . 35

Efecto del tamaño de las semillas . . . . . 39

Efecto del número de semillas disponibles . . . . . 43

Efecto de la testa de las semillas . . . . . 47

DISCUSIÓN . . . . . 51

BIBLIOGRAFÍA . . . . . 65

## RESUMEN

Ceballos-Meraz, L. 2002. El papel de algunas características físicas de las semillas de *Phaseolus vulgaris* silvestre sobre la preferencia, los patrones de oviposición y el desempeño de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 76 pp.

A pesar de que *Zabrotes subfasciatus* es una de las principales plagas del frijol para nuestro país, tanto en campos de cultivo como en almacenes, hasta ahora existe poca información en la que se describa cómo algunas características del hospedero (semillas) determinan ser seleccionados y utilizados como sitios de oviposición por los insectos. Este trabajo aborda dicha cuestión con el propósito de averiguar el efecto de algunas físicas de las semillas sobre la conducta de oviposición y el desempeño de los brúquidos. Para ello, se utilizó una población de semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus*.

La investigación se dividió en dos partes, en la primera se colectaron semillas maduras con el propósito de evaluar su distribución en función al color, tamaño y número de semillas por vaina; así como estimar la preferencia y los patrones de oviposición de *Z. subfasciatus* en condiciones naturales. La segunda parte se desarrolló en el laboratorio, en donde se realizaron diversos experimentos con el fin de evaluar el efecto de ciertas características (color, tamaño, número de semillas disponibles y presencia de testa) sobre la preferencia, los patrones de oviposición y el desempeño de *Z. subfasciatus*, este último se estimó en términos del número de huevos por semilla, tiempo de desarrollo, sobrevivencia, proporción sexual y talla corporal de la progenie.



Los resultados mostraron que en condiciones naturales las hembras no tuvieron preferencia por algún color de semillas, pero prefirieron ovipositar en semillas grandes ( $\bar{x} = 5.85 \pm 0.04$  mm). El patrón de distribución de los huevos fue regular en semillas chicas ( $\bar{x} = 4.04 \pm 0.06$  mm) e independiente del color y del número de semillas por vaina. En condiciones experimentales se encontró que las hembras no mostraron preferencia por algún color de las semillas; sin embargo, prefirieron ovipositar en semillas grandes, que se encontraban disponibles en grupos de 7, 15 y 25, y que presenten testa. En cuanto a los patrones de oviposición se encontró que éste fue regular en semillas de color amarillo pálido y en grupos con 1 semilla; aleatorio en semillas grandes, en grupos de 7, 15 y 25 semillas, tanto en semillas con testa como en semillas sin testa, y agregado en semillas chicas, de color gris oscuro y disponibles en grupos de 3. Las características físicas que influyeron positivamente sobre el desempeño de *Z. subfasciatus* fueron el número de semillas disponibles y la presencia de testa.

## INTRODUCCIÓN

### **Generalidades de la interacción planta - herbívoro**

Las plantas representan un recurso de vital importancia para los insectos, ya que proveen sitios de alimentación, reproducción (apareamiento y oviposición) y refugio contra enemigos naturales (Prokopy *et al.*, 1982; Crawley, 1983; Callejas, 1996); de tal manera que la conducta de éstos puede dañar a las plantas de diversas formas. La alimentación directa de las plantas es la actividad que mayor daño puede ocasionar; siendo la alimentación de las hojas, generalmente, menos significativa que la alimentación de flores y semillas. El daño a las flores puede impedir el desarrollo de las semillas, las cuales ocupan un papel esencial en el mantenimiento y/o incremento de la población (Huffaker *et al.*, 1984).

Las plantas han desarrollado diversos mecanismos de defensa en contra del ataque de insectos. Entre las características que pueden reducir la herbivoría se encuentran aquéllas de tipo físico, como ganchos y tricomas, que evitan el acceso de los herbívoros a los tejidos vegetales; o aquéllas que protegen a las estructuras reproductoras, tales como cáscaras, vainas y testas (Ríos, 1998). Otro tipo de defensa son las características químicas. La diversidad de los compuestos químicos en las plantas conocido hasta ahora que pueden afectar a los insectos es asombrosa (fenoles, quinonas, flavonoides, terpenoides, esteroides, alcaloides y glucosinatos, entre otros). El efecto de dichos compuestos es variable y depende tanto del compuesto como del grupo de insectos sobre el que actúa (Futuyma, 1983). Algunos compuestos (i.e. taninos) actúan como reductores del

ataque, repeliendo o inhibiendo la alimentación u oviposición del insecto (Futuyma, 1983) o actuando a nivel fisiológico, envenenándolo o reduciendo su habilidad para digerir el alimento (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976). Algunos esteroides actúan como simuladores de hormonas y pueden afectar severamente el crecimiento, desarrollo y/o sobrevivencia de los insectos (Slama, 1979).

La gran variedad de características físicas y químicas de las plantas, aun dentro de una misma especie, ha propiciado que los insectos herbívoros desarrollen cambios morfológicos, fisiológicos y conductuales, que les permiten seguir atacando a las plantas; dichas adaptaciones son diversas y dependen tanto de la especie como de la parte de la planta que utilizan como alimento (Grevstad y Klepecka, 1992). Dentro de las adaptaciones morfológicas están aquellas, como la presencia de mandíbulas fuertes, que permiten al insecto obtener los elementos que requiere de las plantas (Rosenthal, 1983; Johnson y Klister, 1985). Algunas de las adaptaciones fisiológicas incluyen la presencia de enzimas desintoxicadoras, cuyo papel es importante en la digestión, ya que oxidan los metabolitos secundarios y permiten su eliminación (Futuyma, 1983). Algunos insectos son capaces de cambiar el pH de su sistema digestivo, reduciendo así el efecto de los metabolitos secundarios ingeridos; mientras que otros secuestran dichos metabolitos para utilizarlos en su propia defensa (Futuyma, 1983).

Antes de lidiar con el problema de los mecanismos de defensa de las plantas, los insectos enfrentan el problema de localizar el recurso a explotar. La selección del hospedero es un proceso complejo que consiste esencialmente en

una serie de eventos que incluyen la localización, el reconocimiento y, finalmente, la aceptación o rechazo de la planta (Singer, 1982, 1986; Miller y Strickler, 1984; Rausher, 1985; Courtney *et al.*, 1989). La atracción hacia una planta hospedera, aparentemente involucra elementos de conducta tanto olfativos como visuales. La señal olfativa es el indicador de un hospedero apropiado, ocasionando que el insecto despegue en busca de la fuente del olor. Pero el sistema olfatorio no actúa por sí sólo, una respuesta al olor está combinada con una respuesta visual. Las propiedades de reflectancia aparentemente determinan la preferencia, ya que la visión también proporciona un grado final de decisión al acercamiento de un hospedero (Bernays y Chapman, 1994).

La atracción visual puede resultar de la respuesta al color, al tamaño o a la forma de la planta hospedera. Dichas características varían enormemente con la especie de planta, debido a ello, las respuestas visuales generalmente ocurren aunadas a un estímulo olfatorio apropiado (Bernays y Chapman, 1994). La mayoría de los insectos fitófagos se mueven hacia los objetos que se encuentran localizados en su campo visual. Este comportamiento no necesariamente está relacionado con la localización del hospedero, pero indica la habilidad de los insectos para percibir y responder a blancos visuales. La percepción del tamaño de un blanco está determinada por el ángulo con el que es percibido por el ojo. Así, objetos pequeños cercanos, se verán iguales que un objeto grande alejado. Por ejemplo, Saxena y Khattar (1977) encontraron que las orugas de *Papilio demoleus* sólo son atraídas por objetos proporcionados en ángulos verticales u horizontales excedentes a 20°.

Para otros insectos herbívoros, la forma del hospedero juega un papel clave en la discriminación o aceptación de éste. La respuesta a la forma puede interactuar directamente con el color. Por ejemplo, las moscas *Rhagoletis pomonella* son atraídas por rectángulos amarillos, pero no por rectángulos rojos, negros o blancos; por otro lado, las esferas amarillas atraen pocos insectos, mientras que las esferas rojas y negras atraen una gran cantidad de moscas (Prokopy, 1968). La interacción de la forma del objeto con el color podría explicar porqué esta especie de moscas ataca manzanas de todos colores desde el verde hasta el rojo (Prokopy *et al.*, 1982).

El hecho de que un insecto responda de diferente manera a los colores no es, por sí mismo, buena evidencia de que el insecto tiene una visión en color ya que, por lo general, diferentes colores reflejan diferentes longitudes de onda (Bernays y Chapman, 1994). Los estudios que se han realizado sobre la habilidad de los insectos fitófagos para ver el color son relativamente pocos; se sabe que los adultos de lepidópteros tienen la habilidad para hacerlo; además, se ha demostrado la presencia de una visión en color en una especie de grillo, algunas especies de insectos succionadores y una especie de escarabajo (Bernays y Wrubel, 1985; Campbell, 1991). Una respuesta al color también puede estar asociada con una señal química. Por ejemplo, en experimentos realizados con la mariposa de la col, *Pieris rapae*, se observó que ésta no oviposita en hojas de color rojo o negro, las cuales carecen de sinigrina (glucosinolato). Sin embargo, en hojas azules, amarillas, verdes o blancas, donde está presente la sinigrina, las tasas de oviposición son altas (Trayner, 1986; Renwick *et al.*, 1992).

También se sabe que el aprendizaje puede influir en la conducta de localización del hospedero. Por ejemplo, la mosca de la fruta, *Dacus dorsalis*, oviposita en una gran variedad de tipos de frutas. En algunos casos, su habilidad para descubrir una fruta depende de su experiencia previa. Si una hembra es expuesta a un tipo particular de fruta por un periodo de tiempo, su capacidad para encontrar esa fruta mejora en comparación con las hembras que no han tenido una experiencia previa con esa fruta (Bernays y Chapman, 1994).

Por lo tanto, el proceso de selección de hospedero un insecto es capaz de utilizar una gran variedad de sentidos: olfato, gusto, visión y tacto. Probablemente diferentes fuentes de información pueden ser utilizadas simultáneamente (Den Otter *et al.*, 1980) en alguna etapa de dicho proceso. De tal manera que, los insectos integran la información a partir de varias fuentes que proveen señales para localizar el recurso a explotar (Bernays y Chapman, 1994).

Por ello, para entender la conducta, es importante conocer la forma en que los sistemas sensoriales de los insectos trabajan. También es importante reconocer que los insectos no son autómatas que responden a un estímulo específico con una serie de respuestas. Por ejemplo, el olor específico de un huésped sólo indica una respuesta conductual bajo ciertas circunstancias. La respuesta depende de la integración de la información acerca del olor con todos los demás factores operando en el insecto. Si el insecto está saciado completamente, o la velocidad del viento es muy alta, o algún otro factor está interfiriendo, el insecto no responderá como podría esperarse (Bernays y Chapman, 1994).

### **Interacción planta - depredador de semillas**

Para muchos insectos la elección del hospedero y la selección del sitio de oviposición son eventos críticos, especialmente cuando la progenie no tiene la capacidad de cambiar de hospedero, por lo que se tiene que alimentar de aquél elegido por la madre (Futuyma *et al.*, 1984).

En insectos que se alimentan de semillas, específicamente los brúquidos, una vez que la hembra ha decidido el sitio de oviposición, la larva debe penetrar la semilla valiéndose de adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas. Por ejemplo, algunas larvas han desarrollado mandíbulas grandes que les facilitan la penetración en la semilla (Johnson y Kistler, 1985); así como la presencia de patas que les permiten moverse sobre la semilla antes de introducirse (Pfaffenberger y Johnson, 1976). Las adaptaciones fisiológicas incluyen la presencia de enzimas específicas (i.e. inhibidores de peptidasa) y/o simbiontes en el tracto digestivo que les permiten digerir el alimento (Roy y Bhat, 1975; Weder, 1981; Johnson y Kistler, 1985). Además, existen adaptaciones, tanto en larvas como en adultos, que les permiten adquirir los nutrientes que requieren de las semillas. Por ejemplo, según Wightman (1978), la larva obtiene de la semilla lípidos que le permitirán mantener su contenido de agua a partir del rompimiento de dichos lípidos en estado adulto, por lo que estos últimos pueden vivir varias semanas sin alimentarse ni tomar agua (Wasserman y Futuyma, 1981).

Los brúquidos no se caracterizan por su cuidado parental, ya que en la mayoría de los casos, todo lo que la hembra hace es encontrar un sitio apropiado para su descendencia y abandonar ahí sus huevos. Por lo tanto, los problemas de selección del hospedero, en general, son resueltos por la hembra adulta, ya que

las larvas recién emergidas normalmente están poco equipadas para buscar nuevos hospederos (Jones, 1991).

Por lo general, en los casos donde las hembras seleccionan los sitios de oviposición, cuando se describe la conducta de éstas, se utilizan términos como: escoger, seleccionar, preferir o discriminar, los cuales son parámetros de comportamiento y sinónimos del término preferencia, definido como desviaciones del comportamiento aleatorio (Singer, 1986; Thompson, 1988). Asimismo, el término preferencia puede ser utilizado para referirse al comportamiento diferencial de un insecto hacia alguna planta individual de una misma población o hacia alguna parte o estructura particular de la planta. En este sentido, cuando las hembras se enfrentan a un conjunto de hospederos potenciales y muestran preferencia por alguno de ellos, éstas ponen la mayoría de sus huevos en la especie, o estructura de la planta, que sea preferida, y menor cantidad de huevos en otra menos preferida, y así sucesivamente (Wiklund, 1981; Singer, 1982; Thompson, 1988; Courtney *et al.*, 1989).

Hay una medida, a la que se ha llamado desempeño, que permite hacer un seguimiento de lo que sucede con la progenie después de que su madre ha puesto los huevos sobre el hospedero elegido (Singer, 1982; Thompson, 1988; Courtney *et al.*, 1989). Existe un desacuerdo sobre qué parámetros considerar para evaluar el desempeño. Singer (1986) sugiere que el desempeño debe evaluarse con todo lo que ocurre después de la oviposición (i.e. tiempo de desarrollo, sobrevivencia, talla corporal de los hijos y fecundidad de la progenie). En este sentido, el desempeño se puede definir como el conjunto de



características de historia de vida, las cuales repercuten en la adecuación de un organismo (Singer, 1982; Thompson, 1988).

Singer *et al.* (1988), han sugerido que la preferencia por sitios de oviposición y el desempeño de la progenie pueden estar correlacionados, de tal manera que las hembras prefieren las especies de plantas, o algunas partes o estructuras en particular de la planta, en las que sus hijos tienen mayor posibilidad de desarrollarse y sobrevivir. Es decir, las hembras eligen alguna estructura de la planta en donde la sobrevivencia y el desarrollo de su progenie se maximizan. Sin embargo, para algunas especies de insectos la preferencia y el desempeño son eventos independientes (Courtney, 1981; Thompson, 1988; Fox y Eisenbach, 1992).

En los brúquidos, la preferencia se ha estimado por medio de tasas de oviposición, proporción de semilla consumida y/o porcentaje de semillas dañadas (Ortega, 1987; Credland y Dendy, 1992). La probabilidad de que las semillas sean seleccionadas como sitios de oviposición depende de la decisión de las hembras (Singer, 1986). De este modo, es preciso tener conocimiento de la mayoría de los factores que influyen en la conducta de oviposición (Bernays y Chapman, 1994; Fox y Tarta, 1994).

Callejas (1996) menciona que los factores que determinan la preferencia por sitios de oviposición en los brúquidos pueden clasificarse como: 1) factores intrínsecos del insecto como el estado fisiológico y la edad; 2) factores extrínsecos, básicamente características físicas de las semillas como el contenido de humedad, el color, la forma, el tamaño, el número de semillas disponibles en el momento de la oviposición, la testa, y la presencia de metabolitos secundarios;

3) factores ambientales, donde se incluyen la temperatura y la humedad; y 4) la distribución espacial del hospedero.

El contenido de humedad de la semilla ejerce una influencia substancial no sólo en el tiempo requerido por la larva para barrenar la semilla, sino también en la tasa de crecimiento después de que atraviesa la testa (Callejas, 1996). Los requerimientos de humedad varían entre las diferentes especies de brúquidos (Moreno-Martínez, 1996). Por ejemplo, Thiery (1982) encontró que una baja humedad relativa causa estrés en las larvas de *Acanthoscelides obtectus*, por lo que la penetración de estas semillas disminuye en un 50%.

Algunos autores coinciden en considerar el color de las semillas como un factor de resistencia al ataque de brúquidos (Painter, 1958; Carreras, 1960; Beck, 1965). Por ejemplo, Ramírez-Tenorio (1991) encontró que las variedades de frijol de color negro presentan mayor resistencia al ataque de *Zabrotes subfasciatus*, en comparación con las variedades de colores claros. Para *Phaseolus vulgaris* se ha reportado que las semillas de poblaciones silvestres son menos atacadas por los brúquidos debido a que tienen colores más crípticos que las semillas de variedades cultivadas (Gepts, 1990). En general, las variedades de color oscuro son preferidas por *Z. subfasciatus*, ya que el número de huevos depositados disminuye conforme la variedad muestra colores más claros (Menéndez y McGregor, 1983). Sin embargo, Callejas (1996) encontró que las hembras de *Zabrotes subfasciatus* ovipositan indistintamente sobre semillas claras que sobre semillas oscuras de tres subespecies de *Phaseolus coccineus*.

La forma de la semilla puede influir sobre la decisión de las hembras por sitios de oviposición (Bastidas *et al.*, 1973), ya que al reducirse el tamaño de los

espacios entre los granos se limita el movimiento de los insectos. Por ejemplo, Cartin (1979) observó que *Z. subfasciatus* prefiere ovipositar sobre semillas de forma regular, sin rugosidades y sin partículas de polvo adheridas.

El tamaño de la semilla es otro factor importante en la preferencia por los sitios de oviposición, ya que éste se relaciona directamente con la sobrevivencia y la fecundidad de los organismos (Callejas, 1996). En este sentido, Mitchell (1975) encontró que el tamaño de la semilla de *Vigna* afecta la sobrevivencia de *Callosobruchus maculatus*, de tal forma que el número de individuos que sobreviven en semillas grandes es significativamente mayor en comparación con los que sobreviven en semillas pequeñas; además, el número de huevos por semilla es directamente proporcional al tamaño de ésta. Por otro lado, Cipollini y Stiles (1991) observaron que en semillas grandes el número de individuos de *Acanthoscelides obtectus* que emergen es de mayor tamaño, y además, las hembras hijas ponen más huevos en comparación con las emergidas de semillas pequeñas. Para *Z. subfasciatus* se ha reportado que las hembras prefieren ovipositar sobre semillas grandes, encontrándose correlaciones significativas entre el tamaño de la semilla y el número de huevos (Cardona y Posso, 1987).

Se ha demostrado que el número de semillas disponibles en el momento de la oviposición representa otro aspecto importante en la selección del hospedero (Callejas, 1996). Algunas especies de brúquidos distribuyen sus huevos en todas las semillas disponibles antes de saturarlas (Mbata, 1992) o bien, ponen sobre semillas que presenten huevos de otras hembras, siempre y cuando éstos no tengan más de un día de edad (Ofuya y Agele, 1989). Esto último se ha interpretado como una estrategia de las hembras para asegurar que el alimento

sea suficiente para el desarrollo de su progenie y para disminuir la competencia entre sus hijos (Callejas, 1996). También se sabe que, en varias especies de brúquidos, un incremento en el número de semillas acelera el tiempo en que las hembras ovipositan y aumenta su fecundidad. Por ejemplo, Ortega (1987) encontró que cuando *Acanthoscelides obtectus* se encontraba expuesto a un gran número de semillas, se estimulaba el proceso de la ovogénesis y las hembras tenían fecundidades altas, mientras que en tratamientos con pocas semillas las hembras tardaban más tiempo en ovipositar y presentaban fecundidades bajas.

La testa de las semillas juega un papel importante en la reproducción de los brúquidos, ya que, en algunas especies, las hembras ovipositan externamente sobre la testa y la larva tiene que penetrar para alcanzar la semilla (Ramírez-Tenorio, 1991). Algunos autores señalan que la testa representa una barrera física que dificulta la penetración de las larvas y la salida de los adultos (Thiery, 1984; Ortega, 1987; Villaseñor y Vera, 1992). Sin embargo, se ha observado que un factor presente en la testa, posiblemente de origen químico, también es importante en la elección del hospedero y en el desempeño de los insectos. Por ejemplo, Gokhale y Srivastava (1973) mencionan que el eliminar la testa del grano disminuye el número de huevos que las hembras ponen, lo cual sugiere la importancia de ciertas propiedades presentes en la testa de las semillas que influyen en la atracción de las hembras por sitios de oviposición. Por otro lado, se ha observado que la harina de testa de *P. vulgaris* en la dieta artificial de *Z. subfasciatus* impide el desarrollo normal de la mayoría de las larvas, lo cual se relaciona con una sustancia química presente en la testa que afecta el desarrollo del insecto (Stamopoulos y Huignard, 1980).

Considerando la importancia de las características físicas de las semillas en la decisión que toman las hembras para elegir sitios de oviposición, el presente trabajo pretende evaluar el efecto del color, el tamaño, el número de semillas disponibles y la presencia de testa de las semillas de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus* sobre la preferencia, los patrones de oviposición y el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*.

La relación que existe entre la preferencia que tienen las hembras por determinados sitios de oviposición y el desempeño de su progenie constituye el punto central de este estudio.

La relevancia de este trabajo radica en 1) conocer el efecto de la variación de las características físicas de los hospederos (semillas) sobre la interacción con sus depredadores (brúquidos) y 2) adquirir un mejor entendimiento de los mecanismos involucrados en el proceso de selección del hospedero. La información obtenida a partir de este trabajo contribuirá al conocimiento de aspectos básicos de la ecología de *Z. subfasciatus*.

Las hipótesis propuestas son:

1. Si los brúquidos tienen la capacidad para distinguir el color, entonces se esperaría que *Z. subfasciatus* presente una preferencia por algún color de las semillas.
2. Si las semillas de mayor tamaño ofrecen una mayor cantidad de recurso disponible para las larvas, entonces se esperaría que *Z. subfasciatus* presenten una preferencia por semillas grandes y además sean éstas sobre las que se registre un mejor desempeño de los brúquidos.

3. Si el número de semillas disponibles estimula la ovogénesis en las hembras, entonces se esperaría que *Z. subfasciatus* presente una preferencia por semillas disponibles en altas densidades. Además, si las hembras distribuyen sus huevos en todas las semillas disponibles antes de saturarlas como una estrategia para asegurar que el alimento sea suficiente para el desarrollo de su progenie y para disminuir la competencia entre sus hijos, entonces se esperaría que el patrón de oviposición tendiera a ser regular, cambiando a aleatorio conforme aumenta el número de semillas disponibles.
4. Si la testa presenta una serie de señales químicas útiles a la hembra para la elección del sitio de oviposición, entonces se esperaría que *Z. subfasciatus* presente preferencia por las semillas con testa.

Para probar las hipótesis se eligió como sistema de estudio una población silvestre de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus* y uno de sus principales depredadores de semillas, *Zabrotes subfasciatus*.

## SISTEMA BIOLÓGICO

**Planta hospedera - *Phaseolus vulgaris* (Linneo)**

El frijol silvestre, *Phaseolus vulgaris* L., se distribuye tanto en México y Centro América como en los Andes en Sudamérica, con diversas variedades. Una de las variedades es *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus* (Fig. 1), y se distribuye en México, hacia la mitad oeste (de Chihuahua a Chiapas) y en Centro América, en Guatemala, El Salvador, Honduras, y Nicaragua (Delgado *et al.*, 1988). Brücher (1988) reportó frijol silvestre en Costa Rica y el norte de Panamá.

De acuerdo con la descripción de Delgado *et al.* (1988), *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus* es una planta trepadora delgada, muy ramificada, perenne o anual de vida corta. El tallo es angulado; las hojas tienen estípulas triangulares a 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; el gineceo tiene un ovario que contienen de 7 a 10 óvulos; las vainas son pequeñas y angostas, pueden medir hasta 8.3 cm 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 de rojo en material fresco, y contienen de 8 a 10 semillas; las semillas pueden tener forma oblongada, reniforme o trapezoidal, 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 moteada con negro. La mayoría de las semillas maduras de *P. vulgaris* son duras (impermeables al agua) y por lo tanto, su germinación es tardía cuando son plantadas. Biemont y Bonef (1981) encontraron un rango de germinación del 25%

a los 25 días; después de ser escarificadas se observó un 100% de germinación durante los primeros 3 días.

Las plantas de *P. vulgaris* se han encontrado en hábitat correspondientes a bosques tropicales desiduos, bosques de pino - encino, encino y bosques mesófilos. El frijol silvestre crece mayormente en suelos ígneos en áreas fangosas, húmedas y bien drenadas, desde los 500 hasta los 1900 m.s.n.m., especialmente a una altitud entre los 1500 y 1900 m. Los intervalos de precipitación anual van de 550 mm (en Durango) a 1000 mm (en Nayarit y Colima), donde la temperatura media anual es de 16 a 22°C. *P. vulgaris* crece en climas que van desde cálidos (semicálidos) a subhúmedos y semiáridos, en los cuales llueve en verano (de mayo a octubre). El período de crecimiento de las plantas se extiende de mayo a noviembre, después del cual las plantas maduran, coincidiendo con el regreso de la época de sequías (Delgado *et al.*, 1988).

*P. vulgaris* parece estar adaptada a hábitat secundarios, ya que se ha reportado que los arbustos usados por el frijol silvestre como soporte trepador son pioneras que crecen en sitios perturbados, resultado de actividades humanas o de un disturbio natural tal como un derrumbe, incendio o vulcanismo (Gentry, 1969). *P. vulgaris* var. *mexicanus* puede encontrarse simpátricamente con otras poblaciones de *Phaseolus*, tales como *P. coccineus* L., *P. lunatus* L. y *P. acutifolius* L. (Delgado *et al.*, 1988).

Las plantas del frijol silvestre son hospederos de un complejo grupo de insectos. Miranda Colin (1967) menciona que estos insectos no causan un daño severo en las poblaciones silvestres, ya que, por lo general, exhiben una baja incidencia de patógenos en su ambiente natural. El mismo autor reporta las



siguientes especies de insectos en las poblaciones de frijol común silvestre en México: escarabajo mexicano del frijol (*Epilachna varivestis* Muls.), homópteros (*Empoasca* spp.), crisomélidos (*Diabrotica* spp.), gorgojo de las vainas (*Apion* spp.), minadores en hojas (*Chalepus signaticollis* Balg., *Liriomyza pictella* Tham.), mosca blanca (*Trialeurodes vaporariorum* Westw., *Tetraleurodes acaciae* Q.), ácaros (*Paratetranychus* spp.), thrips (*Frankliniella fortissima* Prisner), saltamontes (*Brachystola* sp., *Melanoplus* sp.) y gorgojos de semillas (*Acanthoscelides* spp., *Zabrotes subfasciatus* Boheman).

Las semillas secas del frijol común aún son colectadas por los humanos en diferentes partes de México (Guerrero, Morelos y Oaxaca). En la mayoría de los lugares la gente lo llama "frijol de monte", "frijolillo", "frijol ratón" o "frijol de coyote". Debido a su cubierta tan dura, las semillas del frijol silvestre necesitan un mayor tiempo de cocción (6 hrs. a 100°C) en comparación con las variedades cultivadas (Delgado *et al.*, 1988).

Baldi y Salamini (1973) encontraron que el contenido proteico de las semillas de *P. vulgaris* var. *mexicanus* es del orden del 35%, mayor al de variedades cultivadas de *P. vulgaris* (27%); además, los niveles de arginina, aminoácido básico, son más elevados (8.05%) que los de variedades cultivadas (5.19%).

### Herbívoro - *Zabrotes subfasciatus* (Boheman)

El gorgojo mexicano de frijol, *Zabrotes subfasciatus* Boh., se distribuye en América desde los Estados Unidos de América hasta Brasil (Rego *et al.*, 1987; Shoonhoven y Cardona, 1980) y en las regiones tropicales de Asia y África (Southgate, 1979).

*Zabrotes subfasciatus* pertenece a la familia Bruchidae, la cual agrupa a insectos estructuralmente cercanos a los crisomélidos, con cabeza proyectada hacia abajo en un pico ancho y muy corto. Las cubiertas de las alas se extienden dos tercios hacia el extremo del abdomen y no se extienden mucho hacia los lados del cuerpo. Los adultos miden menos de 0.6 cm de largo, son de color opaco, ovales y rechonchos. El cuerpo está cubierto con pelos finos, que a veces, forman manchas o pecas pequeñas. Las antenas son clavadas, las patas cortas, el tarso de cuatro segmentos como en los crisomélidos y cerambícidos (Metcalf y Flint, 1984). En esta especie existe un claro dimorfismo sexual, ya que la hembra es negra con manchas blancas sobre los élitros y mide en promedio 2.47 mm (Fig. 2A); mientras que el macho es de color café pardo y mide 2.20 mm en promedio (Fig. 2B). Además, por lo general, la hembra pesa 1.5 veces más que el macho (Lindblad, 1986).

Las hembras de *Z. subfasciatus* entran a la vaina a través de un corte en la punta de la vaina y ovipositan los huevos pegándolos a la testa de la semilla. Generalmente, los huevecillos son de forma oval aplanada y protegidos por una cubierta al momento de ser ovipositados, con la cual se adhieren firmemente a la semilla; su tamaño varía de 0.5 a 0.6 mm de diámetro (Ramírez-Tenorio, 1991).

Las larvas del primer estadio emergen del huevo rompiendo el corión por la parte basal y perforando la testa de la semilla con sus mandíbulas, haciendo un orificio de aproximadamente 0.22 mm de diámetro por donde penetran (Marín, 1980). Una vez que ha atravesado la testa, la larva empieza a alimentarse de los cotiledones, cavando una galería dirigida hacia el centro del grano. Las larvas de tercero y cuarto estadio continúan alimentándose y formando galerías más anchas y en diferentes direcciones dentro del grano, pero nunca lo atraviesan (Loya, 1977). La larva del cuarto estadio en su última fase comienza a cortar la cutícula de la semilla en forma circular, haciendo el orificio de salida y dejando sólo una capa muy delgada. Como prepupa y pupa, el insecto permanece inactivo. En la etapa de preadulto, utiliza sus mandíbulas para terminar de cortar el orificio de emergencia que había empezado el cuarto estadio larval. Una vez que el adulto se ha desarrollado completamente utiliza las patas para empujar la cutícula de la semilla y emerger (Marín, 1980). Una vez que emergen, los adultos pueden dejar la semilla directamente, sin esperar la dehiscencia de la vaina (Delgado *et al.*, 1988).

Según Howard y Galvez (1980) el periodo de desarrollo de *Z. subfasciatus*, incluyendo el estado de huevo, es de 25 días aproximadamente a 32.5°C y un 70% de humedad relativa; mientras que Marín (1980) y Callejas (1996) reportan que a temperaturas de  $28 \pm 3^\circ\text{C}$  y una humedad relativa de  $70 \pm 2\%$ , el tiempo de desarrollo de *Z. subfasciatus* es de 24 a 28 días, desde huevo hasta la emergencia de los primeros adultos.

La longevidad de los adultos difiere entre hembras y machos. Las primeras tienen una longevidad de 15 días en promedio, mientras que los segundos llegan a vivir hasta 23 días (Howard y Galvez, 1980). La hembra de *Z. subfasciatus* es capaz de poner hasta 56 huevos durante toda su vida (Howard y Galvez, 1980).

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



Figura 1. Vaina de *Phaseolus vulgaris* variación *mexicanus*.



Figura 2. A) hembra y B) macho de *Zabrotus subfasciatus*.

## MATERIAL Y MÉTODO

### **OBTENCIÓN DE SEMILLAS Y CULTIVO DE *Zabrotes subfasciatus***

La colecta se hizo en la zona arqueológica de Malinalco, Estado de México, entre diciembre de 1999 y enero del 2000 y octubre de 2000 y enero de 2001. La zona arqueológica de Malinalco representa un sitio ideal para los propósitos de este estudio, debido a que dentro de esta área se encuentra una población silvestre de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus*, cuyas semillas presentan una gran variación, tanto en color (verde oscuro, amarillo pálido, gris oscuro moteado con negro o negro), tamaño (de 3 a 6.5 mm de largo) y número de semillas por vaina (de 3 a 12). El sitio de colecta se localiza en el municipio de Malinalco, en la porción sur del Estado de México; las plantas de *P. vulgaris* var. *mexicanus* se distribuyen a los lados de las escalinatas y a lo largo de los edificios arqueológicos, abarcando un área de alrededor de 6 hectáreas.

Las semillas de *P. vulgaris* var. *mexicanus* fueron colectadas a partir de vainas secas presentes aún sobre la planta. Una vez en el laboratorio las vainas se colocaron en peceras de vidrio con tapa de malla delgada con el fin de esperar la emergencia de los brúquidos. 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 sin daño, semillas infestadas con huevecillos y semillas con orificios de brúquidos o con algún otro tipo de daño.

Para iniciar el cultivo de *Z. subfasciatus*, las semillas que presentaban huevos de este brúquido se colocaron en un frasco de vidrio dentro de una

incubadora Percival Scientific modelo 1-35LL bajo condiciones controladas (70% de H. R, 29°C, 16:8 luz:oscuridad). Una vez que los brúquidos emergieron de las semillas se colocaron en frascos de vidrio con semillas silvestres sin daño. Los adultos se dejaron dentro de los frascos durante un periodo de oviposición de 7 días, después de los cuales se sacaron y se colocaron en semillas sin daño con el fin de mantener y crecer el cultivo.

El estudio se dividió en trabajo de campo y trabajo de laboratorio.

## **TRABAJO DE CAMPO**

Con el propósito de conocer la distribución de las semillas de acuerdo a sus características físicas como color, tamaño y número de semillas por vaina en condiciones naturales, se colectaron, al azar, el mayor número posible de vainas secas de diferentes plantas. Las colectas se realizaron cada quince días, desde el inicio de la maduración de las semillas hasta que ya no había semillas en el campo.

### *Color de las semillas*

Para estimar la distribución de las semillas en condiciones naturales en función de su color, del total de semillas colectadas, se tomó una muestra aleatoria de 500 semillas, las cuales se separaron en dos categorías: claras (amarillo pálido) y oscuras (gris oscuro moteado con negro). Posteriormente, se contó el número de semillas para cada categoría y se calculó el porcentaje de cada color.

### *Tamaño de las semillas*

La distribución de las semillas dentro de la población en condiciones naturales en función de su tamaño se estimó a partir de una muestra aleatoria de 500 semillas tomada del total de semillas colectadas. Las semillas se midieron con un vernier digital, registrando el largo de la semilla como medida de tamaño (Fig. 3) y se separaron en dos categorías: chicas ( $\bar{x} = 4.04 \pm 0.06$  mm) y grandes ( $\bar{x} = 5.85 \pm 0.04$  mm).

Con el fin de conocer si las diferencias de tamaño entre las semillas eran estadísticamente significativas, se hizo un análisis de varianza de una vía con los datos obtenidos, los cuales cumplían con los supuestos del análisis (normalidad y homocedasticidad), considerando el tamaño de las semillas como variable dependiente. Se encontró que existen diferencias significativas entre las semillas chicas y las grandes ( $F_{(1,198)} = 1283.88$ ;  $P < 0.001$ ). Por último, se registró el número de semillas de cada categoría y se calculó el porcentaje de cada tamaño de semillas en condiciones naturales.



Figura 3. Medida del tamaño de las semillas - largo de la semilla.

### *Número de semillas por vaina*

Para determinar el número promedio de semillas por vaina, así como la distribución de frecuencias de las vainas en función del número de semillas que presentan, se colectaron al azar 300 vainas secas de diferentes plantas, las cuales se separaron individualmente en bolsas de papel glassine. Una vez en el

laboratorio, se registró el número de semillas por vaina y la frecuencia de vainas en función del número de semillas que presentaba cada una.

### Preferencia y Patrones de distribución

Para determinar el efecto del color, el tamaño y el número de semillas por vaina sobre la preferencia (evaluada en términos del número total de huevos en cada categoría) y el patrón de distribución de los huevos (evaluado en términos del número de huevos por semilla) de *Z. subfasciatus* en el campo, se registró el número de huevos por semillas para cada categoría (claras, oscuras; chicas, grandes), así como, el número de semillas con huevo por vaina y el número de huevos por semilla por vaina.

Para evaluar la preferencia, en cada caso, se utilizó un análisis de varianza de una vía, considerando el color, el tamaño y el número de semillas por vaina como fuente de variación y el número de huevos como variable dependiente. Los datos cumplían con los supuestos del análisis (normalidad y homocedasticidad). El análisis de comparación de medias se hizo con la prueba de Tukey (STATISTICA versión 4.3).

Para determinar el patrón de distribución de los huevos en cada característica evaluada, se hizo una estimación del cociente varianza/media para cada categoría. Un cociente menor a uno, indicó un patrón regular; un cociente igual a uno, indicó un patrón aleatorio; y un cociente mayor a uno, indicó un patrón agregado (Callejas, 1996). Para analizar si el patrón de distribución difería significativamente de un patrón aleatorio, los resultados de distribución de frecuencias observadas fueron comparados con una distribución



esperada, por medio de una prueba de  $\chi^2$ , considerando una distribución Poisson. Esta prueba es la más indicada para comprobar si los huevos fueron puestos aleatoriamente entre las semillas disponibles (Siemens y Johnson, 1996). En el caso del número de semillas por vaina, los datos se dividieron en tres grupos (3 a 7, 8 y 9 a 11 semillas por vaina), debido a la falta de datos suficientes que permitieran tener los grados de libertad necesarios para hacer los análisis para cada grupo de semillas por separado.

### TRABAJO DE LABORATORIO

Para evaluar el efecto de las características físicas de las semillas de *P. vulgaris* var. *mexicanus* sobre la preferencia, los patrones de distribución y el desempeño de *Z. subfasciatus*, se llevaron a cabo varios experimentos, empleándose semillas maduras - semillas que han completado su desarrollo - de *P. vulgaris* var. *mexicanus* y *Z. subfasciatus* de 3 días de edad, provenientes del cultivo.

Las características físicas evaluadas fueron: el color, el tamaño, el número de semillas disponibles y la presencia de testa. La presencia de testa también podría considerarse como característica química, ya que no es factible separar el efecto físico del químico, pues probablemente en la testa existen compuestos químicos de contacto que determinan si se lleva a cabo o no la oviposición.

La preferencia y los patrones de distribución de *Z. subfasciatus* se estimaron como se mencionó en el trabajo de campo; el desempeño se estimó en términos del número de huevos por semilla, tiempo de desarrollo (tiempo que transcurre desde que la hembra pone el huevo hasta que emerge el adulto), sobrevivencia

(número de individuos emergidos / total de huevos puestos), proporción sexual (número de hembras / total) y talla corporal de la progenie (medida como la longitud del cuerpo: desde donde inicia la cabeza hasta donde termina el abdomen) (Fig. 4).

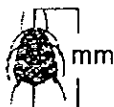


Figura 4. Medida de la talla corporal de los brúquidos: longitud del cuerpo.

#### *Color de las semillas*

Debido a que varios trabajos han mencionado que para algunas especies de insectos la presencia de la luz influye sobre su conducta de oviposición (Bernays y Champan, 1994), se realizó un experimento piloto para evaluar la influencia de la luz sobre la fecundidad de *Z. subfasciatus*. Dicho experimento consistió en colocar 10 semillas de color (gris oscuro moteado con negro) y tamaño ( $\bar{x}$  = 4.96 mm) uniformes de *P. vulgaris* var. *mexicanus* en un vaso de plástico (32 ml). En total se realizaron 20 réplicas: 10 de ellas permanecieron en total oscuridad y 10 en presencia de luz. Los tratamientos se mantuvieron en una incubadora bajo las mismas condiciones de temperatura y humedad que las del cultivo de *Z. subfasciatus*. Se colocaron 2 parejas de *Z. subfasciatus* dentro de cada vaso y se mantuvieron ahí durante un periodo de oviposición de 5 días. Posteriormente, se registró el número de huevos por semilla.

Los resultados obtenidos se analizaron con un análisis de varianza de una vía, considerando la presencia de luz como fuente de variación y el número de

huevos como variable dependiente. Los datos cumplían con los supuestos del análisis (normalidad y homocedasticidad). El análisis de comparación de medias se hizo con la prueba de Tukey (STATISTICA versión 4.3), encontrándose que no existe ningún efecto significativo de la luz sobre la fecundidad de *Z. subfasciatus* ( $F_{(1, 36)} = 0.19$ ,  $P = 0.6674$ ); es decir, los brúquidos depositan igual número de huevos tanto en presencia de luz como en total obscuridad.

Por lo tanto, el experimento para evaluar el efecto del color sobre la preferencia, los patrones de distribución y el desempeño de *Z. subfasciatus* se realizó bajo condiciones de 8 horas obscuridad y 16 horas luz. Para ello, se utilizaron semillas de color claro y semillas de color oscuro, mismos colores descritos en la parte de campo. En ambos casos el tamaño de las semillas fue uniforme ( $\bar{x} = 4.96$  mm). El diseño experimental consistió en tres tratamientos: 1) 10 semillas de color claro; 2) 10 semillas de color oscuro; y 3) 5 semillas claras y 5 semillas oscuras, mezcladas entre sí aleatoriamente. Las semillas se colocaron en vasos de plástico (32 ml) y se liberaron 2 parejas de *Z. subfasciatus* en cada vaso. Se realizaron 10 réplicas para cada tratamiento. Las parejas se mantuvieron dentro de los vasos de plástico durante un periodo de oviposición de 5 días.

Una vez concluido dicho periodo, los brúquidos se extrajeron y se registró el número de huevos por semilla. Los adultos extraídos (padres) se colocaron en cápsulas de gelatina, donde se mantuvieron hasta el momento en que fueron medidos. Las semillas permanecieron en los vasos de plástico durante un mes y hasta que dejaron de emerger brúquidos. Una vez que los brúquidos empezaron a emerger, se colocaron en cápsulas de gelatina, registrando la fecha de emergencia de cada brúquido, el sexo y el número total de individuos emergidos

por vaso. Los brúquidos emergidos (hijos) se mantuvieron encapsulados hasta el momento de ser medidos. Los brúquidos se midieron con un microscopio de disección, el cual tiene integrado un ocular con reglilla.

#### *Tamaño de las semillas*

Para evaluar el papel que juega el tamaño de las semillas sobre la preferencia, los patrones de distribución y el desempeño de los brúquidos, se emplearon semillas chicas (entre 3.22 y 4.5 mm) y semillas grandes (entre 5.05 y 5.8 mm) del mismo color (gris oscuro moteado con negro), las cuales se separaron y se midieron previamente con un vernier digital. El diseño experimental consistió en colocar en las esquinas de una caja de plástico (13 X 9.8 X 5.5 cm) 4 grupos de semillas: 2 grupos de 10 semillas chicas y 2 grupos de 10 semillas grandes distribuidos aleatoriamente dentro de la caja. Posteriormente, en el centro de la caja, se liberaron 4 hembras de *Z. subfasciatus* previamente apareadas. En total se realizaron 10 réplicas. Las cajas se mantuvieron en la incubadora bajo las mismas condiciones de luz, temperatura y humedad que las del cultivo de *Z. subfasciatus*.

Después de cinco días de oviposición, se extrajeron las hembras y se colocaron en cápsulas de gelatina para ser medidas posteriormente. Se registró el número de huevos puestos por semilla en cada grupo. Las semillas se colocaron en vasos de plástico (32 ml), donde permanecieron hasta que dejaron de emerger brúquidos. Cuando inicio la emergencia de los brúquidos se registró la fecha de emergencia de cada uno, el sexo y el número total de individuos emergidos por grupo. Los brúquidos se colocaron en cápsulas de gelatina, para su posterior medición.

### Número de semillas disponibles

Para evaluar el efecto del número de semillas disponibles sobre la preferencia, los patrones de distribución y el desempeño de *Z. subfasciatus*, se realizó un experimento que consistió en formar grupos con diferente número de semillas (1, 3, 7, 15 y 25 semillas) de color (gris oscuro moteado con negro) y tamaño uniformes ( $\bar{x}$  = 4.96 mm). Los grupos se distribuyeron aleatoriamente dentro de un caja de plástico (13 X 9.8 X 5.5 cm) (Fig. 5). Posteriormente, en el centro de la caja, se liberaron 20 hembras de *Z. subfasciatus* previamente apareadas. En total se realizaron 15 réplicas; el arreglo de los grupos de semillas dentro de las cajas se hizo de manera aleatoria, procurando que en cada réplica la distribución fuera diferente. Las cajas se mantuvieron en la incubadora bajo las mismas condiciones de luz, temperatura y humedad que las del cultivo de *Z. subfasciatus*. Al igual que en los experimentos anteriores, se hizo un registro de las variables consideradas para estimar el desempeño.

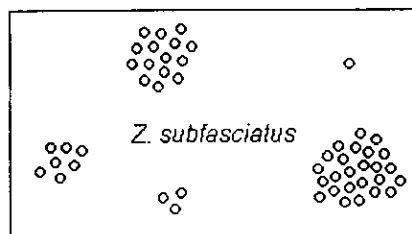


Figura 5. Dispositivo experimental utilizado para estimar el efecto del número de semillas disponibles sobre la preferencia, el patrón de distribución de los huevos y el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*.

### *Testa de las semillas*

Para evaluar el papel de la testa sobre la preferencia, los patrones de distribución y el desempeño de los brúquidos, se usaron semillas del mismo color (gris oscuro moteado con negro) y de tamaño uniforme ( $\bar{x}$ = 4.96 mm). La presencia de testa en las semillas se manipuló experimentalmente, removiéndose cuidadosamente con la ayuda de una navaja de afeitar. La testa se eliminó haciendo un corte longitudinal en la unión de los cotiledones por la parte ventral de la semilla y raspando con la navaja para desprenderla. El diseño experimental consistió en colocar semillas con testa y semillas sin testa en vasos de plástico (32 ml) distribuidas en tres tratamientos: 1) 10 semillas con testa; 2) 10 semillas sin testa; y 3) 5 semillas con testa y 5 semillas sin testa distribuidas aleatoriamente. En cada vaso se liberaron dos parejas de *Z. subfasciatus*. En total se realizaron 10 réplicas para cada tratamiento. Al término de un periodo de 5 días se extrajeron las parejas de brúquidos y se siguió el mismo procedimiento que el mencionado en los experimentos anteriores. Las variables registradas fueron las mismas que las mencionadas en los demás experimentos.

### *Preferencia, Patrones de distribución y Desempeño*

Los resultados de preferencia se analizaron con un análisis de varianza de una vía, considerando la variable a probar (color, tamaño, número de semillas disponibles y presencia de testa) como fuente de variación y el número de total huevos como variable dependiente. Los datos cumplían con los supuestos del análisis (normalidad y homocedasticidad). El análisis de comparación de medias se hizo con la prueba de Tukey (STATISTICA versión 4.3).

Los patrones de distribución se estimaron para cada caso a partir del cociente varianza/media, considerando los mismos criterios que en el trabajo de campo. Para evaluar si el patrón de distribución difería significativamente de un patrón aleatorio, los resultados de distribución de frecuencias observadas fueron comparados con una distribución esperada, considerando una distribución Poisson, por medio de una prueba de  $\chi^2$ .

Los resultados de desempeño, se analizaron con un análisis de varianza de una vía, considerando el color y el tamaño de las semillas, el número de semillas disponibles y la presencia de testa como fuente de variación; y el número promedio de huevos por semilla, el tiempo de desarrollo, la sobrevivencia, la proporción sexual y la talla corporal de la progenie como variables dependientes. De manera paralela, se hizo el análisis de comparación de medias con la prueba de Tukey (STATISTICA versión 4.3).

Los datos del número de huevos, tiempo de desarrollo y talla corporal de los brúquidos cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo que fueron analizados estadísticamente sin una transformación previa; mientras que los valores de los parámetros de sobrevivencia y proporción sexual, fueron previamente transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción (Zar, 1974; Crawley, 1993) antes de realizar el análisis estadístico.

## RESULTADOS

### TRABAJO DE CAMPO

La distribución de las semillas dentro de la población en función de su color, fue de 79% para las de color gris moteado con negro (oscuras) y de 9.2% para las de color amarillo pálido (claras); el 11.8% restante correspondió a semillas de otros colores (verde oscuro, gris claro moteado con negro y negro). Con respecto a la distribución de las semillas en función de su tamaño, se encontró que el 28% fueron semillas chicas ( $\bar{x} = 4.04$ ) y el 20.6% correspondió a semillas grandes ( $\bar{x}=5.85$  mm); el 51.4% restante fueron semillas que median entre 4.5 y 5.5 mm.

En cuanto a la distribución de las semillas dentro de la población en función del número de semillas por vaina, se encontró que estas últimas presentaron en promedio 7 semillas. Sin embargo, las vainas que se encontraron con mayor frecuencia (28%) fueron aquéllas con 8 semillas; mientras que el 15% fueron vainas con 7 semillas. Las vainas encontradas con menor frecuencia (1.33%) fueron aquéllas con 1 y 11 semillas (Fig. 6).

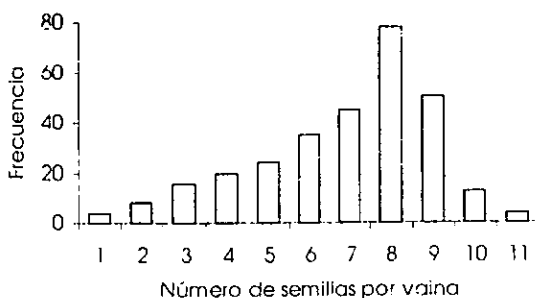


Figura 6. Distribución de frecuencia del número de semillas que presentan las vainas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* en el campo.



## 1. Efecto del color de las semillas

### Preferencia

Las semillas oscuras presentaron un mayor porcentaje de infestación (60.04%) en comparación con las semillas claras (39.96%). Sin embargo, cuando se hicieron los experimentos para probar la preferencia de las hembras de *Z. subfasciatus* sobre semillas de diferente color, se encontró que esta característica no influyó significativamente sobre la preferencia de las hembras por sitios de oviposición ( $F_{(1,471)} = 0.84$ ;  $P = 0.771$ ). Los resultados encontrados mostraron que las hembras pusieron en promedio igual número de huevos sobre semillas claras que sobre semillas oscuras ( $\bar{x} = 1.6$ ) (Fig. 7).

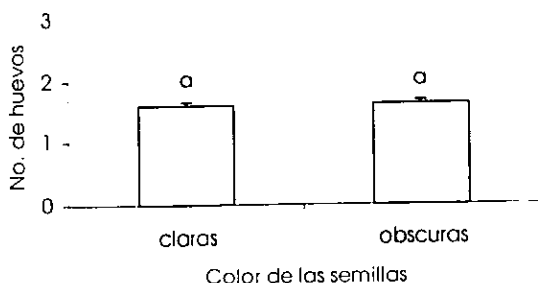


Figura 7. Número promedio de huevos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente color. Las líneas verticales representan el error estándar y letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

### Patrones de distribución

El color tampoco tuvo un efecto significativo sobre la manera en que las hembras distribuyen los huevos. Tanto en semillas claras como en semillas oscuras, el patrón de distribución difirió significativamente de un patrón aleatorio, encontrándose un patrón regular en ambos colores de semilla (Tabla 1).

Tabla 1. Patrones de distribución de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente color. El valor de  $P$  reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de  $P < 0.05$  indican que el patrón difiere del aleatorio (i.e. agregado si:  $\text{varianza}/\text{media} > 1$  o regular si:  $\text{varianza}/\text{media} < 1$ ).

	varianza/media	$\chi^2$	g. l.	$P$	patrón
claras	0.48	4.59	1	0.032	regular
oscurecidas	0.42	12.29	3	0.006	regular

## 2. Efecto del tamaño de las semillas

### Preferencia

Los brúquidos utilizaron el 63.03% de las semillas disponibles cuando éstas eran chicas; mientras que cuando las semillas eran grandes, los brúquidos sólo infestaron el 36.97% de las semillas. Además, los resultados encontrados mostraron que el tamaño de las semillas influyó significativamente sobre la preferencia de las hembras por sitios de oviposición ( $F_{(1, 493)} = 59.66$ ;  $P < 0.0001$ ). Se encontró que las hembras mostraron preferencia por las semillas grandes; es decir, pusieron en promedio mayor número de huevos por semilla sobre semillas grandes ( $\bar{x} = 2.22$ ) que sobre semillas chicas ( $\bar{x} = 1.54$ ) (Fig. 8).

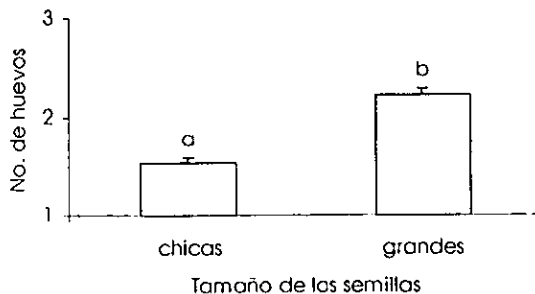


Figura 8. Número promedio de huevos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente tamaño. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

### Patrones de distribución

El tamaño de las semillas también influyó sobre la manera en que las hembras distribuyeron los huevos. En semillas chicas, el patrón de distribución de los huevos difirió significativamente de un patrón aleatorio; encontrándose un patrón regular; mientras que en semillas grandes el patrón no difirió significativamente de un patrón aleatorio (Tabla 2).

Tabla 2. Patrones de distribución de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente tamaño. El valor de *P* reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de  $P < 0.05$  indican que el patrón difiere del aleatorio (i.e. agregado si:  $\text{varianza/medio} > 1$  o regular:  $\text{varianza/medio} < 1$ ).

	varianza/media	$\chi^2$	g. l.	<i>P</i>	patrón
chicas	0.36	19.80	2	0.000	regular
grandes	0.63	3.58	3	0.310	aleatorio

### 3. Efecto del número de semillas por vaina

#### Patrones de distribución

Independientemente del número de semillas por vaina (de 3 a 11), el patrón de distribución encontrado difirió significativamente de un patrón aleatorio, encontrándose un patrón regular (Tabla 3); es decir, el número de semillas por vaina es un factor que afectó la manera en que las hembras distribuyen los huevos. Las hembras distribuyeron los huevos de manera regular en todas las semillas disponibles dentro de la vaina, independientemente del número de semillas que ésta presentó.

Tabla 3. Patrones de distribución de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* con diferente número de semillas por vaina. El valor de *P* reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de  $P < 0.05$  indican que el patrón difiere del aleatorio (i.e. agregado si:  $\text{varianza/medio} > 1$  o regular si:  $\text{varianza/medio} < 1$ ).

	varianza/medio	$\chi^2$	g. l.	<i>P</i>	patrón
3 a 7 semillas	0.37	17.12	1	0.000	regular
8 semillas	0.32	13.49	1	0.00024	regular
9 a 11 semillas	0.46	1.69	1	0.1928	regular

## TRABAJO DE LABORATORIO

### 1. Efecto del color de las semillas

#### Preferencia

Los resultados encontrados mostraron que las hembras de *Z. subfasciatus* infestaron el 88% de las semillas disponibles cuando éstas eran de color claro y pusieron en promedio 4 huevos por semilla en semillas de este color; mientras que cuando las semillas eran de color oscuro, el porcentaje de infestación fue del 78% y las hembras pusieron en promedio 6 huevos por semilla.

Los resultados de los experimentos de preferencia mostraron que las hembras infestaron el 83.5% del total de las semillas disponibles, del cual el 41.5% correspondió a semillas claras y el 42% a semillas oscuras. Además, se encontró que el color de las semillas no influyó significativamente en la preferencia de las hembras por sitios de oviposición ( $F_{(1,38)} = 0.25$ ;  $P = 0.617$ ). El número total de huevos por color de semillas no difirió significativamente entre semillas claras ( $\bar{x} = 11.5$ ) y semillas oscuras ( $\bar{x} = 13.1$ ) (Fig. 9).

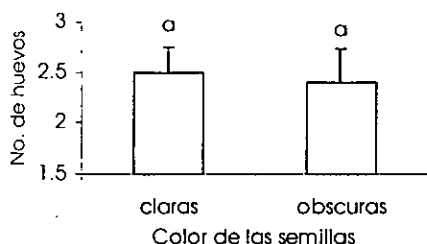


Figura 9. Número total de huevos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente color. Las líneas verticales representan el error estándar y letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

### Patrones de distribución

El color de las semillas tuvo un efecto significativo sobre el patrón de distribución de los huevos. En semillas claras, se encontró que el patrón de distribución difirió significativamente de un patrón aleatorio, encontrándose un patrón agregado; es decir, las hembras utilizan sólo algunas semillas para poner sus huevos. En contraste, en semillas oscuras el patrón no difirió significativamente de un patrón aleatorio (Tabla 4).

Tabla 4. Patrones de distribución de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente color. El valor de  $P$  reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de  $P < 0.05$  indican que el patrón difiere del aleatorio (i.e. agregado si:  $\text{varianza}/\text{media} > 1$  o regular si:  $\text{varianza}/\text{media} < 1$ ).

	varianza/media	$\chi^2$	g. l.	$P$	patrón
claras	1.48	20.57	3	0.0001	agregado
oscuras	1.92	5.72	4	0.220	aleatorio

### Desempeño

El desempeño de *Z. subfasciatus* no se vio afectado por el color de las semillas. Es decir, no se encontraron diferencias significativas en el número de huevos por semilla (Fig. 10A), el tiempo de desarrollo (Fig. 10B), la sobrevivencia (Fig. 10C), la proporción sexual (Fig. 10D) y la talla corporal de la progenie (Fig. 10E y 10F) entre semillas claras y semillas oscuras (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de los análisis de varianza sobre el efecto del color de las semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* sobre el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*. n.s. = no diferencias significativas entre tratamientos, \* = diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

variable	g.l.	F	P	significancia
No. de huevos/ semilla	1	0.21	0.643	n.s.
T. de desarrollo	1	0.52	0.473	n.s.
Sobrevivencia	1	0.61	0.438	n.s.
Prop. Sexual	1	0.05	0.818	n.s.
T. corporal hembras	1	3.48	0.064	n.s.
T. corporal machos	1	0.52	0.470	n.s.

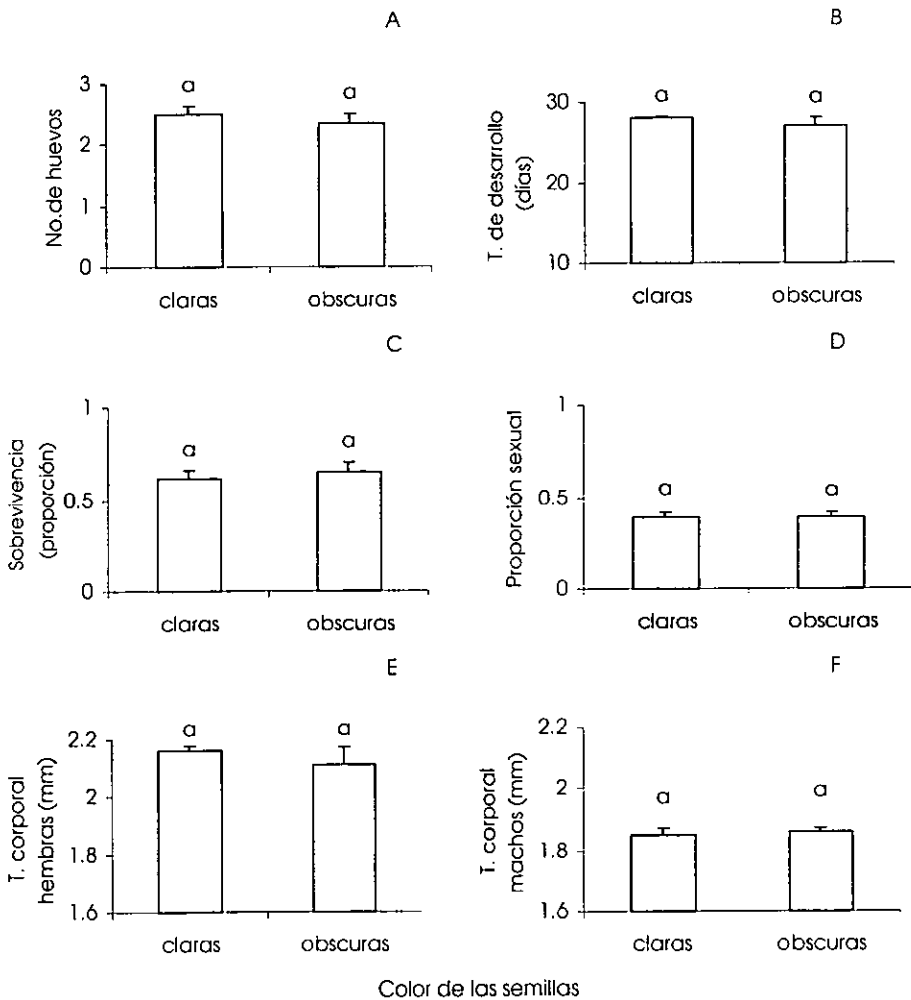


Figura 10. A) número promedio de huevos por semilla, B) tiempo de desarrollo, C) sobrevivencia, D) proporción sexual, E) talla corporal de las hembras y F) talla corporal de los machos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente color. Las líneas verticales representan el error estándar y letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

## 2. Efecto del tamaño de las semillas

### Preferencia

Los resultados mostraron que el porcentaje de semillas utilizadas por las hembras para ovipositar fue menor (15.5%) cuando las semillas eran chicas que cuando eran grandes (94.5%); las hembras utilizaron ó veces más las semillas disponibles cuando éstas fueron grandes que cuando fueron chicas. Además, el tamaño de las semillas influyó significativamente sobre la preferencia de las hembras por sitios de oviposición ( $F_{(1,38)}=120.20$ ;  $P < 0.0001$ ). Las hembras pusieron en total 12.8 veces más número de huevos sobre semillas grandes ( $\bar{x} = 27.45$ ) que sobre semillas chicas ( $\bar{x} = 2.15$ ) (Fig. 11).

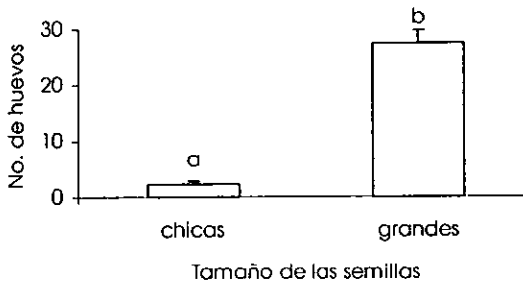


Figura 11. Número total de huevos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente tamaño. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ).

### Patrones de distribución

El tamaño de las semillas también influyó sobre el patrón de distribución de los huevos. En semillas chicas, el patrón de distribución encontrado difirió significativamente de un patrón aleatorio, encontrándose que las hembras



agregan los huevos en unas cuantas semillas. Por otro lado, en semillas grandes el patrón encontrado no difirió significativamente de un patrón aleatorio (Tabla 6).

Tabla 6. Patrones de distribución de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente tamaño. El valor de *P* reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de *P* < 0.05 indican que el patrón difiere del aleatorio (i. e. agregado: varianza/media > 1 o regular: varianza/ media < 1).

	varianza/media	$\chi^2$	g. l.	<i>P</i>	patrón
chicas	1.39	17.355	1	0.0001	agregado
grandes	0.99	5.986	4	0.200	aleatorio

### Desempeño

El tamaño de las semillas afectó significativamente algunos parámetros del desempeño de los brúquidos. Por ejemplo, las hembras pusieron en promedio 1 huevo por semilla en semillas chicas, mientras que en semillas grandes pusieron 2.75 huevos (Tabla 7, Fig. 12A); el tiempo de desarrollo fue menor cuando los brúquidos se desarrollaron en semillas chicas que cuando lo hicieron en semillas grandes (Tabla 7, Fig. 12B). Sin embargo, ni la sobrevivencia, ni la proporción sexual, ni la talla corporal de la progenie se vieron afectados. El número de individuos emergidos fue significativamente igual (Fig. 12C), la proporción sexual no difirió significativamente de una proporción 1:1 (Fig. 12D) y la talla corporal de la progenie fue parecida (Fig. 12E y 12F) tanto en semillas chicas como en semillas grandes (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados de los análisis de varianza sobre el efecto del tamaño de las semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* sobre el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*. n.s. = no existen diferencias significativas entre los tratamientos. \* = diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ).

variable	g.l.	F	P	significancia
No. de huevos/ semilla	1	120.20	0.0001	*
T. de desarrollo	1	11.77	0.001	*
Sobrevivencia	1	0.93	0.340	n.s.
Prop. Sexual	1	0.00	0.957	n.s.
T. corporal hembras	1	0.12	0.734	n.s.
T. corporal machos	1	2.88	0.094	n.s.

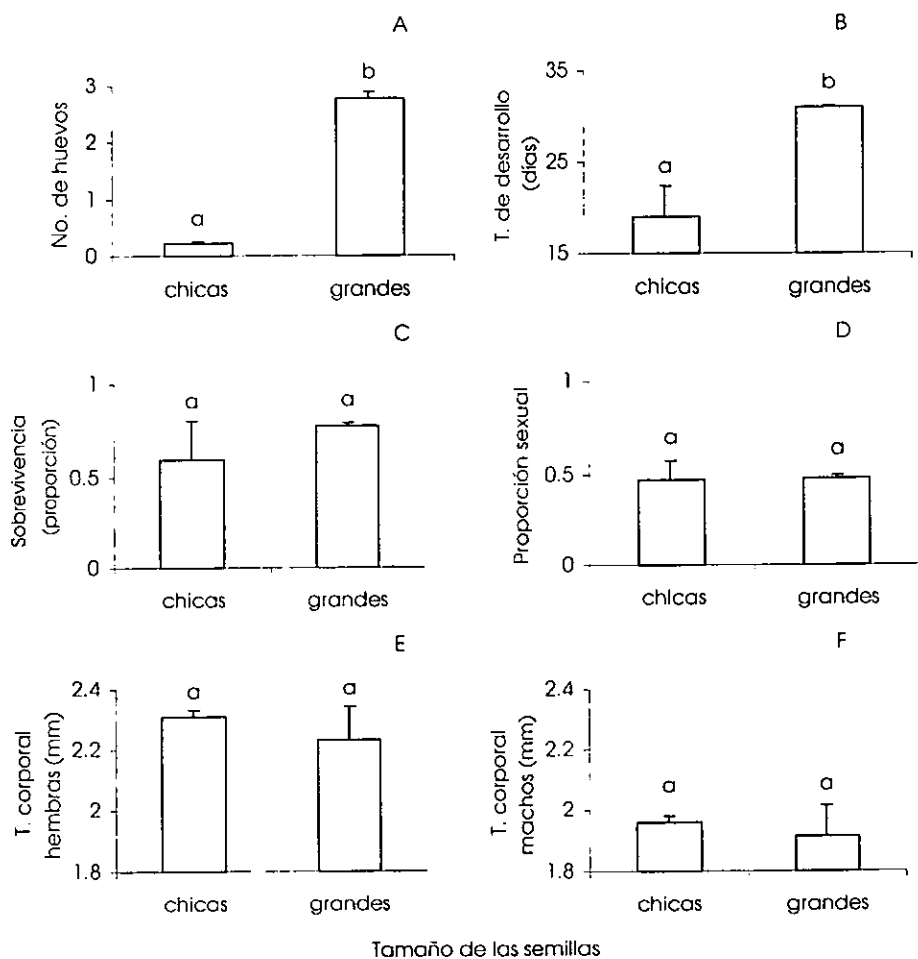


Figura 12. A) número promedio de huevos por semilla, B) tiempo de desarrollo, C) sobrevivencia, D) proporción sexual, E) talla corporal de las hembras y F) talla corporal de los machos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* de diferente tamaño. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

### 3. Efecto del número de semillas disponibles

#### Preferencia

El número de semillas utilizadas por las hembras para ovipositar disminuyó conforme el número de semillas disponibles aumentó. En grupos donde sólo había 1 semilla disponible, las hembras utilizaron el 100% de las semillas; en grupos de 3 y 7 semillas, el porcentaje de infestación disminuyó a 91%; en grupos de 15 semillas este porcentaje decreció a 88.8% de semillas utilizadas; y en grupos de 25 semillas, las hembras utilizaron el 84.8% de las semillas disponibles.

Los resultados de preferencia mostraron que las hembras pusieron en total significativamente mayor número de huevos en grupos de 25 semillas ( $\bar{x}=49$ ), mientras que el número de huevos puestos fue menor conforme el número de semillas disponibles disminuyó (15 semillas:  $\bar{x}=30$ ; 7 semillas:  $\bar{x}=17$ ; 3 semillas:  $\bar{x}=9$ ; y 1 semilla:  $\bar{x}=4$ ) ( $F_{(4, 70)}=100.96$ ;  $P<0.0001$ ) (Fig. 12).

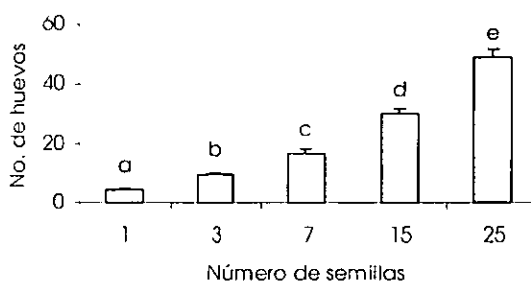


Figura 12. Número total de huevos de *Zabrotes subfasciatus* sobre diferente número de semillas disponible de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus*. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P<0.05$ ).

#### Patrones de distribución

El número de semillas disponibles representó un factor importante que influyó en la manera en que las hembras distribuyeron los huevos. El patrón

encontrado en los grupos de 1 semilla difirió significativamente de un patrón aleatorio, encontrándose que las hembras distribuyeron los huevos de manera regular. En los grupos de 3 semillas el patrón encontrado también difirió significativamente de un patrón aleatorio, en este caso el patrón encontrado fue agregado; es decir, las hembras sólo usaron ciertas semillas para ovipositar. En los demás grupos (7, 15 y 25 semillas), el patrón encontrado no difirió significativamente de un patrón aleatorio (Tabla 8).

Tabla 8. Patrones de oviposición de *Zabrotes subfasciatus* sobre diferente número de semillas disponibles de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus*. El valor de *P* reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de  $P < 0.05$  indican que el patrón difiere del aleatorio (i.e. agregado si:  $\text{varianza/medio} > 1$  o regular si:  $\text{varianza/medio} < 1$ ).

	varianza/media	$\chi^2$	g. l.	<i>P</i>	patrón
1 semilla	0.45	-	-	-	regular
3 semillas	1.04	9.96	4	0.010	agregado
7 semillas	0.78	3.18	4	0.360	aleatorio
15 semillas	0.80	3.82	4	0.280	aleatorio
25 semillas	0.85	2.79	4	0.420	aleatorio

### Desempeño

El número promedio de huevos por semilla difirió de acuerdo con el número de semillas disponibles. Se encontró que las hembras pusieron en promedio 4.2 huevos en los grupos de 1 semilla; 3.13 huevos en los grupos de 3 semillas; y 2.4, 1.99 y 1.94 huevos en los grupos de 7, 15 y 25 semillas, respectivamente (Tabla 9, Fig. 13A). Además, se encontró que los brúquidos tardaron significativamente menos tiempo en emerger cuando se desarrollan en semillas disponibles en grupos de 1; mientras que, las larvas en grupos con mayor número de semillas

disponibles (3, 7, 15 y 25) invirtieron más tiempo en su desarrollo (Tabla 9, Fig. 13B). La sobrevivencia de la progenie no se vio afectada por el número de larvas por semilla, ya que en todos los tratamientos, los brúquidos tuvieron una sobrevivencia de alrededor del 70% (Tabla 9, Fig. 13C). Sin embargo, la proporción sexual difirió significativamente de una proporción 1:1, encontrándose un ligero sesgo hacia la producción de machos en los brúquidos provenientes de los grupos de 1 semilla (Tabla 9, Fig. 13D).

Además, se encontró que las hembras de menor talla corporal emergieron de las semillas disponibles en grupos de 1 semilla; su talla corporal aumentó conforme el número de semillas disponibles fue mayor (Tabla 9, Fig. 13E). Los machos de menor talla corporal salieron de semillas disponibles en grupos de 25 semillas, y su talla corporal fue mayor cuando se desarrollaron en grupos con menor número de semillas disponibles (1, 3, 7 y 15) (Tabla 9, Fig. 13F).

Tabla 9. Resultados de los análisis de varianza sobre el efecto del número de semillas disponibles de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* sobre el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*. n.s. = no existen diferencias significativas entre los tratamientos, \* = diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ).

variable	g.l.	F	P	significancia
No. de huevos/semilla	4	100.91	0.0001	*
T. de desarrollo	4	4.19	0.004	*
Sobrevivencia	4	1.45	0.225	n.s
Prop. Sexual	4	1.40	0.004	*
T. corporal hembras	4	3.20	0.014	*
T. corporal machos	4	3.31	0.012	*

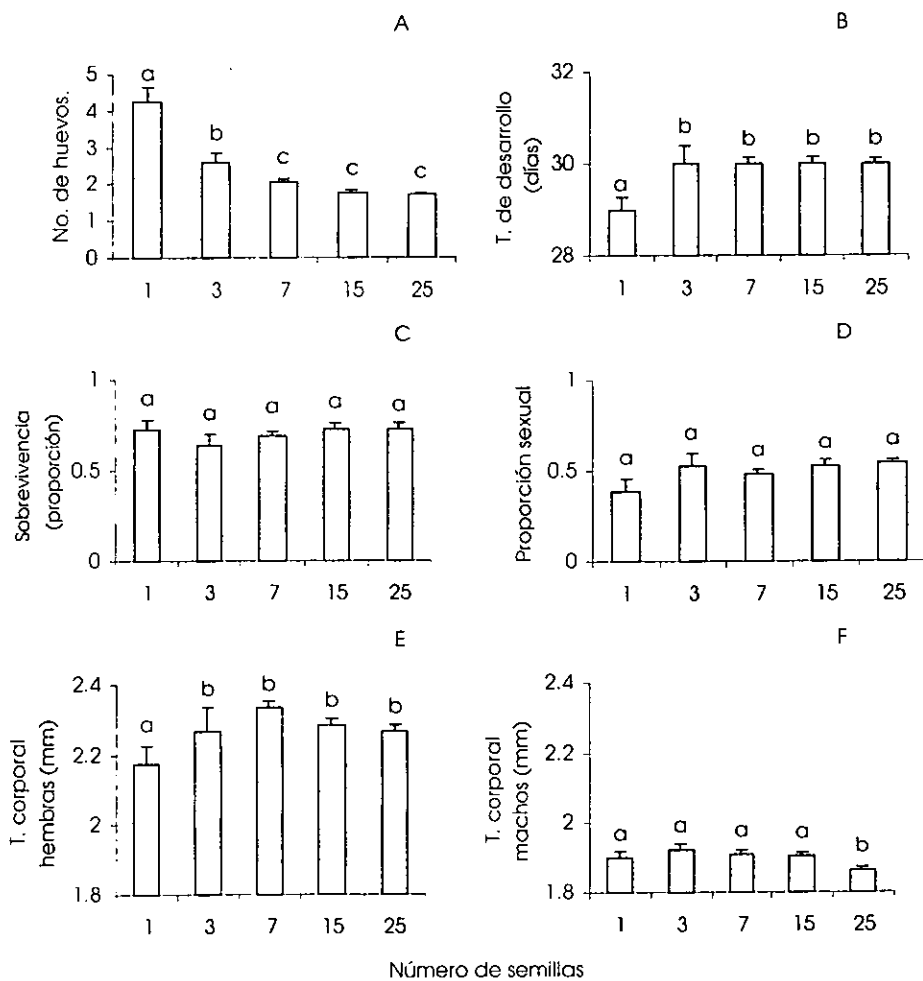


Figura 13. A) número promedio de huevos por semilla, B) tiempo de desarrollo, C) sobrevivencia, D) proporción sexual, E) talla corporal de las hembras y F) talla corporal de los machos de *Zabrotes subfasciatus* sobre diferente número de semillas disponibles de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus*. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

#### 4. Efecto de la testa de las semillas

##### Preferencia

Las hembras de *Z. subfasciatus* infestaron el 91% de las semillas disponibles cuando éstas tenían testa y el 77% de las semillas cuando se removió la testa de éstas. Además, las hembras pusieron 3.5 veces más huevos sobre semillas con testa ( $\bar{x} = 25.1$ ) que sobre semillas sin testa ( $\bar{x} = 7.2$ ).

En los experimentos para medir la preferencia se encontró que las hembras de *Z. subfasciatus* utilizaron el 76% de las semillas cuando éstas tenían testa, mientras que sólo infestaron el 10% de las semillas a las que se les había removido la testa. Además, se encontró que la testa influyó significativamente en la preferencia por sitios de oviposición ( $F_{(1, 18)} = 17.79$ ;  $P < 0.001$ ), ya que cuando se ofreció a las hembras semillas con testa y semillas sin testa, se encontró que éstas pusieron en total significativamente mayor número de huevos sobre semillas con testa ( $\bar{x} = 13.8$ ) que sobre semillas sin testa ( $\bar{x} = 0.7$ ) (Fig. 14).

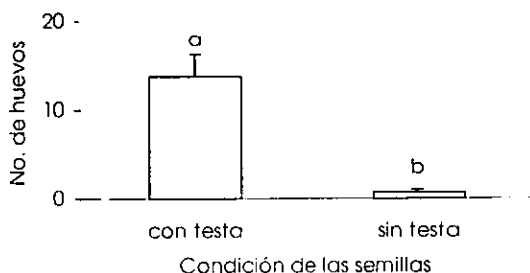


Figura 14. Número total de huevos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* con testa y sin testa. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ).



### Patrones de distribución

La testa de las semillas no influyó sobre la manera en que las hembras distribuyen los huevos. Tanto en semillas con testa como en semillas sin testa el patrón de distribución encontrado no difirió significativamente de un patrón aleatorio (Tabla 10).

Tabla 10. Patrones de oviposición de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* con testa y sin testa. El valor de *P* reportado corresponde a la comparación de las frecuencias observadas contra una distribución de Poisson. Valores de *P* < 0.05 indican que el patrón difiere del aleatorio (i.e. agregado: varianza/media > 1 o regular: varianza/ media < 1).

	varianza/media	$\chi^2$	g. l.	<i>P</i>	patrón
con testa	1.075	2.417	3	0.490	aleatorio
sin testa	4.04	0.703	1	0.401	aleatorio

### Desempeño

Los resultados mostraron que la presencia de testa tuvo un efecto significativo sobre algunos parámetros del desempeño. Se encontró que los brúquidos ovipositaron en promedio 1 huevo por semilla en semillas sin testa y 2.51 huevos por semilla en semillas con testa (Tabla 11, Fig. 15A).

El tiempo de desarrollo y la sobrevivencia también se vieron afectados por la presencia de la testa. Los brúquidos tardaron 5 días más en emerger cuando se desarrollan en semillas con testa (Tabla 11, Fig. 15B), pero su sobrevivencia fue mayor en estas semillas (82%) en comparación con semillas sin testa (61%) (Tabla 11, Fig. 15C). La proporción sexual no se vio afectada por la presencia de testa, ya que tanto en semillas con testa como en semillas sin testa, la proporción sexual no difirió significativamente de una proporción 1:1 (Tabla 11, Fig. 15D).

Con respecto a la talla corporal de la progenie, se encontró que para las hembras hubo un efecto de la presencia de testa en las semillas. Las hembras fueron significativamente más grandes cuando emergieron de semillas con testa que cuando emergieron de semillas sin testa (Tabla 11, Fig. 15E). Sin embargo, para los machos no se encontró un efecto de la testa, ya que la talla corporal de los machos que emergieron fue significativamente parecida en semillas con testa y semillas sin testa (Tabla 11, Fig. 15F).

Tabla 11. Resultados de los análisis de varianza sobre el efecto de la testa de semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* sobre el desempeño de *Zabrotes subfasciatus*. n.s. = no existen diferencias significativas entre los tratamientos, \* = diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

variable	g.l.	F	P	significancia
No. de huevos/ semilla	1	23.50	0.0001	*
T. de desarrollo	1	6.88	0.017	*
Sobrevivencia	1	9.60	0.006	*
Prop. Sexual	1	2.44	0.130	n.s
T. corporal hembras	1	6.81	0.012	*
T. corporal machos	1	2.59	0.114	n.s

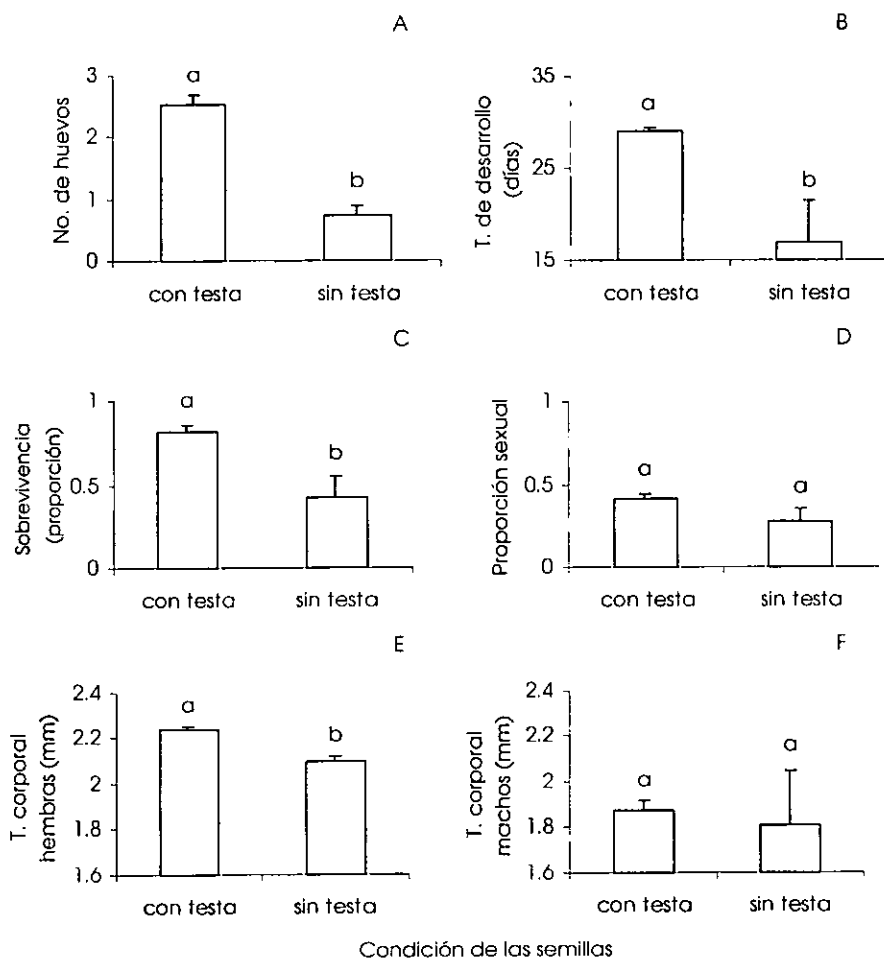


Figura 15. A) número promedio de huevos por semilla, B) tiempo de desarrollo, C) sobrevivencia, D) proporción sexual, E) talla corporal de las hembras y F) talla corporal de los machos de *Zabrotes subfasciatus* sobre semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* con testa y sin testa. Las líneas verticales representan el error estándar y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ).

## DISCUSIÓN

Las hembras de *Zabrotes subfasciatus* se enfrentan a una amplia variabilidad intraespecífica del hospedero, específicamente de las semillas, en el momento de elegir donde ovipositar. Varios autores mencionan que existe una influencia de dicha variación sobre la selección de sitios de oviposición y el desempeño de los brúquidos (Cardona y Posso, 1987; Ortega, 1987; Ofuya y Angele, 1989; Ramírez-Tenorio, 1991; Callejas, 1996). Así, el color, el tamaño, el número de semillas disponibles en el momento de la oviposición y la presencia de testa son sólo algunas de las características físicas de las semillas que determinan la selección (Thiery, 1982; Mitchell, 1983).

Los resultados encontrados en este trabajo, con respecto al efecto del color de las semillas de *Phaseolus vulgaris* variedad *mexicanus* sobre la preferencia de *Z. subfasciatus* en condiciones naturales, mostraron que las hembras ovipositaron indistintamente sobre semillas claras y semillas oscuras. Lo anterior puede explicarse tomando en cuenta la conducta de oviposición de las hembras, las cuales entran a la vaina a través de un corte localizado en el punta de la misma (Ramírez-Tenorio, 1991). Así, cuando éstas ovipositan, las vainas aún están cerradas, por lo tanto, no hay entrada de luz, y, una vez dentro de la vaina, las hembras no pueden distinguir el color de las semillas. Además, aun cuando éstas pudieran diferenciar los colores, dentro de una misma vaina el color de las semillas es constante, lo cual sugiere que las hembras se guían por otras características de las semillas (tamaño, testa, etc.) para elegir sitios de oviposición.

Además, se encontró que, en condiciones controladas, las hembras también ovipositan indistintamente sobre semillas claras y sobre semillas oscuras. Lo anterior además de ser semejante a lo encontrado en este mismo trabajo en condiciones naturales, coincide con lo reportado por Callejas (1996) para *Z. subfasciatus* sobre semillas claras de *P. c. darwinianus* y semillas oscuras de *P. c. coccineus* y *P. c. formosus*. Es decir, la variable color es una característica poco relevante para la elección de sitios de oviposición.

Otro argumento que confirma lo antes mencionado son los resultados de desempeño, ya que, se encontró que el color de las semillas no influyó sobre el desempeño de los brúquidos, lo cual sugiere que esta característica no está relacionada con la composición química y/o la calidad nutritiva de las semillas. A la fecha, no existe evidencia que muestre que una mejor calidad nutricional se relacione con algún color en específico. Sin embargo, es probable que exista algún factor de esta naturaleza que influye en la conducta de oviposición de las hembras. Por alguna razón que hasta ahora desconocemos y que no nos es posible explicar, en condiciones controladas, cuando se ofreció a las hembras semillas fuera de la vaina, éstas agregaron los huevos en semillas claras y los distribuyeron aleatoriamente en semillas oscuras; mientras que en condiciones naturales, cuando las semillas están dentro de la vaina, se encontró que el patrón de distribución espacial de los huevos fue regular en ambos colores de semilla.

Con respecto al tamaño de las semillas de *P. vulgaris* var. *mexicanus*, se encontró que esta característica influyó sobre la preferencia de *Z. subfasciatus*. Tanto en condiciones naturales como en condiciones controladas, las hembras pusieron mayor número de huevos en semillas grandes que en semillas chicas. Lo

anterior coincide con lo reportado para otras especies de brúquidos. Por ejemplo, se ha encontrado que las hembras de *Callosobruchus maculatus* y *Acanthoscelides obtectus* ponen significativamente mayor número de huevos sobre semillas grandes que sobre semillas chicas (Mitchell, 1975; Ortega, 1987; Ofuya y Angele, 1989). Algunos autores han sugerido que esto se debe a que las semillas grandes representan una mayor cantidad de recurso disponible, lo cual confiere una ventaja sobre la fecundidad de sus hijas (Johnson y Kistler, 1985; Cipollini y Stiles, 1991). Sin embargo, aun cuando se observó que el tamaño de las semillas juega un papel importante en la decisión que toman las hembras para elegir tanto el sitio de oviposición como el número de huevos por puesta, esta característica no influyó sobre el desempeño de los brúquidos. Los resultados encontrados mostraron que el desempeño de la progenie, estimado en términos de sobrevivencia y talla corporal de los hijos, no difirió significativamente entre semillas chicas y semillas grandes; contrario a lo reportado para *Callosobruchus maculatus* y *Acanthoscelides obtectus*; en los cuales se ha observado que cuando se desarrollan en semillas grandes, el tiempo de desarrollo es menor, el número de individuos que emergen es mayor y los individuos son de mayor talla corporal (Mitchell, 1975, Cipollini y Stiles, 1991; Callejas, 1996).

El hecho de no haber encontrado diferencias significativas en el desempeño de *Z. subfasciatus* sobre semillas de *P. vulgaris* de diferente tamaño puede ser consecuencia del número de huevos que las hembras ponen por semilla. Los resultados encontrados mostraron que las hembras ponen en promedio 1 huevo en semillas chicas y 3 huevos en semillas grandes, lo cual sugiere que, debido a las altas presiones de competencia intraespecífica en

semillas donde la densidad de huevos es más alta, las probabilidades de desarrollo de estas larvas se asemejen a aquéllas donde sólo hay 1 larva por semilla, reflejándose esto en un desempeño semejante tanto en semillas grandes como en semillas chicas.

Con respecto al efecto del número de semillas disponibles sobre la preferencia de *Z. subfasciatus*, se encontró que a medida que aumenta el número de semillas, el número de huevos que las hembras ponen también se incrementa; y que las hembras prefieren ovipositar en los grupos de 7, 15 y 25 semillas. Lo anterior es semejante a lo encontrado para *Z. subfasciatus* sobre tres subespecies de *P. coccineus* cuando se controla el número de semillas disponibles, las hembras prefieren ovipositar en grupos en los que el número de semillas es alto (Callejas, 1996); también coincide con lo reportado para otras especies de brúquidos como *Callosobruchus maculatus* y *Acanthoscelides obfectus*, cuyas hembras seleccionan al hospedero en función del número de semillas disponibles (Ortega, 1987; Ofuya y Angele, 1989).

Por otro lado, el desempeño de *Z. subfasciatus*, estimado en términos del tiempo de desarrollo, proporción sexual y talla corporal de las hembras, es mejor para los brúquidos desarrollados en los grupos con 3, 7, 15 y 25 semillas, es decir, grupos con mayor número de semillas representan una máxima adecuación de las hembras. Por ejemplo, los resultados mostraron que el número promedio de huevos por semilla cambió en función del número de semillas disponibles; es decir, las hembras pusieron 2 huevos por semilla en grupos de 7, 15 y 25 semillas; mientras que, cuando la cantidad de semillas disponibles fue limitada (1 y 3), el número de huevos que las hembras pusieron fue mayor (4 y 3 huevos por semilla,

respectivamente). Lo anterior coincide con lo reportado para algunas especies de brúquidos, los cuales distribuyen sus huevos en todas las semillas disponibles antes de saturarlas (Mbata, 1992), lo que se interpreta como una estrategia para asegurar la cantidad de alimento para el desarrollo de la progenie (Ortega, 1987); de tal manera que, las hembras tratan de reducir los niveles de competencia entre las larvas, asegurando una alta sobrevivencia, así como una producción de hijos de mayor talla corporal y con una mayor fecundidad (Ofuya y Angele, 1989).

Sin embargo, con respecto al tiempo de desarrollo, se encontró que las larvas de los grupos de 1 semilla se desarrollan en menor tiempo en comparación con las larvas de los demás grupos, lo cual se atribuye a la variación en los niveles de competencia intraespecífica, debida al número promedio de huevos por semilla, en los diferentes grupos. Es decir, al haber mayor número de larvas por semilla en los grupos con 1 semilla, las larvas se enfrentan a mayores presiones de competencia, lo que se refleja en un menor tiempo de desarrollo. Sin embargo, aun cuando algunas larvas se desarrollan en menor tiempo, esto no afecta la sobrevivencia de la progenie, ya que, el número de individuos emergidos de los grupos de 1 y 3 semillas no difirió significativamente de aquéllos emergidos de los demás grupos.

En este sentido, vale la pena considerar los resultados encontrados con respecto a la talla corporal de la progenie, las hembras más grandes emergen de los grupos de 3, 7, 15 y 25 semillas; mientras que los machos de mayor talla corporal provienen de los grupos con 1, 3, 7 y 15 semillas. Lo anterior sugiere la presencia de un factor asociado a las presiones de selección. Por ejemplo, en el



caso de los grupos de 7 semillas, donde las presiones de competencia intraespecífica son menores debido a que el número de larvas por semilla es menor (2 larvas) y la cantidad de recurso aprovechable es mayor, es de esperarse que la selección opere de tal forma que la producción de hembras se vea favorecida, ya que las hembras representan el sexo más caro (en términos de la cantidad de alimento que necesitan para desarrollarse) y, además su sobrevivencia, fecundidad y longevidad están correlacionadas con su talla corporal.

Por otro lado, en los grupos de 25 semillas, donde la competencia intraespecífica no es tan alta (2 larvas por semilla) como en los grupos de 1 y 3 semillas (4 y 3 larvas por semilla, respectivamente), y por consiguiente, la cantidad de alimento está mejor distribuida, se esperaría que la talla corporal de los machos emergidos fuera significativamente mayor en comparación con los emergidos de los demás grupos de semillas. Sin embargo, se encontró que los machos que emergieron son significativamente más pequeños comparados con los emergidos de los grupos de 1, 3, 7 y 15 semillas. Es decir que, en términos de adecuación, es más conveniente producir pocos hijos de talla corporal pequeña que no dejar descendencia. En este caso, la opción de producir machos podría atribuirse a que éste se considera el sexo más barato, además, machos pequeños tienen las mismas oportunidades de reproducirse que machos grandes. Lo anterior ha sido demostrado para otras especies tanto de insectos (Parella, 1983) como de brúquidos (Ofuya y Angele, 1989), sugiriendo que la selección actúa más fuertemente sobre la talla corporal de las hijas que de los hijos.

Con respecto al efecto del número de semillas disponibles sobre el patrón de distribución espacial de los huevos, se encontró que las hembras de *Z. subfasciatus* agregaron los huevos en los grupos de 3 semillas y los distribuyeron aleatoriamente en los grupos de 7, 15 y 25 semillas. Lo anterior se interpreta en el mismo sentido que lo reportado para otras especies de brúquidos, los cuales distribuyen sus huevos en todas las semillas disponibles antes de saturarlas (Mbata, 1992); es decir, ponen muchos huevos por semilla cuando la cantidad de semillas es limitada; mientras que cuando hay muchas semillas, ponen sólo un huevo por semilla. De esta forma, las hembras aseguran que haya alimento suficiente para el desarrollo de su progenie (Callejas, 1996; Siemens y Johnson, 1996).

Por otro lado, en los grupos de 1 semilla, donde se esperaría que las hembras agregaran los huevos debido a que la cantidad de semillas disponibles es limitada, se encontró que las hembras distribuyeron los huevos de manera regular. Lo anterior puede atribuirse a que probablemente el grupo de 1 semilla fue el último en ser visitado por las hembras, ya que éstas ovipositaron preferentemente en los grupos con mayor número de semillas disponibles (7, 15 y 25), siendo éstas últimas sobre las que pusieron la mayor cantidad de huevos. Por lo tanto, es probable que la carga de huevos de las hembras cuando éstas llegaron a los grupos de 1 semilla haya disminuido, lo cual se traduce en una menor cantidad de huevos puestos y en una distribución regular de éstos.

Aun cuando el grosor de la testa en las semillas de la población de *P. vulgaris* var. *mexicanus* de Malinalco aparentemente es constante, aunque no existen datos que lo comprueben, y en condiciones naturales no se encuentran semillas sin testa, decidimos manipular la presencia de testa con el fin de evaluar

el papel de ésta tanto en la selección de sitios de oviposición, como en el patrón de distribución espacial de los huevos y el desempeño de *Z. subfasciatus*. Lo anterior debido a que se sabe que la testa de las semillas juega un papel importante, ya que evita la desecación y confiere protección contra patógenos e insectos, entre los cuales se incluye a *Z. subfasciatus* (Carreras, 1960; Janzen, 1971, 1973; Thiery, 1982; Villaseñor y Vera, 1992).

Los resultados encontrados en este trabajo mostraron que las hembras pusieron mayor número de huevos sobre semillas con testa que sobre semillas sin testa, lo cual es semejante a lo reportado por Gokhale y Srivastava (1973), quienes encontraron que el número de huevos puestos por las hembras de *Callosobruchus maculatus* disminuyó al eliminar la testa de las semillas. Además, se encontró que el desempeño de la progenie fue mejor sobre semillas con testa, en comparación con el de la progenie desarrollada en las semillas sin testa. Se sabe que existen varios factores, como señales químicas presentes en la testa, que atraen a las hembras (Gokhale y Srivastava, 1973; Nwanze y Horber, 1976) y que influyen en la decisión de éstas por el sitio de oviposición. Por otro lado, las hembras de *Z. subfasciatus* han estado en contacto con las semillas de *P. vulgaris* silvestre por generaciones, sin haberse enfrentado a una semilla sin testa anteriormente, lo cual también explica una mayor oviposición sobre un recurso conocido más que sobre uno desconocido.

En este sentido, es probable que un factor que influyó en la decisión de las hembras fue lo que algunos autores han propuesto como efectos maternos (Mousseau y Dingle, 1991). Los efectos maternos han sido interpretados como un caso especial de variación, frecuentemente adaptativa, en la cual los genotipos

exhiben historias de vida variables en respuesta a las señales ambientales en las que se desarrollan. Por ejemplo, se encontró que cuando el brúquido *Stator limbatus* se desarrolló sobre un hospedero diferente a aquel en el que se desarrolló su madre, la sobrevivencia de la progenie se redujo y el tiempo de desarrollo se incrementó (Fox *et al.*, 1995).

Además, los resultados encontrados mostraron que tanto el tiempo de desarrollo como la sobrevivencia de la progenie y la falla corporal de las hembras fueron mayores sobre semillas con testa, es decir, sobre el recurso conocido. Por lo tanto, aun cuando en ocasiones la testa representa una barrera física que impide la entrada de las larvas (Carreras, 1960; Janzen, 1971, 1973; Thiery, 1982; Villaseñor y Vera, 1992), los brúquidos se han adaptado morfológicamente a la presencia de ésta, a tal grado que les es más favorable desarrollarse sobre semillas con testa.

La testa también puede considerarse como un factor de protección tanto a la desecación como a la salida anticipada de las larvas, lo cual se refleja en una mayor sobrevivencia. Es decir, aun cuando es de esperarse que exista una mayor presión de competencia intraespecífica en semillas con testa, debida a un mayor número de huevos por semilla (2 huevos), la mortalidad de las larvas desarrolladas en semillas sin testa fue mayor. Lo anterior se atribuye a que, al no existir una testa que funcione como barrera, las larvas salen de la semilla antes de haber completado su desarrollo, y mueren por inanición o deshidratación.

Con respecto a la distribución espacial de los huevos sobre semillas con testa y semillas sin testa, se encontró que en ambos casos el patrón de distribución espacial fue aleatorio, lo cual sugiere que la testa no es una característica que

influyó sobre el patrón de distribución espacial de los huevos. El hecho de haber manipulado experimentalmente la presencia de testa en las semillas no modificó el tamaño de éstas, es decir, el tamaño de las semillas ofrecidas a los brúquidos fue constante, por lo que la superficie de oviposición fue igual tanto en semillas con testa como en semillas sin testa.

Los resultados encontrados en este trabajo, además de responder a las interrogantes que se habían planteado, arrojaron varios resultados interesantes. Por ejemplo, se encontró que, independientemente del color, del tamaño y del número de semillas por vaina (de 3 a 11), en condiciones naturales las hembras pusieron en promedio 2 huevos por semilla, y que, el patrón de distribución espacial de los huevos fue regular. Es decir, en condiciones naturales, los brúquidos no saturan las semillas de huevos ni agregan éstos en unas cuantas semillas, lo cual asegura un mejor desempeño de su progenie, y, por lo tanto, el éxito de la especie. Lo anterior explica el hecho de que *Z. subfasciatus* esté catalogado como una plaga primaria tanto en el campo como en los sitios de almacenamiento (Leroi *et al.*, 1990), ya que ataca tanto semillas presentes sobre las plantas como semillas cosechadas. En este sentido, Loya (1977) menciona que *Z. subfasciatus* representa un grave problema en virtud de su amplia distribución y su gran abundancia, lo cual se entiende dadas las estrategias de oviposición que favorecen la adecuación de las hembras, como seleccionar semillas grandes, distribuir los huevos de manera regular y evitar saturar de huevos las semillas.

Otro resultado interesante que vale la pena resaltar es el encontrado en el efecto del número de semillas disponibles y la presencia de testa sobre el desempeño de *Z. subfasciatus*, específicamente con respecto a la talla corporal

de la progenie en relación con el tiempo de desarrollo. Aun cuando se ha propuesto que el invertir largo tiempo en el desarrollo larvario resulta desventajoso para los brúquidos, ya que, se reduce la progenie total del individuo, mediante la reducción del número de generaciones por año, y se producen hijos pequeños, teniendo como consecuencia una disminución en la fecundidad (Ofuya y Angele, 1989); los resultados encontrados en este trabajo mostraron que la progenie de mayor talla corporal emergió de semillas en las que las larvas invirtieron mayor tiempo de desarrollo (Fig. 13 y 15). Lo anterior sugiere que las larvas que tardan más tiempo en emerger invierten más tiempo alimentándose, y, por lo tanto, adquieren mayor cantidad de nutrientes, reflejándose en la talla corporal de los adultos.

Por último, cabe señalar que la preferencia y el desempeño son procesos que muchas veces son independientes, es decir, una mayor preferencia no necesariamente indica un mejor desempeño. La proporción de trabajos en los que no se ha encontrado una buena correlación entre preferencia y desempeño (Courtney, 1981; Thompson, 1988; Fox y Eisenbach, 1992), es mayor con respecto a aquéllos en los que sí se demostró dicha relación (Singer, 1972, 1982; Rausher, 1982; Via, 1986). Sin embargo, los resultados encontrados en este trabajo mostraron que en 3 de las características evaluadas (color, número de semillas disponibles y testa), la relación entre preferencia y desempeño fue positiva. Es decir, en las semillas cuya característica favoreció la preferencia de las hembras, también se registró un mejor desempeño de la progenie. En este sentido, Callejas (1996) señala que las presiones de selección juegan un papel importante tanto en la decisión que toman las hembras para elegir el sitio de oviposición, como para

beneficiar ciertas características de las semillas favorables al desempeño de su progenie. De esta manera, la selección lleva a una hembra a elegir la semilla adecuada en donde la sobrevivencia de su progenie sea más alta.

En resumen, el presente trabajo contribuye al conocimiento de algunos factores, específicamente referidos a características físicas del hospedero, como son el color, el tamaño, el número de semillas disponibles y la presencia de testa de las semillas de *P. vulgaris* var. *mexicanus*, involucrados en la conducta de oviposición de las hembras de *Z. subfasciatus*, entendida esta última como la preferencia y el patrón de distribución espacial de los huevos, así como el desempeño de su progenie. Además, encontramos que lo revelado por los experimentos en condiciones controladas fue muy semejante a lo encontrado en condiciones naturales. De tal manera que, para el sistema estudiado - *P. vulgaris* var. *mexicanus* / *Z. subfasciatus* - los experimentos realizados bajo condiciones controladas bien pueden extrapolarse a condiciones naturales, contribuyendo así a entender lo que ocurre en el campo.

En este sentido, se puede concluir que: 1) el color de las semillas es una característica que no influye sobre la preferencia de las hembras de *Z. subfasciatus* por sitios de oviposición; 2) el tamaño de las semillas influye sobre la preferencia de las hembras pero no sobre el desempeño de su progenie; 3) el número de semillas disponibles en el momento de la oviposición es una característica importante que influye tanto en la preferencia de las hembras como en el patrón de distribución espacial de los huevos; y 4) la testa de las semillas juega un papel importante tanto en la preferencia de las hembras como en el desempeño de su progenie.

Si bien con el presente trabajo se pudieron responder las preguntas planteadas con respecto a la influencia del color, el tamaño, el número de semillas disponibles y la presencia de testa de las semillas de *P. vulgaris* variedad *mexicanus* sobre la preferencia, el patrón de distribución espacial de los huevos y el desempeño de *Z. subfasciatus*, mostrando que tanto el tamaño como el número de semillas disponibles y la presencia de testa juegan un papel importante en la conducta de oviposición de los brúquidos; a lo largo del trabajo surgieron otras preguntas que podrían ser planteadas para la realización de trabajos futuros. Uno de los temas en los que valdría la pena profundizar es el referido a la composición química y nutritiva tanto de las semillas como de la testa de las mismas; esto, con el fin de conocer cómo dichas características influyen en la conducta de oviposición y en el desempeño de los brúquidos; así como conocer las diferencias químicas o nutritivas que existen entre las semillas debidas a su color, y cómo éstas influirían sobre la manera en que las hembras distribuyen sus huevos.

Además, se plantea ampliar las investigaciones considerando el papel de las vainas sobre la conducta de oviposición de los brúquidos, con el fin de conocer si ésta es una característica del hospedero que influya sobre el proceso de selección de las hembras. En este sentido, cabe resaltar que las características físico-químicas de las vainas podrían servir como un indicador para las hembras sobre la presencia de semillas maduras sobre las cuales pueden ovipositar. Asimismo, sería interesante conocer la influencia del tamaño y la densidad de plantas hospederas en la población sobre el proceso de selección de los brúquidos. Quizá, la presencia de pocas plantas sea poco o nada atractivo para



estos insectos, mientras que manchones con alta densidad de plantas podrían interpretarse como una mayor cantidad de recurso disponible que asegure tanto su reproducción como el desarrollo de su progenie; lo anterior representaría una fuente de estímulos adicionales que influyan en la atracción de estos insectos.

Por otro lado, se propone profundizar en la relación que existe entre la preferencia de las hembras por determinados sitios de oviposición y el desempeño de su progenie sobre éstos, ya que se ha visto que existe una influencia tanto de la genética del insecto como del ambiente en el que éste se desarrolla sobre la variación en la preferencia y el desempeño de los brúquidos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baldi, P. y F. Salamini. 1973. Variability of essential amino acid content in seeds of 22 *Phaseolus* species. **Theoretical and Applied Genetics** 43: 75-78.
- Bastidas, R., C. F. Sánchez y G. Bravo. 1973. Resistencia de cinco variedades de frijol almacenado al ataque del gorgojo mayor (*Acanthoscelides obtectus* Say). **Fitotecnia Latinoamericana** 9: 36-39.
- Beck, S. D. 1965. Resistance of plants to insects. **Annual Review of Entomology** 10: 207-225.
- Bernays, E. A. y R. P. Wrubel. 1985. Learning by grasshoppers: association of colour/light intensity with food. **Physiological Entomology** 10: 359-369.
- Bernays, E. A. y R. F. Chapman. 1994. **Host-plant Selection by Phytophagous Insects**. Chapman & Hall. USA. 312 pp.
- Biermont, J. C. y A. Bonet. 1981. The bean weevil populations from the *Acanthoscelides obtectus* Say group living on wild or subsponaneous *Phaseolus vulgaris* L., *Phaseolus coccineus* L., and *Phaseolus vulgaris* cultivated in the Tepoztlán region, State of Morelos, Mexico. En: Labeyrie, V. (ed.), **Series Entomologica** 19. The Hague. Netherlands. 23-41 p.
- Brücher, A. 1988. A description of wild *Phaseolus vulgaris* in South America. En: Gepts, P. (ed.), **Genetic Resources of Phaseolus beans**. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 185-214 p.
- Callejas, A. 1996. **Variación en la conducta y parámetros de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) sobre tres subespecies de**

- Phaseolus coccineus*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 74 pp.
- Campbell, C. A. 1991. Response of *Phorodon humuli* to yellow and to green hop foliar colours. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 60: 95-99.
- Cardona, C. y E. Posso. 1987. Resistencia de variedades de frijol a los gorgojos de granos almacenados. *Centro Internacional de Agricultura Tropical* 9: 1-4.
- Carreras, 1960. **Evaluación del daño ocasionado por el gorgojo pinto *Spermophagus pectoralis* Say, a diez variedades de frijol**. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México, 52 pp.
- Cartin, L. 1979. **Influencia del cultivar y del tiempo de almacenamiento del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) sobre el ataque de *Acanthoscelides obtectus* (Say) y *Zabrotes subfasciatus* (Boh) (Coleoptera: Bruquidae)**. Tesis de Ingeniería Agrícola. Escuela de Fitotecnía, UCR, Costa Rica. 80 pp.
- Center, T. y C. Johnson. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology* 55: 1096-1103.
- Cipollini, M. L. y E. Stiles. 1991. Seed predation by bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos* 60: 205-214.
- Courtney, S. P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. *Anthocharis cardamines*. Survival development and oviposition on different host plants. *Oecologia* 51: 101-107.
- Courtney, S. P., G. K. Chen y A. Gardner. 1989. A general model for individual host selection. *Oikos* 55: 55-65.

- Crawley, M. L. 1983. **Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions.** Studies in Ecology. Blackwell Scientific Publications. Londres. 437 pp.
- Crawley, M. L. 1993. **GLIM for Ecologist.** Blackwell Scientific Publications. Oxford. 378 pp.
- Credland, P. F. y J. Dendy. 1992. Comparison of seed consumption and the practical use of insect weight in determining effects of host seed in the mexican weevil *Zabrotes subfasciatus* (Boh). **Journal of Stored Products Research** 28: 225-234.
- Delgado-Salinas, A., A. Bonet y P. Gepts. 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. En: Gepts, P. (ed.). **Genetic Resources, of Phaseolus beans.** Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 163-184 p.
- Den Otter, C. J., M. Beham y F. W. Maes. 1980. Single-cell responses in female *Pieris brassicae* (Lepitodptera: Pieridae) to plant volatiles and coespecific egg odours. **Journal of Insect Physiology** 26: 465-472.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. **Recent Advances in Phytochemistry** 10: 1-40.
- Fox, L. R. y J. Eisenbach. 1992. Contrary choices: possible exploitation of enemy-free space by herbivorous insects in cultivated vs wild crucifers. **Oecologia** 89: 574-579.
- Fox, W. Ch. y M. Tarta. 1994. Oviposition substrate effects adult mortality, independent of reproduction, in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. **Ecological Entomology** 19: 108-110.
- Fox, W. Ch., K. J. Waddell y T. Mousseau. 1995. Parental host effects offspring life histories in a seed beetle. **Ecology** 76: 402-411.

- Futuyma, D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En: Futuyma, D. J. y M. Slatking (eds.). **Coevolution**. Sinaver Suderland. Massachusetts, USA. 207-231 p.
- Futuyma, D. J., R. Cort y I. V. Noordwijky. 1984. Adaptation to host plants in the fall cankerworm (*Alsophila pometaria*) and its bearing on the evolution of host affiliation in phytophagous insects. **American Naturalist** **123**: 287-296.
- Gepts, P. 1990. Biochemical evidence bearing on domestication of *Phaseolus*. (Fabaceae) beans. **Economic Botany** **44**: 28-38.
- Gokhale, V. G. y B. K. Srivastava. 1973. French bean seed coats as an ovipositional attractant for the pulse beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). **Journal of Stored Products Research** **24**: 157-164.
- 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.
- Howard, F. y G. Galvez. 1980. **Problemas de producción del frijol**. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 393-395 pp.
- Huffaker, C. B., D. L. Dahisten, D. H. Janzen y G. G. Kennedy. 1984. Insect influences in the regulation of plant populations and communities. Cap. 22. En: Huffaker, C. B. y R. L. Rabb (eds.). **Ecological Entomology**. Wiley. Nueva York, USA. 658-696 p.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** **2**: 465-492.
- Janzen, D. H. 1973. Host plants as islands: II. Competition in evolutionary and contemporary time. **American Naturalist** **107**: 786-790.

- Johnson, C. D. 1981. Relations of *Acanthoscelides obtectus* with their plants hosts. En: Labeyrie, V. (ed.). **The Ecology of bruchids attacking legumes**. The Hague, Netherlands. 174-206 p.
- Johnson, C. D. y R. A.-Kistler. 1985. Nutritional ecology of bruchid beetles. En: Slansky, J. R. y J. D. Rodríguez (eds.). **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates**. John Wiley & Sons. Nueva York, USA. 259-282 p.
- Jones, R. E. 1991. Host location and oviposition on plants. En: Bailey, W. J. y J. Ridsdill-Smith (eds.). **Reproductive Behaviour of Insects**. Chapman & Hall. Great Britain. 108-138 p.
- Larson, A. y K. C. Fisher. 1938. The bean weevil and the southern cowpea weevil in California. USDA. **Technical Bulletin 593**: 66 p.
- Leroi, B., A. Bonet, B. Pichard y J. C. Belmont. 1990. Relaciones entre Bruchidae (Coleoptera) y poblaciones silvestres de *Phaseolus* (Leguminosae: Phaseolinae) en el Norte de Morelos, México. **Acta Zoológica Mexicana 42**: 1-28.
- Lindblad, L. 1986. **Almacenamiento del grano**. Ed. Concepto, México, D. F., México. 151 pp.
- Loya, R. 1977. **Efectos de los rayos gamma sobre *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera: Bruchidae) y algunas observaciones sobre su comportamiento biológico**. Tesis de Licenciatura. Departamento de Parasitología Agrícola. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, México. 40 pp.

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**

- Marín, J. A. 1980. **Estimación de la preferencia del gorgojo mexicano del frijol *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera: Bruchidae) en ocho variedades de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)**. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas, UAEM, México. 55 pp.
- Mbata, N. G. 1992. Eggs distribution on seeds by *Callosobruchus subinnotatus* (Pic.) (Coleoptera: Bruchidae). **Journal of Stored Products Research** **28**: 301-305.
- Menéndez, A. y L. R. McGregor. 1983. Resistencia de algunas variedades de frijol (*Phaseolus vulgaris*) al ataque del gorgojo *Acanthoscelides obtectus* (Say) y *Zabrotes subfasciatus* (Boh) Insecta: Coleoptera: Bruchidae. **Resúmenes del XVIII Congreso Nacional de Entomología**. Chiapas, México. 74-76 p.
- Metcalf, C. y W. Flint. 1984. **Insectos destructivos e insectos útiles**. Compañía Editorial Continental. México, D. F. México. 1062-1066 pp.
- Miller, J.R. y K. L. Stickler. 1984. Finding and accepting host plants.. En: Belland, W. J. y R. T. Carde (eds.). **Chemical Ecology of Insects**. Chapman & Hall. London. 127-157 p.
- Miranda-Colín, S. 1967. Origen de *Phaseolus vulgaris* L. (frijol común). **Agrociencia** **1**: 99-109.
- Mitchell, R. 1975. The evolution of oviposition tactics in bean weevil *Callosobruchus maculatus*. **Ecology** **56**. 696-702.
- Mitchell, R. 1983. Effects of host-plant variability on the fitness of sedentary herbivorous insects. En: Denno, R. F. y M. S. McClure (eds.). **Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems**. Academic Press. Londres. Nueva York. 343-368 p.

- Monge, J. 1983. Comportement de ponte de la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* (Say) sur substrat artificiel imprégné d' extrait de la plante hôte (*Phaseolus vulgaris* L.) **Biology of Behaviour** 8: 205-213.
- Moreno-Martínez, E. 1996. **Análisis físico y biológico de semillas agrícolas**. UNAM. México. 601-604 pp.
- Mousseau, T. A. y H. Dingle. 1991. Maternal effects in insect life histories. **Annual Review of Entomology** 36: 511-534.
- Nwanze, K. y E. Horber. 1976. Seed coats of cowpeas affect oviposition and larval development of *Callosobruchus maculatus*. **Environmental Entomology** 5: 213-218.
- Ofuya, T. y S. Angele. 1989. Ability of oviposition *Callosobruchus maculatus* females to discriminate between seeds bearing their own eggs and those bearing eggs of other females. **Ecological Entomology** 14: 243-46.
- Ortega, L. 1987. **Tasas de sobrevivencia y reproducción de *Acanthoscelides obtectus* en diferentes variedades de frijol *Phaseolus vulgaris***. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México. 126 pp.
- Painter, R. 1958. Resistance of plants to insects. **Annual Review of Entomology** 3: 267-285.
- Parella, M. 1983. Intraespecific competition among larvae of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae): Effects on colony production. **Environmental Entomology** 12: 1412-1414.
- Pfaffenberger, G. D. y C. Johnson. 1976. Biosystematics of the first-stage larvae of some North American Bruchidae (Coleoptera). **Technical Bulletin of the United States Department of Agriculture** 1525.



- Prokopy, R. J. 1968. Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): orchard studies. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 11: 403-422.
- Prokopy, R. J., A. Averill, S. S. Cooley y B. Roitberg. 1982. Associative learning in egg-laying site by apple maggot flies. **Science** 218: 76-77.
- Ramírez-Tenorio, E. R. 1991. **Tablas de vida y fertilidad del gorgojo *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera: Bruchidae) en cinco materiales de frijol *Phaseolus vulgaris* L.** Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México. 61 pp.
- Rausher, M. D. 1982. Population differentiation in *Euphydryas editha* butterflies: Larval adaptation to different hosts. **Evolution** 36: 581-590.
- Rausher, M. D. 1985. Variability for host preferences in insect populations: mechanistic and evolutionary models. **Journal of Insect Physiology** 31: 873-889.
- Rego, A., A. Rodríguez, L. Oliveira, L. Veiga y L. Santana. 1987. Influencia da radiacao gama de 60 Co em relacao a *Zabrotes subfasciatus* (Boheman, 1833) (Coleoptera: Bruchidae) e fijo *Phaseolus vulgaris* (L.). **Anais da Sociedade de Entomologica do Brasil** 16: 19-36.
- Renwick, J. A., C. D. Radke, K. Sachdev-Gupta y E. Städler. 1992. Leaf surface chemicals stimulating oviposition by *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) on cabbage. **Chemoecology** 3: 33-38.
- Rhoades, D. F. y R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. **Recent Advances in Phytochemistry** 19: 168-213.

- Ríos, L. 1998. Efecto de la variabilidad intraespecífica en *Phaseolus coccineus* sobre el desempeño y elección de hospedero del parasitoide *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera: Braconidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 77 pp.
- Rosenthal, G. A. 1983. Biochemical adaptation of bruchid beetle *Caryedes brasiliensis* to L-canavanine, a higher plant allelochemical. **Journal of Chemical Ecology** 9: 219-220.
- Roy, D. H. y R. Bhat. 1975. Variation in neurotoxin, trypsin inhibitors and susceptibility to insect attack in varieties of *Lathyrus sativus* seeds. **Environmental Physiology Biochemistry** 5: 172-177.
- Saxena, K. N. y P. Khattar. 1977. Orientation of *Papilio demoleus* larvae in relation to size, distance, and combination pattern of visual stimuli. **Journal of Insect Physiology** 23: 1421-1428.
- Schoonhoven, V. A. y C. Cardona. 1980. Insectos y otras plagas del frijol en América Latina. En: Schwartz, H. y E. Galvez (eds.). **Problemas de producción del frijol, enfermedades, insectos, limitaciones edáficas y climatológicas de *Phaseolus vulgaris***. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 363-412 p.
- Shade, R., R. Pratt y M. Omeroy. 1987. Development and mortality of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae) on mature seeds of tepary beans *Phaseolus vulgaris*. **Environmental Entomology** 16: 1067-1070.

- Siemens, D. H. y C. D. Johnson. 1996. Bruchid oviposition patterns beneath guanacaste trees (Mimosaceae) in Venezuela: Probable consequences of extinct seed dispersers. **Biotropica** **28**: 96-104.
- Singer, M. C. 1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. **Science** **176**: 75-77.
- Singer, M. C. 1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly *Euphydryas editha*. **Oecologia** **52**: 224-229.
- Singer, M. C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution** **37**: 389-403.
- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. En: Miller, J. R. y T. A. Miller (eds.). **Insect-Plant Interactions**. Springer-Verlag. Nueva York, USA. 65-94 p.
- Singer, M. C., D. Ng y C. D. Thomas. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. **Evolution** **42**: 977-985.
- Slama, K. 1979. Insect hormones and antihormones in plants. En: Rosethal, A. y D. H. Janzen (eds.). **Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites**. Academic Press. Nueva York, USA. 683-706 p.
- Southgate, J. B. 1979. Biology of the bruchidae. **Annual Review of Entomology** **24**: 449-473.
- Stamopoulos, D. y J. Huignard. 1980. The influence of different parts of haricot beans (*Phaseolus vulgaris*) on the development of the larvae of

- Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae). **Entomologia Experimentalis et Applicata** 28: 38-46.
- Thiery, D. 1982. Consequences of stress on neonate larvae of *Acanthoscelides obtectus* on penetration frequency in stored *Phaseolus vulgaris* seeds. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 32: 195-197.
- Thiery, D. 1984. Hardness of some fabaceous seed coats in relation to larval penetration by *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae). **Journal of Stored Products Research** 20: 177-181.
- Thompson, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 47: 3-14.
- Traynier, R. M. 1986. Visual learning in assays of sirgin solution as an oviposition releaser for the cabbage butterfly *Pieris rapae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 40: 25-33.
- Via, S. 1986. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. **Evolution** 40: 778-785.
- Villaseñor, J. A. y J. Vera. 1992. La testa del frijol como defensa contra *Zabrotes subfasciatus*. **Agrociencia** 3: 40-49.
- Wasserman, S. S. y D. J. Futuyma. 1981. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae). **Evolution** 35: 605-617.
- Weder, J. K. P. 1981. Protease inhibitors in the leguminosae. En: Polhill, P. y P. Raven (eds.). **Advances in Legume Systematic**. Royal Botanical Garden, Kew, U. K. 533-560 p.

- Wightman, J. A. 1978. The ecology of *Callosobruchus analis* (Coleoptera: Bruchidae): morphometrics and energetics of the immature stages. **Journal of Animal Ecology** **47**: 117-129.
- Wilkund, C. 1981. Generalist vs. specialist oviposition behaviour in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. **Oikos** **36**: 163-170.
- Zar, J. H. 1974. **Biostatistica Analysis**. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey, USA. 718 pp.