



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**VARIACIÓN EN ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS Y DE
HISTORIA DE VIDA DEL INSECTO PLAGA *Zabrotes
subfasciatus*, FRENTE A CONDICIONES DE CAMBIO
CLIMÁTICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A

XAVIER JONNATHAN SÁNCHEZ RIVERO

DIRECTOR DE TESIS

DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

**LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO,
2018**





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.

*“...Hay que luchar por los que no luchan,
Llorar por los que no lloran...Hay que vivir la vida sembrando amores,
Con la vista y el alma siempre en la altura...”
El sembrador, M.R. Blanco Belmonte.*

*¿la vida, cuándo fue de veras nuestra?,
¿cuando somos de veras lo que somos?...
¿los otros todos que nosotros somos?,
soy otro cuando soy, los actos míos
son más míos si son también de todos...
Piedra de sol, Octavio Paz*

ÍNDICE

RESUMEN	4
AGRADECIMIENTOS	5
INTRODUCCIÓN	6
ANTECEDENTES	12
JUSTIFICACIÓN	14
OBJETIVOS	15
HIPÓTESIS	16
MÉTODOS	17
RESULTADOS	20
DISCUSIÓN	26
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	32
REFERENCIAS	33

RESUMEN

La teoría de historias de vida intenta explicar el origen y diversidad de las trayectorias de vida de las especies. El cambio climático puede modificar de manera importante las historias de vida de las especies. El insecto plaga *Zabrotes subfasciatus* es un buen modelo para estudiar como el cambio climático afecta atributos asociados a adecuación. En este estudio, probamos el efecto del incremento en temperatura y concentración de CO₂ vs condiciones actuales en atributos como fecundidad, viabilidad, biomasa, tamaño y contenido lipídico de adultos *Z. subfasciatus*. Encontramos que la fecundidad se ve afectada de forma positiva y directa, que la viabilidad decrece y que tamaño y peso no muestran cambios ante condiciones de cambio climático. Con esto mostramos que la fecundidad encontrada es resultado de un cambio en la tasa de crecimiento, y que este mismo explica la ausencia de cambios en tamaño y peso. La viabilidad es un resultado esperado de cambios en la conducta reproductiva, al asumir costos reproductivos ante el ambiente estresante.

AGRADECIMIENTOS

Siempre hay a quien agradecer, puesto que pocas cosas en la vida (o nada) pasan en solitario realmente.

Debo agradecer a mis padres (Juana y Xavier), gran parte de la persona que soy ahora se lo debo a ellos. Gracias por mi vida, por el amor incondicional, por tanto, por todo.

A Susana y Darío. Ella, la compañera que elegí para la vida, quien me ayuda aunque a veces no quiera, quien sufre y ríe a mi lado. Él, la razón inesperada para ser firme y consistente, a quien le dí mis genes “chuecos” y quizás, quien más ha sufrido con todo esto.

A mis hermanos (César y Penélope) y mis suegros (José y Magdalena) quienes indirectamente y sin saberlo, ayudaron a que todo esto sucediera.

Al Dr. Alejandro Córdoba, quien confió en mí para realizar este proyecto, en quien encontré una mano amiga; a pesar de que soy (quizá) el tesista más lento y desordenado que ha tenido.

A David Schneider, quien compartió un pedacito de su proyecto, un buen amigo, y con quien descubrí que no hace falta provenir del mismo continente para tener similitudes de historia de vida. A LECA (el “labo”) y sus integrantes, quienes siempre tienen una sonrisa cálida, y son amables.

A mis amigos de Universidad (Adrián, Alonso, Diana, Cristian) con quienes uno siempre puede platicar, discutir, pelear y reír; y quienes a veces y sin quererlo, me han “leído” y escuchado cuando lo necesité.

Agradezco a mis sinodales (Doctores: Roberto Munguía, Hibrain Pérez, Leticia Ríos) por las correcciones hechas, y su disposición para hacerlo. A la Dra. Maya Rocha, quien aunque no es sinodal, muy gentilmente contribuyó también con correcciones. A Raúl Martínez por su ayuda logística en el laboratorio.

Esta tesis fue financiada con fondos de los proyectos DGAPA-UNAM IN203115 e IN206618

INTRODUCCIÓN

Teoría de Historias de Vida

La teoría de historias de vida es un paradigma conceptual de la ecología evolutiva que intenta explicar el origen y diversidad de las trayectorias de vida observadas en las especies; es decir, es una teoría sobre variación y evolución de fenotipos. Una historia de vida se compone de los patrones específicos del ciclo de vida de un organismo. Tales patrones son generados por atributos como: supervivencia, viabilidad, fecundidad, edad y tamaño al madurar, tiempo de desarrollo, etc. A estos se les conoce como atributos de historia de vida o componentes de adecuación (De Jong, 1994; Fabian & Flatt, 2012; Nylin & Gotthard, 1998; Pérez Mendoza & Zuñiga Vega, 2010; Stearns, 2000; Yampolsky, 2002).

La teoría clásica se basa en los modelos de optimización. Su principal objetivo es explicar como los procesos evolutivos (principalmente la selección natural), generan variación en los atributos de historia de vida, permitiendo maximizar la adecuación de los organismos. Dicho de otro modo, frente a un problema ambiental específico; ¿Cuáles son los valores óptimos de tales atributos (en combinación y/o interacción) que permiten maximizar la adecuación?. Así, la teoría intenta entender cómo es que la historia de vida de un organismo constituye una adaptación al ambiente en el que vive (Brommer, 2000; Fabian & Flatt, 2012; Stearns, 2000).

La adecuación como concepto evolutivo ha tenido un enredado camino histórico. Se ha enfatizado el uso de adecuación como un descriptor ecológico, y predictor matemático; y no un término explicativo de la selección natural (De Jong, 1994; Sober, 2001). Operativamente, adecuación es definida en términos de parámetros que aproximan a un valor numérico que describa el proceso de selección natural. Son tres las medidas de adecuación más usuales: 1) la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r); 2) la tasa neta reproductiva (R_0) y 3) El valor reproductivo al nacer (V_0) (De Jong, 1994; Fabian & Flatt, 2012; Yampolsky, 2002). (ver Brommer, 2000; De Jong, 1994; Sober, 2001).

Desde la perspectiva de los modelos de optimización, basta con maximizar supervivencia y reproducción en todo el ciclo de vida, para que la adecuación sea máxima. Sin embargo, la selección natural no puede maximizar todos los atributos de historia de vida simultáneamente. En el mundo real, existen factores externos (problemas ecológicos) e internos (restricciones evolutivas) que condicionan la evolución de tales rasgos (Fabian & Flatt, 2012; Stearns, 2000; Yampolsky, 2002).

Dentro de las restricciones evolutivas están los compromisos (tradeoffs), que ocurren cuando dos atributos se relacionan negativamente (uno aumenta y otro disminuye). Es decir, dado un conjunto de recursos limitados, el beneficio de aumentar el valor de un atributo (que confiere mayor adecuación) es balanceado con el costo de reducir el valor del otro atributo (Fabian & Flatt, 2012; Stearns, 1989).

Se reconoce la existencia de compromisos en tres niveles: a nivel de fenotipo, genotipo y en el intermedio de estos (mecanismos fisiológicos y del desarrollo) (Stearns, 1980). En el nivel intermedio, generalmente los atributos de historia de vida tienen correlaciones negativas con rasgos fisiológicos (Fabian & Flatt, 2012; Stearns, 1989). Tales compromisos resultan de la asignación diferencial de recursos entre las funciones de mantenimiento, almacenamiento, reproducción y supervivencia (Fabian & Flatt, 2012; Stearns, 1980, 1989). Se han reconocido numerosos compromisos entre atributos de historia de vida, algunos son: Número y tamaño de progenie, reproducción actual y supervivencia, reproducción actual y futura, tiempo de desarrollo y tamaño del individuo al madurar, etc. (Fabian & Flatt, 2012).

Por su parte, el ambiente impone desafíos ecológicos que condicionan fuertemente a los fenotipos de historia de vida. Por un lado, hace un vínculo importante entre el fenotipo y su adecuación (relación que se conoce como función de adecuación). Además interactúa con el desarrollo para determinar al fenotipo (relación conocida como plasticidad fenotípica). Por todo esto, se considera que tiene funciones clave en el proceso evolutivo (De Jong, 1994; Fabian & Flatt, 2012; Scheiner, 1993).

El fenómeno plasticidad fenotípica hace referencia a la capacidad de un genotipo de producir diferentes fenotipos alternativos cuando es expuesto a diferentes condiciones ambientales. Esta puede ser representada por una función matemática llamada norma de reacción. Aunque superficialmente los conceptos anteriores parecen sinónimos, conceptualmente son distintos. La norma de reacción es una propiedad general de un genotipo, la plasticidad es rasgo y ambiente-específica (Fabian & Flatt, 2012; Nylin & Gotthard, 1998; Pigliucci, Murren, & Schlichting, 2006; Scheiner, 1993; Stearns, 2000).

La plasticidad es un atributo en sí mismo que puede evolucionar, es decir puede ser adaptativo (Fabian & Flatt, 2012; Pigliucci et al., 2006). Tal carácter adaptativo puede suceder en condiciones específicas, como por ejemplo, cuando el ambiente es altamente heterogéneo e impredecible, por lo que confiere mayor adecuación al desplegar distintas soluciones. La plasticidad se considera relevante en torno a la evolución de historias de vida. Una de ellas es que el carácter plástico de un atributo dado, puede amortiguar los cambios ambientalmente inducidos en otros rasgos, optimizando la adecuación (Brommer, 2000; Fabian & Flatt, 2012; Fusco & Minelli, 2010; Nylin & Gotthard, 1998; Scheiner, 1993).

Cambio Climático: Un escenario interesante para el estudio de atributos de historia de vida

Para hablar de *cambio climático*, es imperante definir antes dos conceptos clave: tiempo meteorológico y clima. Por un lado el *tiempo meteorológico* es un descriptor de las condiciones de la atmósfera en espacio-tiempo específicos. Para hacerlo, usa parámetros tales como: humedad, presión, temperatura, etc. El *clima* por otro lado, es una descripción estadística (en términos de media, varianza, frecuencia, magnitud, etc.) de cantidades relevantes que describan el tiempo meteorológico; en períodos temporales que van desde unos cuantos meses, hasta millones de años (Cubasch et al., 2013).

Por tanto, el término *cambio climático*, hace referencia a cambios en el estado del clima (hablando de sus características estadísticas), que persisten por períodos temporales largos, que van desde décadas hasta siglos, o incluso milenios (Cubasch et al., 2013).

El planeta y su sistema climático obtienen energía proveniente de la radiación solar. De la radiación entrante la mitad es absorbida en la superficie terrestre (albedo), y parte de esta última es devuelta a la atmósfera en donde sus constituyentes (vapor de agua, CH₄, N₂O, CO₂, nubes, etc.) absorben la mayoría. Este proceso natural, sin el cual la vida sería prácticamente imposible, es conocido como efecto invernadero (Cubasch et al., 2013)

La actividad humana potencia cambios en la energía total del planeta, generando directa o indirectamente desbalances energéticos, a través de los *impulsores de cambio climático*. Estos, pueden ser naturales o de origen antrópico, externos o internos. Algunos de estos impulsores son: 1) Gases efecto invernadero (G.E.I.) 2) Ozono 3) Variación en la radiación solar 4) interacción radiación-nube-aerosol 5) Cambios en albedo superficial (océanico, criosférico y terrestre) y 6) Actividad volcánica. Los *forzamientos radiativos* (F.R.); son una métrica del cambio neto en el balance energético de la tierra, en respuesta de perturbaciones ocasionadas por los impulsores (Cubasch et al., 2013; Stocker et al., 2013).

Los F.R. generan retroalimentaciones complejas no-lineales que determinan en última instancia la respuesta climática, y pueden generar *compromisos climáticos*. Los impulsores de cambio climático más poderosos son los G.E.I., y dentro de estos, el CO₂ derivado de actividades humanas ha generado la mayor parte del forzamiento desde 1750 hasta la actualidad (Cubasch et al., 2013; Stocker et al., 2013).

El IPCC (panel intergubernamental sobre cambio climático) está constituido por un grupo numeroso de científicos de distintos países, dedicados a estudiar el cambio climático desde muchas perspectivas. En la última edición de su reporte de evaluación (AR5), muestran conclusiones importantes sobre el pasado, presente y futuro del sistema climático de la tierra y sus tendencias. Algunas observaciones puntuales:

- 1) Es un hecho que las concentraciones actuales de G.E.I., exceden por mucho, las registradas en núcleos de hielo desde hace 800,000 años, y que de 2005 a 2011 las concentraciones de CO₂ han aumentado 40% desde la era pre-industrial (1750) (Hartmann et al., 2013; Masson-Delmotte et al., 2013).
- 2) La temperatura de la superficie terrestre ha sido superior en varias épocas anteriores a la pre-industrial (en el Eoceno por ejemplo), y ha coincidido con altas concentraciones de CO₂. Sin embargo, la temperatura de la superficie ha incrementado desde finales del siglo XIX, siendo hasta ahora, la primer década del siglo XXI la más cálida de la historia (Hartmann et al., 2013; Masson-Delmotte et al., 2013).
- 3) El nivel del mar máximo del último período interglaciar (aprox. 129,000 años), fue 5 m mas alto que en el presente. Sin embargo, es un hecho que la superficie oceánica se ha calentado de 1971 a 2010, y que dicho calentamiento ha contribuido 0.6 mm por año al aumento del nivel del mar durante este período. Además, el reservorio de CO₂ oceánico aumentó de 1994 a 2010, y esta absorción generó acidificación oceánica (Masson-Delmotte et al., 2013; Rhein et al., 2013).
- 4) La influencia humana se ha detectado en la mayoría de los cambios del sistema climático actuales. Se tiene consistencia entre los datos observados y modelados en que el mayor forzamiento en el clima es realizado por los incrementos en G.E.I.; y dado que la eliminación del 15 al 40% del CO₂ antrópico tardará más de 1,000 años, el cambio climático generado por éste es irreversible en la escala temporal humana (Bindoff et al., 2013; Ciais et al., 2013; Collins et al., 2013).

Como podemos imaginar, los cambios en el sistema climático de la tierra sumado a la alteración de hábitats (como los cambios en el uso de suelo), imponen retos importantes para los seres vivos, causando serias y constantes presiones ecológicas sobre las poblaciones. En general, dichas presiones resultan en: reducción del rendimiento agrícola, reducción de la biodiversidad, incremento en la propagación de enfermedades transmitidas por insectos vectores, etc. (Boullis, Francis, & Verheggen, 2015; Chevin, Lande, & Mace, 2010; de Sassi & Tylianakis, 2012; Lu et al., 2015).

Una gran cantidad de estudios ya han mostrado como los cambios propiciados por el CO₂ y el consecuente incremento en la temperatura, influyen a los seres vivos y sus interacciones (Boullis et al., 2015; de Sassi & Tylianakis, 2012; DeLucia, Nability, Zavala, & Berenbaum, 2012; Lu et al., 2015; Selvaraj, Ganeshamoorthi, & Pandiaraj, 2013; Welch & Harwood, 2014; Zvereva & Kozlov, 2006).

Tales influencias son altamente variables, y dependiendo de los atributos de historia de vida de cada especie, pueden ser positivas o negativas. En plantas, se ha observado principalmente: Incremento en la proporción carbono-nitrógeno, aumento de la tasa de crecimiento, disminución de la calidad nutricional, modificación de vías de biosíntesis de metabolitos secundarios, etc. En insectos (fitófagos, principalmente) se ha observado: reducción del tiempo de desarrollo, incremento del consumo alimenticio, incremento en el tamaño poblacional y del número de generaciones por temporada, etc. (Boullis et al., 2015; de Sassi & Tylianakis, 2012; DeLucia, Nability, Zavala, & Berenbaum, 2012). Es evidente que todos estos cambios están reajustando relaciones co-evolutivas complejas, como las interacciones planta-insecto (DeLucia et al., 2012).

El incremento en extensión de las zonas agrícolas, ha resultado en la pérdida y fragmentación de hábitats (Selvaraj et al., 2013). Esto, en consecuencia, ha aumentado el albedo superficial terrestre (y con ello la temperatura) y la carga de CO₂ a la atmósfera. Tales aumentos habilitan a algunos insectos fitófagos a incrementar su voltinismo (DeLucia et al., 2012); mientras que en plantas, resulta en la reducción de su calidad nutricional, provocando que los insectos herbívoros consuman mayor tejido vegetal para saciar sus necesidades alimenticias. Estos efectos en cascada, propician la emergencia e incidencia de *insectos plaga*, quienes impactan fuertemente los ecosistemas y el rendimiento de los cultivos de consumo humano. Se ha sugerido que las plagas destruyen entre el 25-50% de los cultivos del mundo, pre y post-cosecha (Crowder & Harwood, 2014; Cubasch et al., 2013; Selvaraj et al., 2013).

El control biológico (o biocontrol) es un conjunto de métodos y estrategias diversas que usa depredadores, parásitos, parasitoides, etc. para manejo integral de plagas (IPM) (Crowder & Harwood, 2014; Flint & Dreistadt, 1998; Ridgway & Vinson, 1977; Selvaraj et al., 2013).

Sin embargo, la efectividad del control biológico es modificada por los cambios del clima y el uso desmedido de pesticidas; mediante cambios en la dinámica poblacional de las plagas, influenciando su emergencia, fisiología, migración, voltinismo y dispersión. Esto, tiene importantes efectos sobre los agentes de control biológico, como la modificación de su diversidad, conducta, desarrollo y eficiencia. (Crowder & Harwood, 2014; Selvaraj et al., 2013)

Aunque en muchos casos, los resultados son concluyentes o ambiguos entorno a la medida en que el CO₂ y el aumento de la temperatura global afectan a las plagas y la eficiencia de los agentes de control biológico (Boullis et al., 2015); algunas conclusiones generales importantes son:

- 1) Existen modificaciones en la emisión y percepción de señales químicas, lo que puede llevar a un declive de especies parasitoides especialistas (Boullis et al., 2015).
- 2) Los agentes de biocontrol pueden afectar negativamente especies nativas de plantas, debido a la expansión de hospederos potenciales (Lu et al., 2015).
- 3) Puede existir traslape espacio-temporal de las plagas y sus enemigos naturales, siendo la plaga la que generalmente despliega más rápidas expansiones en su distribución, escapando de la depredación (Crowder & Harwood, 2014; Selvaraj et al., 2013).

***Zabrotes subfasciatus*: Modelo biológico para el estudio integrativo de las historias de vida ante cambio climático**

Un grupo de insectos plaga importante lo constituyen los escarabajos Brúquidos (Coleoptera:Chrysomelidae:Bruchinae), quienes son plagas de diversos cultivos de leguminosas, entre ellos de frijol. Dado que este último es fuente principal de proteínas, tales insectos son responsables de pérdidas económicas en México y Centro América (Aebi et al., 2008).

En México, los brúquidos plaga de interés pertenecen a dos géneros: *Acanthoscelides* y *Zabrotes*. Este último, tiene origen y distribución casi exclusiva en México. Recientemente se reconoció la existencia de dos especies hermanas de *Zabrotes* en México; *Z.subfasciatus* y *Z. sylvestris*, ambas atacan a semillas de frijol (Aebi et al., 2008; Pimbert & Pierre, 1983).

Zabrotes subfasciatus (Boheman), es un insecto especialista, sexualmente dimórfico (antenas y tonalidades corporales) quien se alimenta y se desarrolla dentro de semillas de plantas de la tribu Phaseolinae (Figura 1). Se ha reportado su ataque en semillas de *Phaseolus vulgaris*, *P. lunatus* y *Vigna unguiculata*, en semillas sin cosechar y almacenadas, y cuando la vaina contenedora esta parcial o totalmente dehiscente (Kingsolver, 2004; Pimbert & Pierre, 1983).

El ciclo de vida de *Z. subfasciatus* involucra a hembras ovopositando huevos sobre las semillas de frijol, larvas perforando la semilla para alimentarse y terminar su desarrollo embrionario dentro de las semillas, y al final, después de la pupación; los imagos emergiendo de la semilla (abriendo una "ventana"), para aparearse. Los adultos generalmente no se alimentan. (Alvarez, Hossaert-mckey, Restoux, Delgado-salinas, & Benrey, 2007; Campan & Benrey, 2006; Campan, Callejas, Rahier, & Benrey, 2005; Kingsolver, 2004; I.R.V. Teixeira & Zucoloto, 2003).

En *Z. subfasciatus*, las etapas inmaduras son prácticamente inmóviles. Esto hace que los sitios de ovoposición (elección de hospedero, en términos de calidad y abundancia), el desarrollo larvario, así como las condiciones ambientales externas al hospedero, sean factores altamente importantes que afectan los atributos de historia de vida de este insecto, y determinen el éxito o fracaso de las poblaciones, impidiendo o facilitando su control.



Figure 190



Figure 191



Zabrotus subfasciatus
190. Dorsal habitus, male.
191. Dorsal habitus, female.

Figura 1. *Zabrotus subfasciatus*. El macho (arriba) es generalmente pequeño y de color marrón/café claro. La hembra (abajo) es de tamaño superior al del macho, de tonalidades grisáceas y café oscuro, con manchas claras en los élitros. Fotos en blanco y negro tomadas de (Kingsolver, 2004).

ANTECEDENTES

Zvereva & Kozlov, (2006), realizaron un metaanálisis a través de 42 estudios diferentes, para buscar patrones generales de respuesta en el sistema planta-herbívoro; ante incrementos experimentales simultáneos de CO₂ y temperatura (ECET), en comparación con incrementos por separado (EC= CO₂ y ET= temperatura). En total, se estudiaron 31 especies de plantas y 7 de insectos. Encontraron que en general, los insectos herbívoros son afectados negativamente en condiciones EC, positivamente en ET, y no sufren afectación en ECET. Concluyen que los efectos ante EC son mitigados por ET, al menos en el rendimiento de los insectos y en la composición química de azúcares, y terpenos en plantas. Sugieren además que, los efectos negativos de CO₂ pronosticados sobre insectos herbívoros son amortiguados por los incrementos en la temperatura.

De Sassi & Tylianakis, (2012) en un experimento de incremento de dos factores de cambio climático (temperatura y nitrógeno); encontraron que la biomasa de insectos herbívoros incrementa al doble en respuesta al aumento de la temperatura, y cuando ambos factores están en combinación; la relación persiste aunque con diferencias sutiles. Además, encontraron que la biomasa de los insectos herbívoros aumentó significativamente más que la biomasa de plantas o parasitoides ante temperaturas altas. Estos resultados destacan la importancia de considerar la co-ocurrencia de impulsores de cambio climático, en aras de hacer las respuestas más realistas.

Campan & Benrey, (2006) evaluaron el efecto de dos variedades de frijol (cultivadas y silvestres) sobre el rendimiento de *Zabrotes subfasciatus*. Sus resultados muestran que el rendimiento es superior sobre semillas cultivadas. Además, muestran que parámetros como fecundidad, tamaño de adultos y proporción sexual tienen un fuerte componente genético. Concluyen que el componente genético entre familias ante el mismo ambiente (mismo tipo de semillas) puede contrarrestar menor calidad de hospederos, haciendo evidente la habilidad adaptativa de estos insectos ante variaciones ambientales.

Do Valle Teixeira-Ribeiro, Barchuk, & Zucoloto, (2008) en un estudio con dos poblaciones de *Z. subfasciatus* (una criada en garbanzo y otra en frijol por 30 generaciones) sometidas a diferentes hospederos (lenteja, soya, frijol y garbanzo); encontraron que la preferencia de hospederos era siempre frijol en primer lugar y soya en segundo, independientemente de su hospedero origen. Además, encontraron que la población originaria de frijol, criada sobre este mismo tuvo el mayor valor de adecuación, en contraposición de esta misma población criada sobre garbanzo que tuvo el peor valor. Sin embargo, la población de frijol criada en garbanzo tuvo los mejores valores de tiempo de desarrollo y de emergencia de adultos, y que además esta misma mostró respuesta a selección de hospedero (garbanzo) después de 15 generaciones. Discuten la habilidad de *Z. subfasciatus* de responder a selección artificial para nuevos hospederos, y un posible trade-off parcial al usar tales hospedero

Teixeira & Zucoloto, (2012) analizaron efectos de competencia intraespecífica en *Zabrotes subfasciatus* durante 41 generaciones. Configuraron 3 niveles de competencia por semillas (alto, medio y bajo). Encontraron diferencias en la distribución de huevos sobre las semillas, ante baja competencia las hembras dejaron menos huevos por semilla que en niveles altos (2 y 27 huevos en promedio respectivamente). Además, en un experimento cruzado (alta competencia desarrollándose en baja y viceversa); las hembras se comportan de acuerdo al ambiente en el que se encuentran, independientemente de sus antecedentes, mostrando que la conducta de ovoposición es un rasgo lábil.

JUSTIFICACIÓN

Dado que los cambios de origen antropógeno en el sistema climático son técnicamente irreversibles dentro de la escala temporal humana, es importante averiguar las consecuencias directas e indirectas sobre la biología y ecología de las especies, en el corto, mediano y largo plazo.

Se han realizado numerosos estudios al respecto, sin embargo, generalmente involucran simulaciones experimentales de un solo indicador de cambio climático, y en aras de tener un entendimiento más realista, nosotros investigamos dos indicadores simultáneamente.

Sin duda, el estudio de atributos de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* ante cambio climático es de vital importancia para entender su estatus y potencialidad de insecto plaga, y con ello mejorar su control biológico; tópicos en los que se enmarca el presente trabajo.

OBJETIVOS

General

Evaluar la respuesta de una población experimental de *Zabrotes subfasciatus* ante dos condiciones de *cambio climático* ([CO₂] y temperatura).

Particulares

Generar al menos 3 generaciones de *Zabrotes subfasciatus* en condiciones ambientales actuales (2016, en términos de [CO₂] y temperatura), y en condiciones de cambio climático proyectadas para 2100 (en términos de [CO₂] y temperatura), en cámaras ambientales.

Caracterizar para cada condición experimental los siguientes parámetros: Fecundidad de hembras, viabilidad de huevo, tamaño, peso, y contenido lipídico de adulto recién emergido.

HIPÓTESIS

Esperamos que los efectos negativos del incremento del CO₂ sobre la magnitud de los atributos asociados a adecuación (fecundidad, viabilidad, tamaño) de *Z. subfasciatus* sean amortiguados por los incrementos en temperatura; además de que tal efecto se incremente a través de las generaciones.

MÉTODOS

Configuración de los tratamientos

Los RCP (representative concentration pathways) mostrados en el quinto reporte de evaluación del IPCC, 2013; son escenarios de emisiones que, bajo supuestos bien definidos, permiten hacer proyecciones y predicciones de los cambios futuros en el sistema climático. El RCP 8.5 es el escenario con las peores conclusiones para la última parte del siglo XXI (2081 a 2100): 30 GTC/año (giga toneladas) de emisiones de CO₂, que se traducirían en concentraciones atmosféricas de 1,000 ppm aproximadamente, y con incrementos de temperatura superficial de 2.6° a 4.8° C (3.7°C en promedio), en comparación con el periodo de 1986-2005 (Collins et al., 2013; Cubasch et al., 2013).

Entonces, para efectos metodológicos en este trabajo, *cambio climático* significa incremento en la concentración de CO₂ e incremento de temperatura. Así, en consonancia con el escenario RCP 8.5, Realizamos dos tratamientos para evaluar la respuesta de *Zabrotes subfasciatus*; uno experimental (a) y un control (b):

a) Exposición a condiciones de *cambio climático* proyectadas para el año 2100 (1,000 ppm de CO₂, temperatura 32° C día 22°C noche, fotoperiodo de 12 horas).

b) Exposición a condiciones de 2016 (26°C día, 16°C noche, fotoperiodo de 12 horas).

Ambos tratamientos fueron configurados y mantenidos en cámaras ambientales (Thermo Scientific mod 818 ®) (Figura 2).

Cada muestra experimental constó de: 1 recipiente de polipropileno, cuya tapa esta perforada. Entre el recipiente y la tapa se encuentra una porción de tela delgada. Dentro del recipiente hay 6 parejas de *Zabrotes subfasciatus*, y 40 g de semillas de *Phaseolus vulgaris* de la variedad comercial “Negro Jamapa”. (Figura 2). Creamos 40 repeticiones por tratamiento; a cada unidad experimental le fueron retirados los Brúquidos adultos (padres) a los 7 días después de iniciado el experimento.



Figura 2. Arriba: Cámaras ambientales en donde se llevaron a cabo los experimentos. Abajo- izquierda: recipientes que contienen unidades experimentales.

Población de Brúquidos

La población de *Z. subfasciatus* que usamos en este estudio es una cepa que se ha cultivado en laboratorio (Instituto de Ecología, UNAM) durante 2 años en cámaras ambientales, a temperatura ambiente (+ 27° C). Dado que la población original de la que se ha partido para hacer este experimento, ha sido criada en cámaras ambientales por varias generaciones; se ha contemplado "aclimatizar" a nuestras poblaciones experimentales. Por ello se contempla una generación G0 (adultos), la cual vive en las condiciones experimentales, y cuyo único interés radica en los huevos ovipositados, quienes formarán la F1 y subsecuentemente la F2 y F3.

Variables de respuesta.

Las variables de respuesta son atributos de historia de vida, morfológicos y fisiológicos. Sin embargo, no todas las variables fueron extraídas de la misma generación por razones logísticas y naturales (Figura 3).

Fecundidad: Medida como el número promedio de huevos ovipositados por hembra. (Teixeira et al., 2008).

Viabilidad: Medida como el porcentaje de: huevos que alcanzaron la etapa adulta entre el número de huevos totales ovipositados por réplica por 100% (Teixeira et al., 2008).

Para las siguientes mediciones, seleccionamos 40 individuos por tratamiento/generación, identificando las ventanas de salida, y extrayéndolos (para asegurar que tenían el menor tiempo posible como adultos). Debido a la complicada sincronía de emergencia, los adultos fueron seleccionados sin importar la réplica de procedencia.

Tamaño de adultos: Medido como la longitud cefálica-abdominal. Tomamos fotografías desde una cámara digital anclada a un microscopio estereoscópico. Las imágenes fueron analizadas con el programa ImageJ. (Figura 4).

Peso de adultos. Cantidad de masa (mg). Fue medida en una balanza analítica. Los individuos usados para medir esta variable, fueron los mismos que usamos para medir tamaño.

Lípidos totales: Después de pesar y medir a los individuos seleccionados los guardamos en congelación (-20 °C) para el bioensayo de lípidos. Cuantificamos lípidos totales ($\mu\text{g}/\text{mg}$ de insecto) de acuerdo con los ensayos bioquímicos de Foray y colaboradores (2012); con el fin de averiguar si la asignación de recursos a la descendencia se ve modificada por nuestro experimento

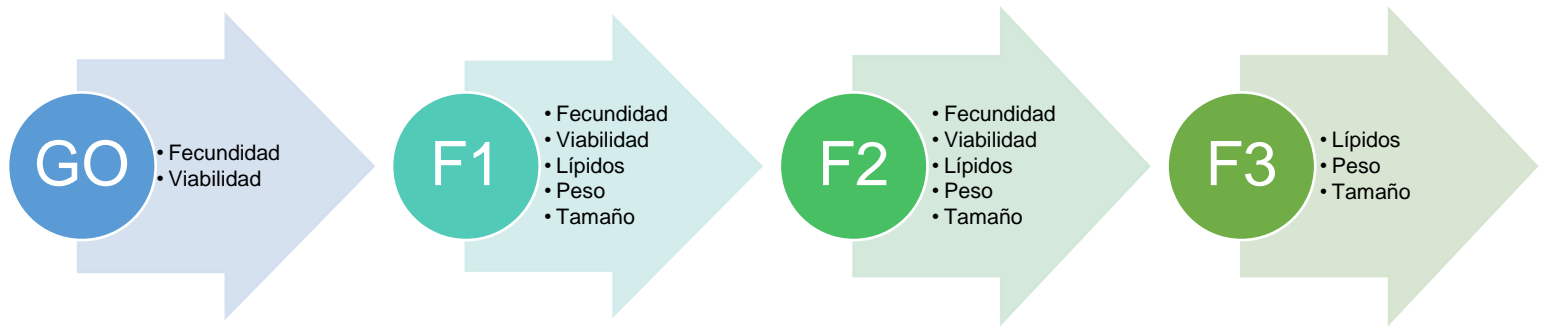


Figura 3. Variables de respuesta medidas en cada generación. Sólo a los individuos de las generaciones F1 y F2 les fueron medidos más atributos asociados a adecuación, como consecuencia de que son los únicos que pasaron su vida entera (desde huevo hasta adulto) sometidos al experimento.

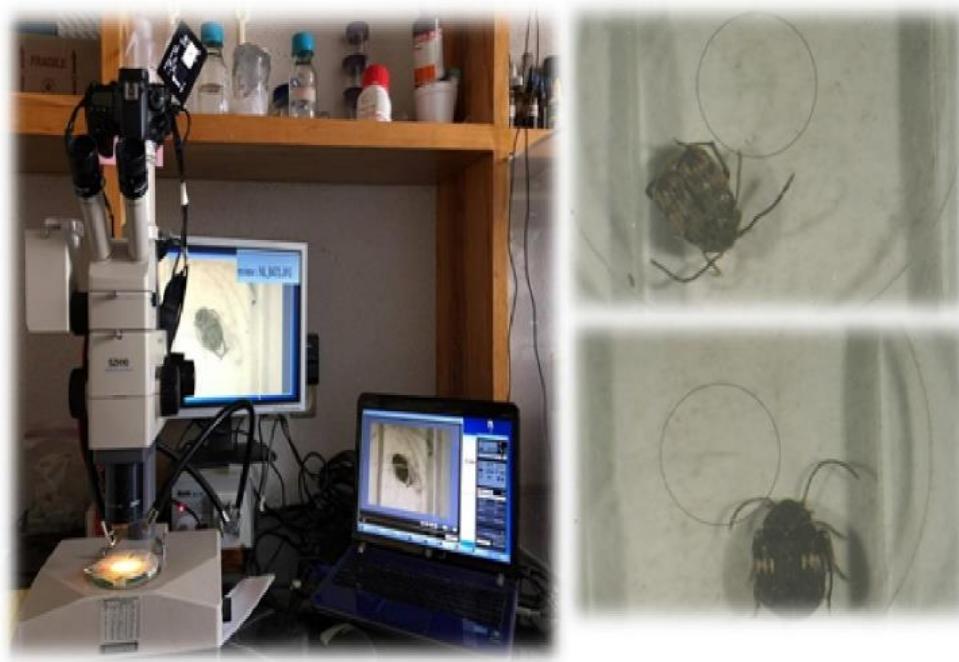


Figura 4. Registro del tamaño en individuos seleccionados. Izquierda: microscopio con cámara anclada, en la computadora se ejecutó el programa de medición. Derecha: individuos medidos, dentro del círculo se encuentra una longitud conocida, usada para medir a los insectos.

Diseño experimental y Análisis estadístico.

Dado que la mayor parte de los datos no son normales (pruebas de Shapiro-wilk y Lilliefors), los datos fueron analizados usando la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. En las variables de respuesta en las que se registraron diferencias significativas entre grupos, se realizó la prueba de Rangos de Wilcoxon para determinar diferencias entre pares de tratamiento. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el paquete estadístico R.

El diseño experimental factorial 2x2 (factor 1= cambio climático con dos niveles (2100 y control ó 2016), factor 2= generaciones con 3 niveles (G0, F1, F2; ó F1, F2, F3), fue adaptado para realizar la prueba no-paramétrica. Cada par “condición experimental-generación” fue considerado 1 tratamiento, de modo que dadas 3 generaciones x 2 condiciones = 6 tratamientos (GO/2100, G0/2016, F1/2100, F1/2016, F2/2100, F2/2016, F3/2100, F2/2016).

V.R. / C.E.- GEN	GO/2100	GO/2016	F1/2100	F1/2016	F2/2100	F2/2016	F3/2100	F3/2016
<i>Fecundidad</i>	SI	SI	SI	SI	SI	SI		
<i>Viabilidad</i>	SI	SI	SI	SI	SI	SI		
<i>Lípidos</i>			SI	SI	SI	SI	SI	SI
<i>Peso</i>			SI	SI	SI	SI	SI	SI
<i>Tamaño</i>			SI	SI	SI	SI	SI	SI

Cuadro 1. Resumen de tratamientos y variables de respuesta. En la fila superior, se muestran cada uno de los tratamientos considerados (pareja condición experimental-generación), dando como resultado 6 tratamientos (3 generaciones x 2 condiciones experimentales= 6). En la primera columna, los atributos medidos. Un “si” en cada casilla indica que ese atributo fue medido en ese tratamiento.

RESULTADOS

V.R.	GO/2100	GO/2016	F1/2100	F1/2016	F2/2100	F2/2016	K-W (χ^2)	G.L.	P- value
FEC	20.41 ± 7.20	17.89 ± 5.34	30.83 ± 11.83	25.44 ± 11.33	47.14 ± 18.11	28.37 ± 7.80	85.773	5	2.2x10 ⁻¹⁶
VIA	31.64 ± 15.70	56.37 ± 14.13	35.04 ± 12.32	52.12 ± 10.95	32.97 ± 6.70	45.65 ± 8.26	112.69	5	2.2x10 ⁻¹⁶

Cuadro 3. Resumen de análisis estadístico. FEC= Fecundidad, VIA= Viabilidad. Promedio ± Desviación estándar de cada tratamiento. K-W= valor obtenido del estadístico Kruskal-Wallis (nivel de significancia $\alpha=0.05$), G.L.= Grados de libertad. Ambos rasgos mostraron diferencias significativas entre grupos (valor de $p < 0.05$).

V.R.	F1/2100	F1/2016	F2/2100	F2/2016	F3/2100	F3/2016	K-W (χ^2)	G.L.	P- value
LIP	11.56 \pm 5.74	7.87 \pm 5.0	12.34 \pm 6.30	11.77 \pm 6.55	12.85 \pm 4.75	13.52 \pm 5.05	34.341	5	2.036x10 ⁻⁶
PE	3.11 \pm 0.67	3.36 \pm 0.90	3.14 \pm 0.66	3.10 \pm 0.86	2.90 \pm 0.83	3.29 \pm 0.72	6.6356	5	0.2492
TA	2.81 \pm 0.34	2.91 \pm 0.33	2.92 \pm 0.26	2.86 \pm 0.41	2.72 \pm 0.35	2.91 \pm 0.31	9.7658	5	0.08215

Cuadro 3 (continuación). Resumen de análisis estadístico. LIP= Lípidos, PE= Peso, TA= Tamaño. Promedio \pm Desviación estándar de cada tratamiento. K-W= valor obtenido del estadístico Kruskal-Wallis (nivel de significancia $\alpha=0.05$), G.L.= Grados de libertad. Sólo el rasgo lípidos mostró diferencias significativas entre grupos (valor de $p < 0.05$).

Comparaciones	Valor (W)	P-value
FECUNDIDAD		
GO/2016 vs GO/2100	656.5	0.04411
F1/2016 vs F1/2100	696	0.02345
F2/2016 vs F2/2100	297	2.194x10 ⁻⁸
GO/2016 vs F2/2016	228.5	1.915x10 ⁻⁹
GO/2100 vs F2/2100	422	1.419x10 ⁻⁵
VIABILIDAD		
GO/2016 vs GO/2100	1540	4.052x10 ⁻⁹
F1/2016 vs F1/2100	1638	2.307x10 ⁻⁸
F2/2016 vs F2/2100	1732.5	1.819x10 ⁻¹⁰
GO/2016 vs F2/2016	1384	4.716x10 ⁻⁵
GO/2100 vs F2/2100	342	5.066x10 ⁻⁷
LÍPIDOS		
F1/2016 vs F1/2100	436	0.0006107
F2/2016 vs F2/2100	736	0.5432
F3/2016 vs F3/2100	844	0.6772
F1/2016 vs F3/2016	271	8.407x10 ⁻⁸
F1/2100 vs F3/2100	534	0.01549

Cuadro 4. Resumen de Suma de Rangos de Wilcoxon. Primera columna: Comparaciones entre e intra condición evaluadas. Segunda Columna: Valor W obtenido en el estadístico. Tercera columna: Valor de probabilidad (valor de p).

Fecundidad

Existen diferencias estadísticamente significativas (d.e.s.) entre todos los tratamientos analizados para el atributo fecundidad (k-w (χ^2) = 85.773 valor de $p < 0.01$) (Cuadro 3). Además, la prueba de suma de rangos de Wilcoxon mostró diferencias significativas entre todos los pares analizados (Cuadro 4).

En todos los casos, la condición experimental “2100” obtuvo mayores valores de fecundidad. Sin embargo, también fue la que obtuvo mayor variabilidad entre generaciones en comparación con la condición 2016, (particularmente en F2). La generación G0 tuvo menor fecundidad con respecto a las generaciones F1 y F2 en cada tratamiento (Cuadro 4, Figura 5). La magnitud de las diferencias en fecundidad parece ser progresiva, tal que en la F2 las diferencias son más significativas en comparación con G0 (valor de $p < 0.01$).

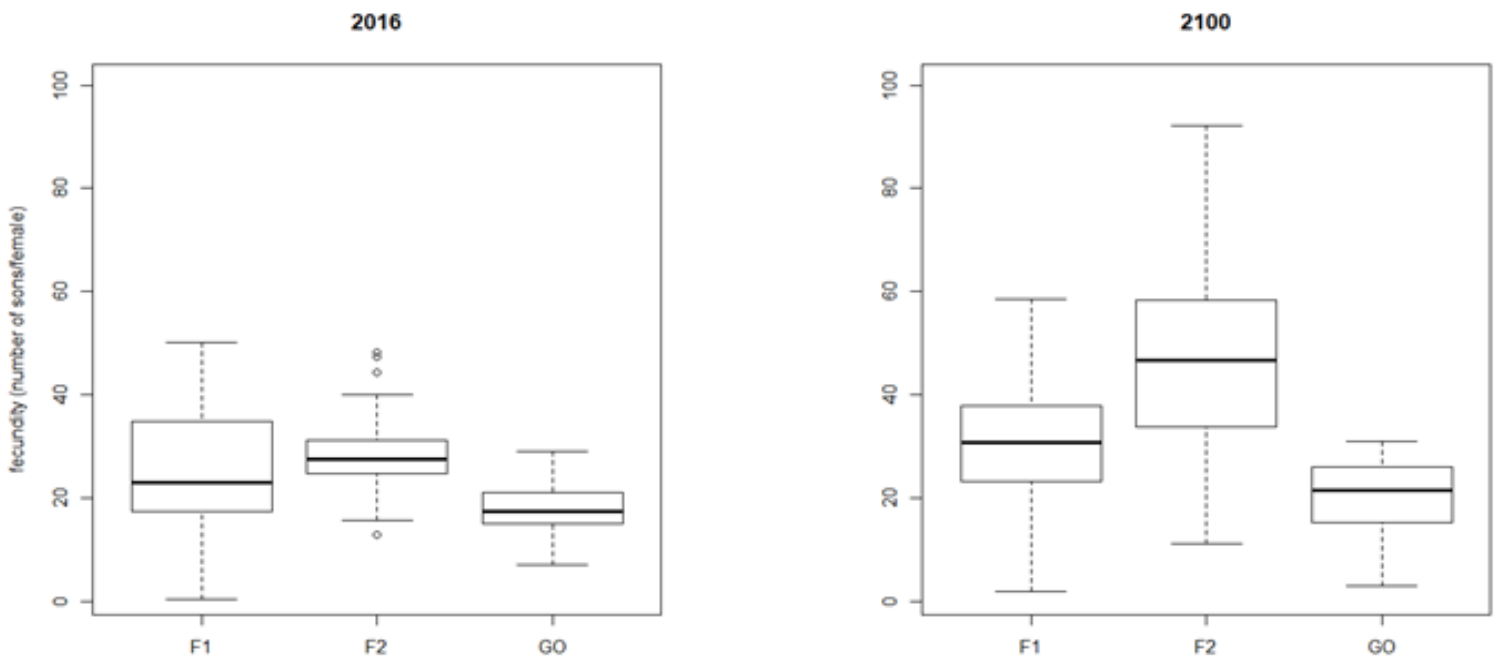


Figura 5. Gráficas de Fecundidad. Muestran la mediana y dispersión de los datos. Izquierda: muestra las diferencias en fecundidad entre las generaciones F1, F2 y G0 bajo la condición 2016 (control). Derecha: muestra las diferencias en fecundidad entre las generaciones F1, F2 y G0 bajo la condición 2100.

Viabilidad

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias estadísticamente significativas en la viabilidad de huevo de todos los tratamientos evaluados ($k-w(\chi^2)=112.69$ valor de $p < 0.01$, Cuadro 3). La prueba de suma de rangos de Wilcoxon mostró diferencias significativas entre pares analizados (Cuadro 4). La viabilidad de los huevos siempre fue mayor en la condición experimental 2016 (control) para todas las comparaciones entre generaciones. La generación G0 en ambos tratamientos (2016, 2100) tuvo mayor dispersión en viabilidad, y va disminuyendo progresivamente a través de las generaciones F1 Y F2 (Figura 6)

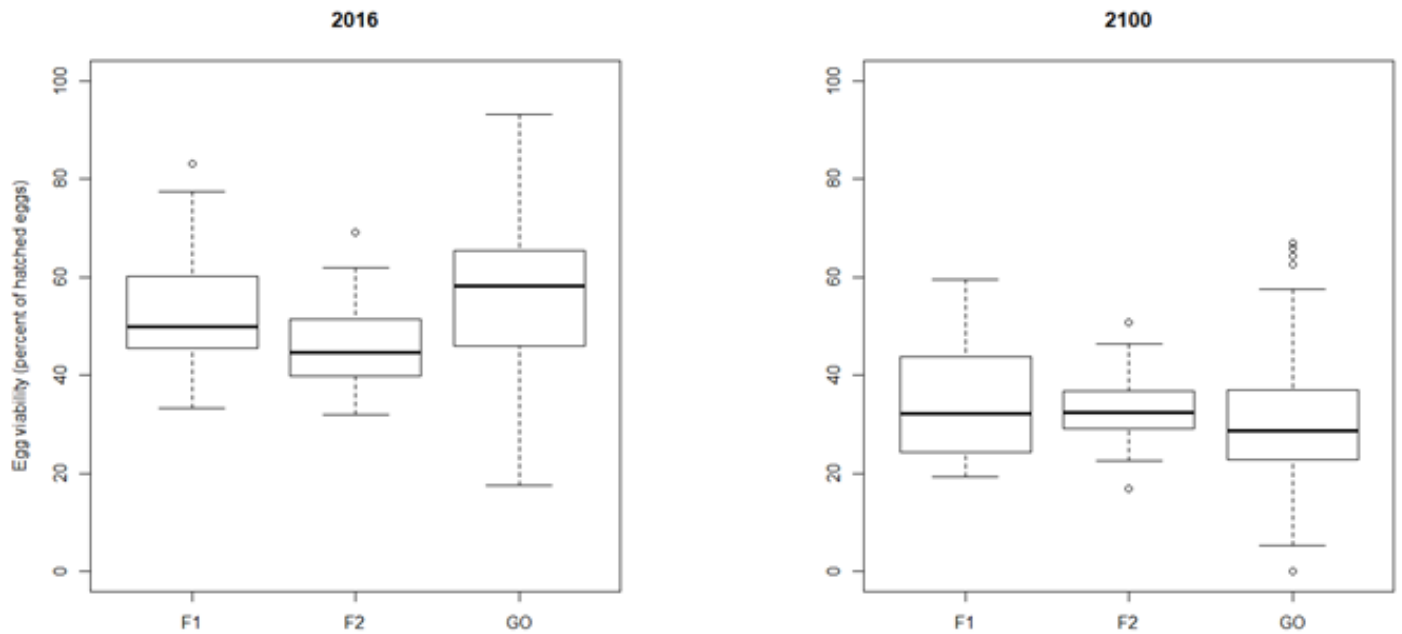


Figura 6. Gráficas de viabilidad de huevo, muestran la mediana y dispersión de los datos. Izquierda: muestra las diferencias en viabilidad entre las generaciones F1, F2 y G0 bajo la condición 2016. Derecha: muestra las diferencias en viabilidad entre las generaciones F1, F2 y G0 bajo la condición 2100.

Lípidos

El análisis estadístico mostró diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (k-w (χ^2) = 34.341 valor de $p < 0.01$, Cuadro 3). Sin embargo, entre condiciones experimentales la prueba de Wilcoxon mostró diferencias significativas sólo en la primera generación. En la comparación intra-condición, fueron las generaciones F3 las que obtuvieron mayor contenido graso en ambas condiciones (Cuadro 4). Sin embargo, la diferencia entre la primera y última generación fue más clara en la condición control. Además, incrementa la dispersión de los datos entre la generación F1 hasta F3 en ambas condiciones (Figura 7).

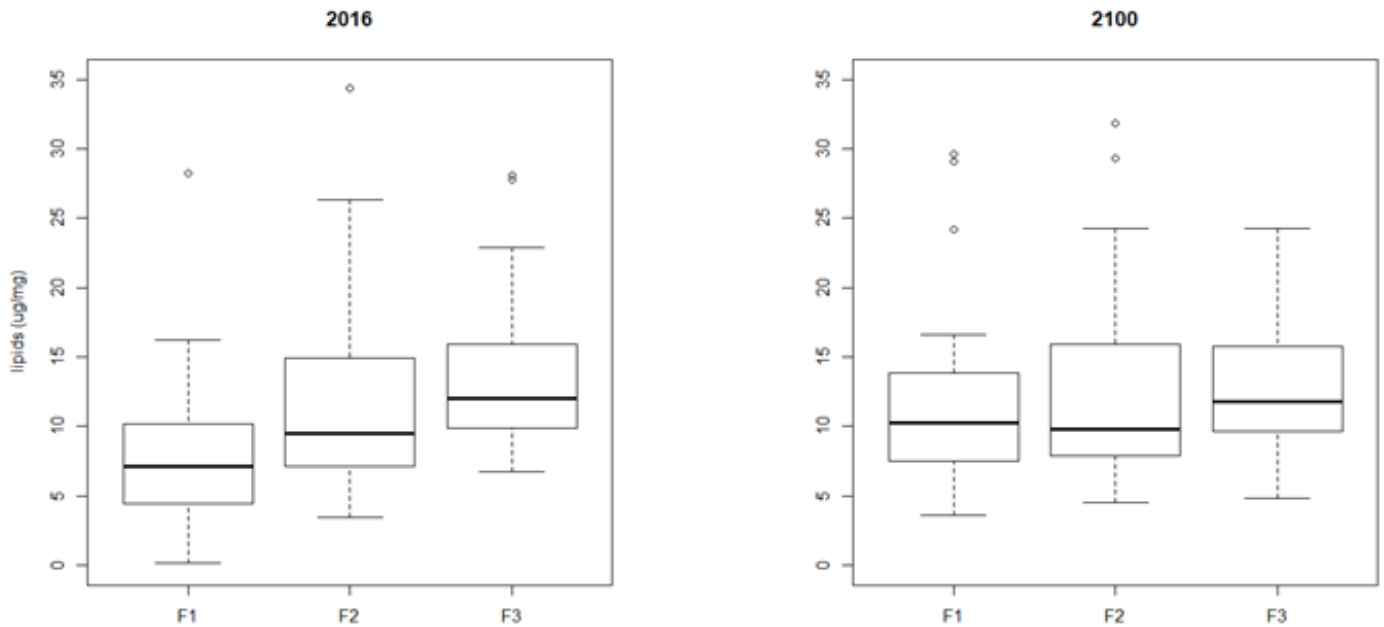


Figura 7. Gráfica de contenido de lípidos, muestra mediana y dispersión de los datos. Izquierda: tratamiento 2016, Derecha: tratamiento 2100.

Tamaño y Peso

El análisis de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas entre ni dentro de los tratamientos, para los atributos tamaño y peso. (Tamaño: k-w (χ^2) = 9.7658 valor de $p > 0.05$; Peso: k-w (χ^2) = 6.6356 valor de $p > 0.05$ Cuadro 3). (Figuras 8 y 9).

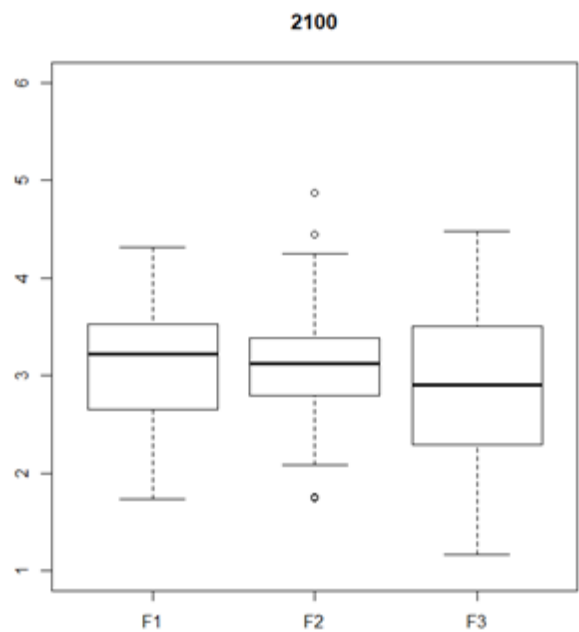
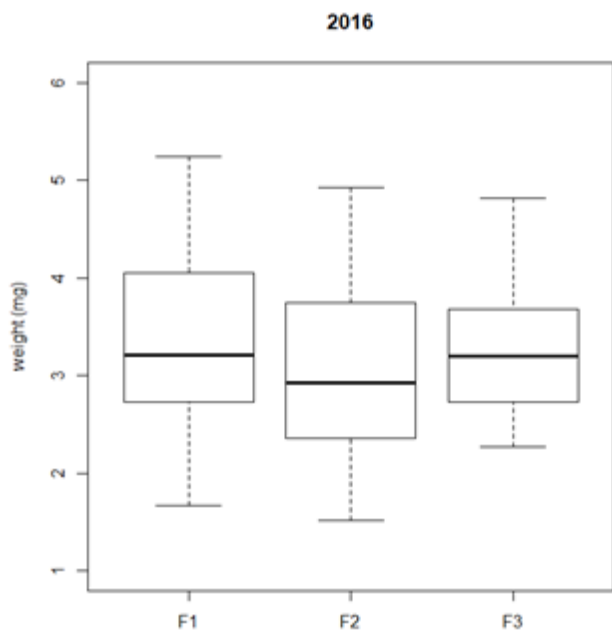


Figura 8. Gráfica de peso (mg de biomasa fresca), muestra mediana y dispersión de los datos. Izquierda: tratamiento 2016, Derecha: tratamiento 2100.

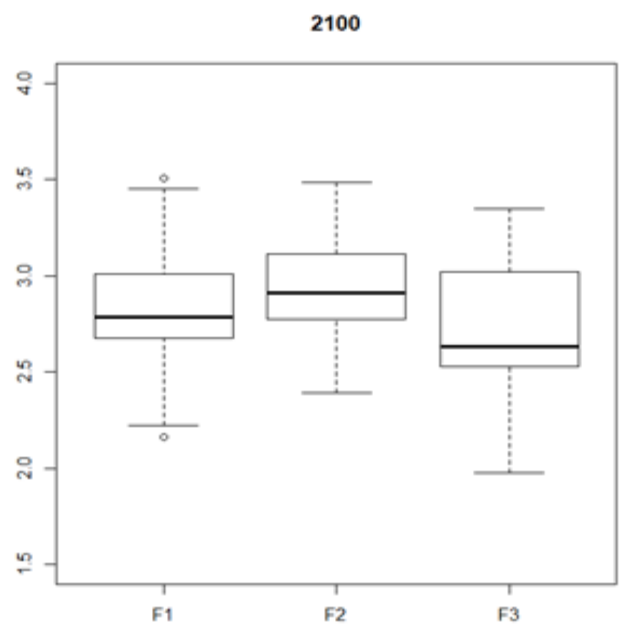
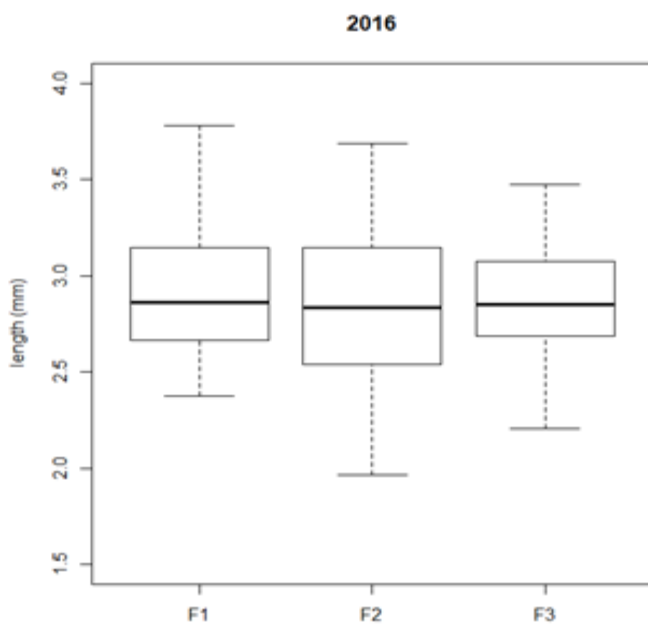


Figura 9. Gráfica de tamaño (longitud en mm), muestra mediana y dispersión de los datos. Izquierda: tratamiento 2016, Derecha: tratamiento 2100.

DISCUSIÓN

Explicando los cambios en los atributos de historia de vida: Fecundidad y Viabilidad

La selección natural tiene un impacto importante en atributos que determinan la probabilidad de sobrevivir de la etapa juvenil a la adulta, y en aquellos que determinan el éxito reproductivo. Por tanto, 2 componentes de adecuación importantes son la viabilidad y la fecundidad (Sober, 2001). Como mencionamos en la sección anterior, los resultados en fecundidad de *Z. subfasciatus* muestran mayor fecundidad en la condición experimental 2100 comparada con la condición control (Figura 5), con un aumento progresivo conforme avanzan las generaciones. Aparentemente la temperatura y la concentración de CO₂ tienen un efecto positivo sobre la fecundidad.

Los ectotermos son sensibles a incrementos en temperatura, y hacen frente a ello acelerando su tasa metabólica (con ciertos límites fisiológicos) (Boullis et al., 2015; Chevin et al., 2010; de Sassi & Tylianakis, 2012). Ciertos atributos responden a estos cambios metabólicos; por ejemplo: tamaño, supervivencia, tiempo de desarrollo, potencial reproductivo, etc. (de Sassi & Tylianakis, 2012; DeLucia et al., 2012; Shingleton, 2011). En forma indirecta, las diferencias en fecundidad pueden ser explicadas por la Teoría de Historias de Vida (THV). Esta predice la existencia de compromisos (evolutiva y fisiológicamente hablando) en reproducción, es decir, un incremento en la reproducción se relaciona de forma negativa con un decremento en la supervivencia y reproducción futuras (Thomas Flatt, 2015; Stearns, 1989, 2000).

Desde el punto de vista del aumento de la concentración de CO₂, algunos estudios (Boullis et al., 2015; Moiroux, Boivin, & Brodeur, 2015; Zvereva & Kozlov, 2006), muestran resultados poco concluyentes. Los efectos son altamente dependientes, entre otras cosas, del gremio alimenticio al que pertenezcan los insectos y de la co-ocurrencia de las variables ambientales evaluadas. Por ejemplo, Zvereva & Kozlov, (2006), en un metaanálisis en el que evaluaron 42 estudios, mostraron que las respuestas de ciertas especies de insectos herbívoros dependen ampliamente de los conductores de cambio climático que se evalúan. En su estudio, concentraciones elevadas de CO₂ tuvieron un efecto negativo sobre atributos como la supervivencia, fecundidad, tiempo de desarrollo y tamaño de adulto, mientras que el incremento de la temperatura tuvo un efecto positivo. Finalmente, se mantuvieron sin cambio ante condiciones de interacción de estos factores (1.5 a 2 veces incremento en CO₂, \pm 4°C de temperatura). Esto concuerda parcialmente con nuestros resultados en fecundidad, dado que el incremento en temperatura y CO₂ tuvo un efecto positivo sobre la fecundidad. Sin embargo, con este incremento también incrementa su variación a través de las generaciones.

Por otro lado, existe baja viabilidad de los huevos en la condición 2100, con respecto al control (2016) (Figura 6). Esto refleja que, a pesar de que la temperatura está acelerando las tasas de crecimiento (impactando fecundidad) de *Z. subfasciatus*; el aumento en la concentración de CO₂ no está favoreciendo su supervivencia juvenil. De este modo, quizás sus tasas de crecimiento estén cerca de un máximo fisiológico y, dado este escenario (estresante), podrían encontrarse costos en mortalidad que son pagados para crecer de modo acelerado (Chevin et al., 2010; Nylin & Gotthard, 1998; Zera & Harshman, 2001).

Otro aspecto que debe destacarse, es que algunos rasgos de historia de vida son ambiente-dependientes. Por ejemplo, ante aumento de temperatura, las historias de vida de los insectos pueden ser determinadas facultativamente, más que genéticamente (DeLucia et al., 2012). Se reconoce que éstos, a diferencia de los rasgos neutros, muestran baja heredabilidad. Esto último a consecuencia de una amplia variación fenotípica ambientalmente inducida; producida por la constante acción de la selección natural para maximizar adecuación. Sin embargo, procesos como el balance mutación-selección, los compromisos y la sobre-dominancia genética, mantienen la variación genética. Todo esto en conjunto, puede dar pie al fenómeno conocido como plasticidad fenotípica (Bergland, 2011; Fabian & Flatt, 2012; Price & Schluter, 1991; Stearns, 2000).

Por ejemplo, Teixeira et al., (2009) en un experimento con *Z. subfasciatus*., realizado con dos condiciones ambientales de densidad de hospederos (pocas y muchas semillas); encontraron que las hembras criadas en baja densidad dejan pocos huevos, pero más grandes que las de alta densidad (mostrando un claro compromiso entre estos rasgos). Sin embargo, cuando los insectos de cada condición experimental fueron enfrentados a la situación inversa, los resultados mostraron ser comparables a los obtenidos por su condición original. Estos autores argumentan que, la falta de respuesta a la selección artificial ante la densidad de semillas, puede ser un indicio de que *Z. subfasciatus* se comporta según su norma de reacción (respuesta plástica), la cual permite la rápida adaptación a la cantidad variable de semillas. En nuestro experimento, la amplia variación (y su aumento al paso de las generaciones) en fecundidad, nos permiten sugerir que este atributo muestra cierto grado de plasticidad, y que además este evoluciona.

Explicando efectos (pocos o nulos) en reservas energéticas (lípidos) tamaño y peso

El contenido de lípidos totales en *Z. subfasciatus* mostró diferencias significativas entre condiciones sólo en la generación F1 (Figura 7). Puede pensarse que esto se debe a cambios en la asignación de recursos. Las hembras G0/2100 (madres de F1), ante las condiciones ambientales que enfrentaban, decidieron provisionar a sus huevos con mayores reservas energéticas, dado que se verían obligados a acelerar su tasa de crecimiento.

El modelo de asignación de recursos (modelo Y) menciona que, cuando los recursos son insuficientes para desplegar dos rasgos que comparten la misma fuente energética, existe un compromiso (Dominic & Chapman, 2011; Zera & Harshman, 2001). Los compromisos reproductivos tienen grandes efectos fisiológicos, y algunos insectos utilizan sus reservas de grasa para amortiguarlos. Esto genera compromisos entre adquisición de recursos, el metabolismo, longevidad y reproducción; cuyos mecanismos de control (genéticos, del desarrollo y fisiológicos) están interrelacionados (Dominic & Chapman, 2011; Thomas Flatt, 2015; Stearns, 1989, 2000). Nuestros resultados sugieren que existe un compromiso fisiológico entre dos de los rasgos que medimos, podemos sugerir esto debido al cambio observado en la cantidad de grasa en los insectos F1, con el incremento de CO₂.

Por otro lado, el hecho de que la cantidad de grasa sea similar entre condiciones en F1 y F3, sugiere que las hembras adoptaron otra estrategia reproductiva. Al parecer, asumieron un costo de mortalidad de su descendencia, a cambio de producir más huevos. Esta afirmación puede ser apreciada si notamos que, en ambas condiciones, la fecundidad fue diferente en F1 y F2 (Figura 5), y sin embargo la cantidad de lípidos siguió siendo la misma (Figura 7). Es decir, las hembras F1 y F2 en 2100, decidieron provisionar con menos recursos a su descendencia para aumentar el número de huevos. Esta estrategia no se vio reflejada en términos de viabilidad, pues es menor que la de su contraparte en el tratamiento control (2016) (Figura 6). Sin embargo, dentro de la misma condición (2100), la viabilidad fue cada vez menos dispersa al paso de las generaciones.

Se sabe que para maximizar su adecuación los individuos deben adoptar conductas reproductivas, basados en sus limitaciones fisiológicas y el ambiente que enfrentan (asumiendo costos reproductivos). Ante ambientes riesgosos, quizás deba asumirse un costo para generar rasgos que reduzcan la variación en adecuación. Por ejemplo, pueden adoptarse conductas reproductivas propensas al riesgo reproductivo (como ovopositar cuando hay depredadores) (Moiroux et al., 2015; Stearns, 2000, 2000).

Los costos fisiológicos en reproducción dependen en gran medida de la modalidad de obtención de recursos. *Z. subfasciatus* cae en la modalidad de criador por capital (aquellos que acumulan reservas de energía durante el desarrollo). Ellos, generalmente exhiben costos de absorción. Tales costos pueden ser amortiguados y, por tanto, la actividad reproductiva no reflejaría las condiciones que se enfrentan en la actualidad. Por otro lado, los criadores por capital pueden generar compromisos entre distintas etapas del ciclo de vida (Dominic & Chapman, 2011; Zera & Harshman, 2001).

Con esto en mente, podemos explicar, al menos en un sentido general, como es que la estrategia de “generar más huevos con el mismo pool de recursos”: 1) no rinde un efecto inmediato. Las viabilidades de huevo siguen siendo bajas respecto a la condición control en cada generación (Figura 6) y 2) Por el contrario, las viabilidades comparadas dentro de la misma condición (2100) presentan una menor dispersión, es decir, la mortalidad juvenil se acota cada vez más. Esto sugiere que, ante estas condiciones, la conducta de *Z. subfasciatus* de propensión al riesgo, puede resultar positiva a largo plazo.

Hablando en términos de tamaño (peso y longitud), aunque no hubo diferencias, se hicieron algunas observaciones dentro de cada condición. Por ejemplo, mientras los individuos de 2016 mantienen el mismo peso, los individuos de 2100, parecen mostrar cada vez un peso menor (Figura 8). Por otro lado, los individuos 2016 muestran longitudes similares entre generaciones (Figura 9); contrario a 2100, en donde, a pesar de la amplia variación, parecen mostrar valores en longitud cada vez más grandes (Figura 9).

Es sabido que generalmente, los adultos de *Z. subfasciatus* no se alimentan, de modo que la supervivencia de las larvas queda parcialmente determinada por la elección de la madre durante la búsqueda de hospedero (Teixeira et al., 2009). Entonces, la nutrición de las larvas determina el tamaño final del adulto (durante la metamorfosis). Hay 3 formas de afectar el tamaño corporal final: afectando el tamaño crítico, la duración del periodo de crecimiento terminal (TGP), o bien afectando la tasa de crecimiento durante el TGP (Bergland, 2011; Shingleton, 2011).

En nuestro experimento la cantidad de alimento (semillas) no fue modificada, por lo que es difícil pensar que nuestros resultados en tamaño y lípidos se deban a cambios nutricionales. Por otro lado, la tasa de crecimiento durante el TGP es regulada por factores ambientales (como la temperatura), hecho que ya habíamos resaltado antes (Bergland, 2011; Moiroux et al., 2015; Shingleton, 2011). Es destacable que, si se incrementa el tamaño crítico o la duración del TGP, el tamaño final será mayor, y la correlación entre este y tasa de desarrollo será positiva. Por otro lado, si es la tasa de crecimiento la que incrementa, el tiempo de desarrollo será corto, haciendo más rápido el logro del tamaño crítico (Shingleton, 2011).

La ausencia de diferencias en tamaño (longitud y peso) en *Z. subfasciatus*. es explicada por el mecanismo de regulación del tamaño crítico. Ante *condiciones de cambio climático* (incremento de CO₂ y temperatura), los individuos se vieron forzados a acelerar sus tasas metabólicas para alcanzar el tamaño crítico (y en consecuencia el tamaño final) que hubiesen alcanzado ante condiciones “normales” (condición control, 2016) (Figuras 8 y 9) sin cambios en su nutrición. Shingleton, (2011) resalta que la variación entre rasgos como este no necesariamente debe ser antagónica, algunos factores ambientales pueden ser presiones selectivas para reducir el tamaño y tiempo de desarrollo simultáneamente, y en cuyos casos la selección natural se centra en la tasa de crecimiento, para reducir el tamaño corporal.

El tamaño corporal es constante en *Z. subfasciatus*; independientemente del ambiente (condición experimental) en el que se desarrolla, aún cuando estos sean ampliamente contrastantes (aunque no podemos asegurar que tal respuesta sea desplegada si las condiciones prevalecen). Quizá, este efecto se deba en gran medida a su historia evolutiva, en donde constantes aumentos de temperatura, presencia de depredadores y temporalidad de hospederos sean factores que creen presiones selectivas para generar siempre un mismo tamaño corporal: pequeño (en otras palabras, el rasgo tamaño puede estar en proceso de asimilación genética, ver Pigliucci et al., 2006) . En esencia, un rasgo asimilado pierde plasticidad, esto solo ocurre cuando la plasticidad en si misma tiene variación (interacción genotipo-ambiente). Durante este proceso, es posible que otros atributos asociados muestren o incrementen su plasticidad (Pigliucci et al., 2006), como la que sugerimos para fecundidad.

Explicando efectos generales de Cambio Climático y su vínculo con la realidad.

En general, el efecto neto del incremento en CO₂ y temperatura, tuvo efectos negativos en *Z. subfasciatus*. Sin embargo, debe destacarse que nuestro estudio no contempla (a diferencia de otros en este mismo tópico) los efectos indirectos del incremento en CO₂ y temperatura, es decir, los efectos en los niveles tróficos inferior y superior.

Existen efectos indirectos propiciados por el incremento de gases G.E.I. (como el CO₂) hacia los herbívoros; mediante efectos en el nivel trófico anterior. Por ejemplo, cambios en la proporción C:N y en el metabolismo secundario de las plantas, modifican su valor nutricional (mala calidad), generando que los insectos incrementen la ingesta de tejido para compensarlo (Boullis et al., 2015). Como apuntan De Sassi & Tylianakis, (2012); el efecto neto de los cambios en el clima sobre los insectos herbívoros resultará de las interacciones con otros niveles tróficos, y esto es la causa de la amplia variación en respuestas a cambios en factores ambientales.

Es importante considerar que no todos los atributos despliegan las mismas respuestas ante cambio climático; y que la co-ocurrencia de varios factores ambientales, puede generar distintas respuestas. De modo que los efectos de un factor ambiental pueden ser escondidos, exaltados o mitigados por otro factor ambiental (Boullis et al., 2015; Zvereva & Kozlov, 2006). Por ejemplo, ante incrementos de temperatura, se favorecen tasas altas de crecimiento, haciendo que las hembras elijan hospederos que soporten tal forma de crecer. Ante incrementos en CO₂, las larvas se desarrollan más lentamente (debido a la baja calidad nutricional) (Boullis et al., 2015; Nylin & Gotthard, 1998).

Aunque el tamaño corporal es afectado del mismo modo (disminución) ante una baja calidad nutricional, incrementos en temperatura y en CO₂, y variación altitudinal (éste último generando cambios en el voltinismo), si el ambiente en general es lo suficientemente estresante para un máximo fisiológico, pagar el costo de mortalidad puede favorecer tamaños relativamente constantes (Chevin et al., 2010; Nylin & Gotthard, 1998; Shingleton, 2011; Zvereva & Kozlov, 2006). Sin embargo, aunque masa y longitud son indicadores de tamaño, debe elegirse con cuidado cuál de los dos parámetros usar, pues el efecto (y por tanto la adecuación) puede cambiar usando uno u otro (Nylin & Gotthard, 1998).

Como podemos notar, esta amplia variación en respuestas al incremento de CO₂, sugiere que este factor ambiental puede ser una presión selectiva muy poderosa (DeLucia et al., 2012). Una razón importante de porque los brúquidos son plagas importantes de semillas, es por su gran capacidad de adaptarse a ambientes nuevos y cambiantes. Se ha visto un proceso muy similar en los escarabajos del género *Acanthoscelides*, y esto da la pauta para pensar en el gran potencial como plaga que los brúquidos del género *Zabrotes* pueden tener (Aebi et al., 2008).

Por otro lado, no podemos asegurar que para los insectos plaga como *Z. subfasciatus*. todo son ventajas. En general existen 3 mecanismos por los que una especie puede hacer frente al cambio ambiental 1) dispersión hacia lugares con condiciones ambientales óptimas 2) evolución genética 3) emergencia de plasticidad para tolerar cambios. Aunque la plasticidad es una alternativa tentadora, los ambientes extremos pueden interrumpirla alterando enormemente las normas de reacción (Chevin et al., 2010).

Chevin et al., (2010); proponen que los factores que determinan la persistencia de las especies ante cambios extremos ambientales, pertenecen a 3 clases: 1) factores demográficos, que pueden limitar la adaptación a ambientes cambiantes si los tiempos generacionales son muy largos, 2) Potencial evolutivo, que evidencia que tan rápido ocurre un cambio genético, y 3) Impacto ambiental, que mediante la plasticidad fenotípica, nos dice si el fenotipo óptimo se alcanza al menos tan rápido como se encuentra el cambio ambiental.

Estas 3 clases de factores nos dicen que el curso de las historias de vida de los insectos plaga ante cambio climático, puede cambiar ampliamente de una generación a otra. Por otro lado, aunque los efectos no sean enteramente positivos o negativos (en nuestro estudio enteramente negativos) dado el carácter dinámico del ambiente, nos indican qué dirección deben tomar los estudios respecto a este tópico.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

De acuerdo con nuestros resultados, podemos concluir que:

- 1) La fecundidad es afectada de forma positiva y directa por el incremento en temperatura y CO₂, aumentando en cada generación. Esta respuesta es esperada por las altas tasas metabólicas y mayor inversión de recursos a reproducción. Sugerimos (dado que no tenemos pruebas anaíticas que lo demuestren) que esto es resultado de un compromiso clásico entre supervivencia y reproducción, y que en este sistema, como en muchos otros, la fecundidad puede ser un rasgo plástico.
- 2) Existe un decremento en viabilidad de los huevos (mortalidad juvenil) en la condición 2100. Este efecto es completamente esperado debido a costos reproductivos, producto de que *Z. subfasciatus* decide asumir conductas reproductivas con propensión al riesgo.
- 3) La condición de contenido lipídico aumenta en la generación F1 pero se mantiene constante en las demás generaciones al compararlas entre condiciones (2100 vs 2016). Esto se explica parcialmente como un cambio en la asignación de recursos y de conductas reproductivas diferentes ante el mismo ambiente.
- 4) Longitud y peso son dos rasgos morfológicos que, en este estudio no tuvieron cambios significativos entre condiciones experimentales. Tal ausencia de efecto se debe a la forma fisiológica en la que se controla el tamaño en los insectos, y a que posiblemente, este rasgo morfológico está siendo asimilado genéticamente debido a múltiples presiones selectivas sobre *Z. subfasciatus* en su ambiente natural.
- 5) El cambio climático produce muchas respuestas diferentes en los insectos herbívoros, nuestro estudio contribuye para generar experimentos y modelos teóricos más eficientes y direccionarlos mejor.

Recomendaciones Futuras

- 1) Impulsar estudios experimentales en donde se involucren varios impulsores de cambio climático, debido a que los efectos de los factores ambientales pueden ser potenciados o amortiguados por los efectos de otros factores.
- 2) Atender las relaciones con otros niveles tróficos ante cambio climático. El control de plagas es un tópico que debe atenderse debido a la amplia variedad de respuestas desplegadas en todos los niveles, para hacer más eficiente el control biológico.
- 3) Incorporar modelos teóricos más potentes que involucren no sólo propiedades demográficas de las poblaciones en estudio ante cambio climático, sino además tomar en cuenta el potente factor ambiental.

REFERENCIAS

- Aebi, A., Shani, T., Hansson, C., Contreras-garduno, J., Mansion, G., & Benrey, B. (2008). The potential of native parasitoids for the control of Mexican bean beetles : A genetic and ecological approach. *2Biological Control*, *47*, 289–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.07.019>
- Alvarez, N., Hossaert-mckey, M., Restoux, G., Delgado-salinas, A., & Benrey, B. (2007). ANTHROPOGENIC EFFECTS ON POPULATION GENETICS OF PHYTOPHAGOUS INSECTS ASSOCIATED WITH DOMESTICATED PLANTS. *Evolution*, *61*(12), 2986–2996. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00235.x>
- Bergland, A. O. (2011). Mechanism of nutrient-dependent reproduction in dipteran insects. In T. Flatt & A. Heyland (Eds.), *Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-offs*. Oxford University Press.
- Bindoff, N. L., Stott, P. A., AchutaRao, K. M., Allen, M. R., Gillett, N., Gutzler, D., ... Zhang, X. (2013). Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.
- Boullis, A., Francis, F., & Verheggen, F. J. (2015). Climate change and tritrophic interactions: Will modifications to greenhouse gas emissions increase the vulnerability of herbivorous insects to natural enemies? *Environmental Entomology*, *44*(2), 277–286. <https://doi.org/10.1093/ee/nvu019>
- Brommer, J. E. (2000). The evolution of fitness in life-history theory. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *75*(3), 377–404. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2000.tb00049.x>
- Campan, E. D. M., & Benrey, B. (2006). Effects of seed type and bruchid genotype on the performance and oviposition behavior of *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera : Bruchidae). *Insect Science*, *13*, 309–318. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2006.00099.x>
- Campan, E. D. M., Callejas, A., Rahier, M., & Benrey, B. (2005). Interpopulation Variation

in a Larval Parasitoid of Bruchids, *Stenocorse bruchivora* (Hymenoptera : Braconidae): Host Plant Effects. *Environmental Entomology*, *34*(2), 457–465.

Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>

Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., ... Thornton, P. (2013). Carbon and Other Biogeochemical Cycles. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.

Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., ... Wehner, M. (2013). Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.

Crowder, D. W., & Harwood, J. D. (2014). Promoting biological control in a rapidly changing world, *75*, 1–7.

Cubasch, U., Wuebbles, D., Chen, D., Facchini, M. C., Frame, D., Mahowald, N., & Winther, J. G. (2013). Introduction. In T. F. Stocker, D. Qin, G. K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press.

De Jong, G. (1994). The fitness of fitness Concepts and the Description of Natural Selection. *The Quarterly Review of Biology*, *69*, 3–29.

de Sassi, C., & Tylianakis, J. M. (2012). Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass. *PLoS ONE*, *7*(7).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040557>

- DeLucia, E. H., Nability, P. D., Zavala, J. A., & Berenbaum, M. R. (2012). Climate Change: Resetting Plant-Insect Interactions. *Plant Physiology*, *160*(4), 1677–1685.
<https://doi.org/10.1104/pp.112.204750>
- Do Valle Teixeira-Ribeiro, I., Barchuk, A. R., & Zucoloto, F. S. (2008). Host preference of the bean weevil *Zabrotes subfasciatus*. *Insect Science*, *15*, 335–341.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2008.00218.x>
- Dominic, E. A. ., & Chapman, T. (2011). Mechanism underlying reproductive trade-offs: Costs of reproduction. In T. Flatt & A. Heyland (Eds.), *Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-offs*. Oxford University Press.
- Fabian, D., & Flatt, T. (2012). Life History Evolution. *Nature Education Knowledge*, *3*(10), 24.
- Flatt, T. (2015). Paying the costs of reproduction. *eLife*, *4*, 1–3.
<https://doi.org/10.7554/eLife.09556>
- Flint, M. L., & Dreistadt, S. H. (1998). *Natural Enemies Handbook: The Illustrated Guide to Biological Pest Control*. (J. K. Clark, Ed.). University of California Press.
- Fusco, G., & Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution : facts and concepts. *Phil. Tans.R. Soc. B*, *365*, 547–556.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>
- Hartmann, D. L., Klein Tank, A. M. G., Rusticucci, M., Alexander, L. V., Brönnimann, S., Charabi, Y., ... Zhai, P. M. (2013). Observations: Atmosphere and Surface. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.
- Kingsolver, J. M. (2004). *Handbook of the Bruchidae of the united States and Canada (Insecta, Coleoptera) Vol I*. (Vol. I).
- Lu, X., Siemann, E., He, M., Wei, H., Shao, X., & Ding, J. (2015). Climate warming increases biological control agent impact on a non-target species. *Ecology Letters*,

18(1), 48–56. <https://doi.org/10.1111/ele.12391>

- Masson-Delmotte, V., Schulz, M., Abe-Ouchi, A., Beer, J., Ganopolski, A., González Rouco, J. F., ... Timmermann, A. (2013). Information from Paleoclimate Archives. In S. T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.
- Moiroux, J., Boivin, G., & Brodeur, J. (2015). Temperature influences host instar selection in an aphid parasitoid: support for the relative fitness rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(4), 792–801. <https://doi.org/10.1111/bij.12545>
- Nylin, S., & Gotthard, K. (1998). Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 63–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.63>
- Pérez Mendoza, H. A., & Zuñiga Vega, J. J. (2010). Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Ciencias*, 99, 14–22.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 2362–2367. <https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Pimbert, M. P., & Pierre, D. (1983). Ecophysiological aspects of bruchid reproduction . I . The influence of pod maturity and seeds of *Phaseolus vulgaris* and the influence of insemination on the reproductive activity of *Zabrotes subfasciatus*. *Ecological Entomology*, 8, 87–94.
- Price, T., & Schluter, D. (1991). On the Low Heritability of Life-History Traits. *Evolution*, 45(4), 853–861.
- Rhein, M., Rintoul, S. R., Aoki, S., Campos, E., Chambers, D., Feely, R. A., ... Wang, F. (2013). Observations: Ocean. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... V. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.

- Ridgway, R. L., & Vinson, S. B. (1977). *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies*. University of Wisconsin - Madison: Plenum Press.
- Scheiner, S. (1993). Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 24(Figure 1), 35–68. Retrieved from <http://links.isiglobalnet2.com/gateway/Gateway.cgi?GWVersion=2&SrcAuth=mekentosj&SrcApp=Papers&DestLinkType=FullRecord&DestApp=WOS&KeyUT=A1993MJ37100002%5Cnpapers2://publication/uuid/BA0183C2-52A4-4FF3-9D6C-C93111481610>
- Selvaraj, S., Ganeshamoorthi, P., & Pandiaraj, T. (2013). Potential impacts of recent climate change on biological control agents in agro-ecosystem: a review. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 5(12), 845–852. <https://doi.org/10.5897/IJBC2013.0551>
- Shingleton, A. W. (2011). Evolution and the regulation of growth and body size. In T. Flatt & A. Heyland (Eds.), *Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-offs*. Oxford University Press.
- Sober, E. (2001). The Two Faces of Fitness. In *Thinking About Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives* (Vol. 2, pp. 309–321). <https://doi.org/10.1177/001041407000300305>
- Stearns, S. C. (1980). A new view of life-history evolution. *Oikos*, 35(2), 266–281. <https://doi.org/10.2307/3544434>
- Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, 3(3), 259–268.
- Stearns, S. C. (2000). Daniel Bernoulli (1738): Evolution and economics under risk. *Journal of Biosciences*, 25(3), 221–228. <https://doi.org/10.1007/BF02703928>
- Stearns, S. C. (2000). Life History Evolution: Success, Limitations, and Prospects. *Naturwissenschaften*, 87(11), 476–486. <https://doi.org/10.1007/s001140050763>
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Alexander, L. V., Allen, S. K., Bindoff, N. L., ... Xie, S.-P. (2013). Resumen técnico. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley (Eds.), *Cambio climático 2013. Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Cambridge, Reino Unido

y Nueva York, NY, Estados Unidos de América: Cambridge University Press.

Teixeira, I. R. V., Barchuk, A. R., Medeiros, L., & Zucoloto, F. S. (2009). Females of the weevil *Zabrotes subfasciatus* manipulate the size and number of eggs according to the host seed availability. *Physiological Entomology*, 34, 246–250.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2009.00682.x>

Teixeira, I. R. V., & Zucoloto, F. S. (2003). Seed suitability and oviposition behaviour of wild and selected populations of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae) on different hosts. *Journal Of Stored Products Research*, 39, 131–140.

Teixeira, I. R. V., & Zucoloto, F. S. (2012). Intraspecific competition in *Zabrotes subfasciatus*: Physiological and behavioral adaptations to different amounts of host. *Insect Science*, 19, 102–111. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2011.01425.x>

Welch, K. D., & Harwood, J. D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy – pest interactions in a changing environment. *Biological Control*, 75, 18–27.

<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.004>

Yampolsky, L. Y. (2002). Life history theory. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–6.

Zera, A. J., & Harshman, L. G. (2001). The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 95–126.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114006>

Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. (2006). Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: A metaanalysis. *Global Change Biology*, 12(1), 27–41. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01086.x>