

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que las semillas de las subespecies cultivadas de *P. coccineus* ofrecen mejores recursos para el parasitoide *S. bruchivora* en comparación con las semillas de la subespecie silvestre. Las semillas de las subespecies cultivadas son más atractivas para las hembras de los parasitoides las cuales ovipositan un mayor número de huevecillos en los hospederos que ahí se desarrollan y es en éstos donde su desempeño es mejor.

En otros sistemas que incluyen plantas silvestres y cultivadas se han obtenido resultados similares que indican que tanto los herbívoros como los enemigos naturales de éstos tienen mejores desempeños cuando utilizan plantas que han estado sometidas a procesos de domesticación que cuando utilizan plantas que han permanecido en estado silvestre. Prueba de ello lo encontramos en el lepidóptero *Pieris rapae* el cual al alimentarse de una crucífera cultivada (*Brassica oleracea*) tuvo un tiempo de desarrollo menor y produjo pupas de mayor peso que cuando se alimentó de una crucífera silvestre (*Lunaria annua*). De la misma manera, cuando el parasitoide *Cotesia glomerata* parasitó larvas alimentadas con estas dos especies de crucíferas, tuvo una progenie de mayor talla, con un tiempo de desarrollo más corto y una mayor sobrevivencia en las larvas alimentadas de la especie cultivada en comparación con las alimentadas de la especie silvestre (Benrey *et al.*, 1998). Este mismo parasitoide presentó una mayor atracción por plantas de la crucífera cultivada que por la silvestre (Benrey *et al.*, 1998). La misma tendencia se observó en el brúquido *Zabrotes subfasciatus* cuando se alimentó de semillas silvestres y cultivadas del frijol *Phaseolus coccineus*. Aquellos brúquidos emergidos de las semillas cultivadas fueron de mayor tamaño y tuvieron un tiempo de desarrollo menor que aquellos que emergieron de las semillas silvestres (Callejas, 1996). Los trabajos anteriores muestran evidencia de que las plantas cultivadas son mejores plantas hospederas que las silvestres y de la misma forma, ofrecen mejores recursos a los enemigos naturales de los herbívoros que de ellas se alimentan.

Una de las posibles explicaciones a estos resultados es la pérdida de mecanismos de defensa químicos en las plantas cultivadas ya que es frecuente encontrar que las plantas cultivadas tengan niveles bajos de aleloquímicos para la defensa en comparación con las plantas silvestres (Evans, 1993). Se ha encontrado este patrón al comparar el ataque por



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.

herbívoros en diferentes especies de maíz, al estudiar un gradiente que incluyó desde plantas silvestres perennes hasta plantas de un cultivar moderno. En estas especies se encontró que las plántulas de maíz silvestre estuvieron mejor protegidas en contra de los herbívoros que las plantas del cultivar. También se encontró en estas especies que existe un gradiente en la inversión al crecimiento y reproducción inversamente asociada a la defensa en contra de los insectos (Rosenthal y Dirzo, 1997). Para las plántulas silvestres y cultivadas de dos especies de plantas de frijol se encontró el mismo comportamiento, las plántulas silvestres de *P. coccineus* y *P. lunatus* mostraron mayor resistencia a las infecciones provocadas por hongos patógenos, la cual fue más baja en las plántulas de especies cultivadas.

Así como en la domesticación se ha tendido a seleccionar en contra las características que no se desean (por ejemplo los sabores amargos producidos por aleloquímicos), también se han seleccionado a favor características tales como un mayor contenido de proteínas y carbohidratos (Evans, 1993) lo que hace a estas plantas más atractivas para sus consumidores.

Atracción del parasitoide hacia semillas de plantas cultivadas y silvestres

Los experimentos de atracción hacia semillas infestadas indican que las subespecies cultivadas (*P.c. coccineus* y *P. c. darwinianus*) son más atractivas para los parasitoides. Diversos autores han reportado que los metabolitos secundarios de las plantas y de las semillas pueden ser utilizados por los parasitoides como atrayentes que facilitan el proceso de localización de los hospederos (Elzen *et al.*, 1983; Elzen *et al.*, 1986; Williams *et al.*, 1988; Loughrin *et al.*, 1995; Donroy *et al.*, 1999), sin embargo, diversas especies de plantas cultivadas han perdido la capacidad de producción de estos metabolitos como consecuencia del proceso de domesticación (Sotelo *et al.*, 1995) lo que podría estar afectando a los parasitoides durante la localización de hospederos. Este fue el caso del parasitoide *Campoletis sonorensis* en el que se observó una mayor atracción hacia plantas silvestres de algodón con glándulas que emitían terpenoides volátiles en comparación con aquellas plantas que no las presentaban como consecuencia de la selección artificial a que habían sido sometidas (Elzen *et al.*, 1986).

Específicamente en las plantas del género *Phaseolus* algunos metabolitos secundarios tales como flavonoides y lectinas se han perdido durante el proceso de selección artificial (Lindig *et al.*, 1997) los cuales se ha conservado en las subespecies silvestres del mismo género, sin embargo se cree que estas sustancias no están involucradas en la atracción del parasitoide *S. bruchivora* pues no son volátiles y si estas tuvieran alguna función en la atracción, los parasitoides hubiesen sido atraído con mayor frecuencia hacia las semillas de la subespecie silvestre.

Para el parasitoide *Eupelmus vuilleti* que tienen como hospederos larvas que se desarrollan dentro de semillas de *Vigna unguiculata* y *Phaseolus vulgaris* se ha encontrado que los olores provenientes de las semillas donde se desarrollan sus hospederos, tienen un efecto en la conducta locomotora de las hembras de esta especie, es decir, cuando los parasitoides son expuestos a una corriente de aire que contiene el olor proveniente de estas semillas, éstos caminan, lo que no ocurre cuando son expuestos a una corriente de aire puro (Cortesero *et al.*, 1993). A pesar de lo anterior, aún no se ha hecho un análisis de cuáles son los compuestos involucrados en este proceso.

Debido a que en este trabajo *S. bruchivora* fue encontrado con más frecuencia en semillas de las subespecies cultivadas, se sugiere que probablemente los compuestos volátiles que están en las semillas y que están involucrados en la atracción de parasitoides no se han perdido durante el proceso de domesticación. En otros trabajos se ha sugerido que las plantas silvestres y cultivadas difieren en la diversidad de compuestos secundarios teniendo éstas diferentes mezclas de compuestos (Lindig *et al.*, 1997) lo cual también podría estar influyendo en la atracción de los parasitoides. Debido a lo anterior, hace falta un estudio más detallado sobre los volátiles presentes en las semillas de las subespecies utilizadas en este trabajo.

Los resultados de este experimento también sugieren que seguramente no es un solo factor el que está involucrado en la atracción hacia semillas. La elección que hace un parasitoide puede estar afectada por estímulos químicos como los compuestos secundarios de las plantas, pero también por estímulos visuales o una mezcla de ambos. Por ejemplo, para el parasitoide *Microplitis croceipes* se encontró que los estímulos olfativos y visuales son aditivos, es decir, aquellas hembras a las que se les dio experiencia con una combinación de estímulos visuales y olfativos, mostraron una mayor preferencia por la misma combinación de

estímulos con los que se le dio experiencia que aquellos que recibieron experiencia con solo uno de los estímulos (Wäckers y Lewis, 1994).

Para algunos parasitoides se ha encontrado que el tamaño de las estructuras vegetales en las que se encuentran sus hospederos tiene relación con el parasitismo (Weis y Abrahamson, 1985; Leyva *et al.*, 1991). Los ectoparasitoides *Bracon angelesius* y *Pteromalus* sp. prefirieron ovipositar en agallas grandes del género *Pontania* posiblemente debido a que en éstas se encuentran los mejores recursos para la progenie de los parasitoides (Clancy y Price, 1987).

Las semillas de *P. c. coccineus* y *P.c. darwinianus*, tienen semillas hasta dos veces más grandes que las semillas silvestres (Callejas, 1996) lo que representa un recurso aparentemente ideal para ser explotado por los herbívoros y por los enemigos de éstos. Además de que algunos de sus metabolitos secundarios se han perdido a través del proceso de domesticación. El brúquido *Z. subfasciatus* oviposita un mayor número de huevos en las semillas de las subespecies cultivadas que son de mayor tamaño que las semillas de especies silvestres (Callejas, 1996). Los parasitoides al utilizar hospederos grandes tienen los recursos suficientes para completar su desarrollo a diferencia de cuando se desarrollan en hospederos pequeños, lo que puede verse reflejado en el tamaño y proporción sexual de los parasitoides adultos (Gunasena *et al.*, 1989; King, 1994).

Hasta ahora no conocemos nada sobre otros estímulos visuales en la relación entre *S. bruchivora*, su hospedero *Z. subfasciatus* y las diferentes subespecies de frijol involucradas en la interacción, por lo que no podemos explicar si la forma, el color, o la testa con huevecillos de su hospedero son importantes en la atracción hacia las semillas, por lo que hace falta hacer experimentos en este sentido.

Efecto de la experiencia en la atracción hacia hospederos.

Aunque en muchas especies de parasitoides se ha encontrado un efecto de la experiencia sobre la subsecuente elección de los hospederos, en este trabajo, durante los experimentos de atracción, no se encontró evidencia de que la experiencia con semillas infestadas afectara la conducta de elección del parasitoide *S. bruchivora*. Diversos trabajos han reportado que la experiencia de las hembras parasitoides con sus hospederos o con la planta de alimentación de éstos tiene un efecto significativo sobre la elección de los

hospederos (Turlings *et al.*, 1989; Turlings *et al.*, 1990; Papaj y Vet, 1990; McAuslane *et al.*, 1991; Wäckers y Lewis, 1994).

Entre los estímulos que se han dado a las avispas parasitoides como experiencia se encuentran la permanencia por diferentes períodos de tiempo con estructuras vegetales dañadas por los hospederos, lo cual permite la percepción de diversos estímulos. Entre éstos se encuentran estímulos químicos como los compuestos volátiles producidos por las plantas y los hospederos (Turlings *et al.*, 1990, Papaj y Vet, 1990; Bjorksten y Hoffmann, 1995), o físicos como la forma, color y tamaño de los hospederos o de las estructuras donde éstos se encuentran (Wäckers y Lewis, 1994). Otra forma en la que se ha dado experiencia a las hembras parasitoides consiste en dejarlas con sus hospederos el tiempo suficiente hasta que éstas ovipositan, experiencia que se considera positiva pues aumenta la oviposición (Turlings *et al.*, 1993)

En este trabajo utilizamos el contacto con una semilla infestada basándonos en los trabajos anteriormente mencionados. A pesar de que en nuestros experimentos se dio una experiencia de veinticuatro horas con una semilla infestada, ésta no tuvo ningún efecto en la atracción que tuvieron las hembras hacia las semillas infestadas con sus hospederos. Una posible explicación se refiere al hecho de que para parasitoides que utilizan hospederos encerrados en semillas un contacto de veinticuatro horas con la semilla infestada podría no ser suficiente para que haya aprendizaje de estímulos. Sobre los compuestos químicos de las semillas, se piensa que la testa que las cubre impide la emisión de volátiles atractivos para los parasitoides (Cortesero *et al.*, 1993). Sobre los factores físicos, se sabe que algunos parasitoides son capaces de aprender colores o patrones asociados con sus hospederos o la planta de alimentación de éstos (Wäckers y Lewis, 1994). Sin embargo no se conoce nada sobre como afectan dichos estímulos a *S. bruchivora*. Tampoco fue posible saber si las hembras de nuestro experimento realizaron alguna oviposición, sin embargo por nuestras observaciones realizadas en el laboratorio sabemos que para las hembras de *S. bruchivora* 24 horas no son suficientes para que ovipositen, por lo que podemos suponer que no obtuvieron ninguna experiencia de este tipo.

Otra posible explicación es que las hembras si hayan aprendido un estímulo asociado a la subespecie de semilla infestada con la que tuvieron contacto, pero que dicho estímulo haya sido olvidado ya que se aisló a las avispas de cualquier estímulo relacionado con sus hospederos 24 horas antes de iniciar el experimento. Lo anterior puede apoyarse con la

evidencia encontrada para algunos parasitoides a los que se les ha dado experiencia y que han mostrado respuestas muy altas hacia el estímulo con el que han tenido contacto previo, sin embargo, dicha respuesta decae después de cierto tiempo como por ejemplo en los parasitoides *Diaretiella rapae* (Sheehan y Shelton, 1992) y *Campoletis sonorensis* (McAuslane *et al.*, 1991).

De esta forma se sugiere que algunos parasitoides pueden olvidar el aprendizaje que tuvieron en cierto momento ya que éste no es permanente y decae si no es reforzado con más experiencia. Para demostrar que existe un efecto de la experiencia en el parasitoide *S. bruchivora* se sugiere que se hagan los experimentos con hembras que se sepa que han ovipositado, eso se puede lograr dejando a las hembras con sus hospederos por 48 horas, después de los cuales se puede hacer una disección de las semillas para saber si el hospedero ha sido parasitado. Posteriormente con esas hembras se pueden realizar los experimentos de elección de hospederos.

El otro experimento con el que se puede probar que los parasitoides obtienen experiencia de las semillas infestadas aunque no lleven a cabo ninguna oviposición, consiste en utilizar a las hembras inmediatamente después de que han tenido contacto con la semillas para evitar que olviden el aprendizaje que pudieron haber adquirido.

Aceptación de hospederos desarrollados en semillas de plantas cultivadas y silvestres.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que los hospederos desarrollados en semillas de plantas cultivadas son más parasitados que aquellos que se desarrollaron en semillas de plantas silvestres. Este parasitismo diferencial de hospederos que se desarrollan en semillas de plantas cultivadas y silvestres puede deberse a los cambios químicos y físicos producidos en el primer nivel de esta interacción tritrófica como resultado del proceso de domesticación. La composición química de las semillas, el gigantismo y la presencia de una testa menos dura (Smart, 1988; Delgado, 1988; Evans 1993) son algunas de las características propias de las plantas cultivadas que podrían estar afectando la aceptación de los hospederos.

Como se observó en la atracción, el primer paso de la selección de hospederos, hay una marcada tendencia de los parasitoides a dirigirse hacia las semillas de subespecies cultivadas, lo que aumenta la probabilidad de que sean los hospederos de estas semillas los

que sean aceptados con mayor frecuencia. Además, las características físicas de la semilla pueden ser de gran relevancia en este proceso. En algunos estudios se ha encontrado que la dureza de ciertos tejidos vegetales repercute en la conducta y tasa de parasitismo de algunos himenópteros. Por ejemplo, las tasas de parasitismo de las avispas *Eurytoma gigantea* y los ectoparasitoides *Bracon angelesius* y *Pteromalus* sp y en agallas fueron mayores en agallas que presentaban tejidos menos duros y por lo tanto más fáciles de ser penetrados por el ovipositor (Weis y Abrahamson, 1985; Clancy y Price, 1987).

De la misma manera, se ha encontrado para algunos depredadores de semillas que la dureza de las testas tiene un efecto defensivo contra ellos. Por ejemplo, las semillas del mango *Mangifera indica* presentan testas que resultan muy duras para la larva de primer estadio del curculiónido *Stemochetus mangiferae* de tal forma que ésta no puede perforarlas (Janzen, 1971). Si este factor tiene un efecto sobre el segundo nivel de la interacción, es posible suponer que también ocurra algo similar en el tercer nivel. Los parasitoides de hospederos endofitófagos o de depredadores de semillas, deben ser capaces de librar las dificultades de ovipositar a través de los tejidos de las plantas.

En el caso de parasitoides que utilizan organismos encerrados dentro de semillas, la dureza de la testa determinaría la disponibilidad de los hospederos. El brúquido *Z. subfasciatus*, el cual usamos como hospedero en este trabajo, una vez que se encuentra dentro de la semilla hace una galería por la cual avanza varios milímetros a partir del sitio en el que fue ovipositado. Debido a este comportamiento las hembras de *S. bruchivora* deben perforar la testa con el ovipositor para alcanzar a sus hospederos y ovipositar (obs. pers.). Además, se sabe que tienen mecanismos para detectar a los hospederos y conocer su tamaño a pesar de que no pueden tener contacto directo con ellos. Uno de estos mecanismos consiste en utilizar vibraciones producidas por la larva que son captadas a través de ciertas estructuras por medio de las antenas (Lawrence, 1981). En *S. bruchivora* es común encontrar a las avispas sobre las semillas tocando repetidamente la testa con las antenas lo que probablemente sirve para localizar a los hospederos, conocer su tamaño y decidir si son o no aceptados. La presencia de una testa gruesa seguramente impide el proceso de aceptación descrito anteriormente.

Aunque falta investigar de manera directa el efecto de la dureza de la testa de las semillas sobre la aceptación de los hospederos, estos datos sugieren que la aceptación de

los hospederos desarrollados en subespecies cultivadas se debe a que las características de estas plantas determinan que éstos sean más accesibles para los parasitoides.

Diversos trabajos han reportado que la calidad de los hospederos (*i.e.* tamaño y estatus nutricional) también influye en la aceptación de los parasitoides. Aquellos hospederos que son relativamente más grandes (Gunasena *et al.*, 1989;) o que fueron alimentados con plantas de mejor calidad (Fox *et al.*, 1990; Bentz *et al.*, 1996) representan mejores recursos para la progenie de los parasitoides por lo que son más parasitados. Características como una talla grande también son determinantes en la elección y aceptación de hospederos (Bjorksten y Hoffmann, 1995). En este caso, la biomasa de las larvas de cuarto estadio de *Z. subfasciatus* es mayor cuando se desarrolla sobre semillas cultivadas (P.c.c. = 3.62 ± 0.24 mg, P.c.d.= 2.80 ± 0.19 mg) que en silvestres (P.c.f. = 2.76 ± 0.19 mg, datos no publicados) por lo que se podría suponer que representan un mejor recurso.

Con respecto a la presencia de compuestos químicos, aún no se sabe si éstos existen en las semillas de *P. coccineus* silvestres y cultivadas o en los hospederos que en ellas se desarrollan que determinen la conducta de aceptación de los parasitoides. Sin embargo, para otras especies de parasitoides se ha encontrado que existen sustancias químicas que inducen a la oviposición (Vinson, 1984), tales como hidratos de carbono de cadena larga, cetonas y compuestos esterificados (Rutledge, 1996).

Desempeño de *S. bruchivora* en semillas cultivadas y silvestres de *P. coccineus*.

Aunque en muy pocos trabajos se ha analizado el efecto que tienen las plantas cultivadas y silvestres sobre el desempeño de los parasitoides (Idris y Graphius, 1991; Benrey *et al.*, 1998), estos resultados coinciden con la predicción de que las plantas cultivadas proveen hospederos de mejor calidad lo que se ve reflejado en los parámetros de desempeño del parasitoide *S. bruchivora* evaluados en este trabajo.

Proporción de parasitismo

Uno de los parámetros de desempeño en los que se cumple nuestra predicción es la proporción de parasitismo. En los dos bloques analizados, esta proporción fue mayor para aquellos parasitoides que utilizaron hospederos que se desarrollaron en las semillas de subespecies cultivadas. Aunque en el primer bloque la proporción de parasitismo de las

avispas emergidas de hospederos de semillas cultivadas fue aproximadamente del 67% y en el segundo bloque de casi la mitad (entre el 30 y 35%), la tendencia general indica un parasitismo mayor en subespecies cultivadas comparado con las avispas que usan hospederos de la subespecie silvestre en donde la proporción de parasitismo fue aproximadamente del 15%.

Las diferencias en la proporción de parasitismo entre un bloque y otro pueden deberse a la edad de las semillas, es decir, cuando se usaron las semillas del segundo bloque éstas eran cinco meses más viejas que las del primero por lo que pudieron haberse deshidratado, haber aumentado la dureza de sus testas o haber cambiado su composición química, aspectos que aún no han sido estudiados.

Los resultados concuerdan con lo encontrado por Benrey *et al* (1998) para otro sistema que involucra al lepidóptero *Pieris rapae* alimentándose de la crucífera cultivada (*Brassica oleracea*) y la silvestre (*Lunaria annua*), en este caso, el parasitoide *Cotesia glomerata* presentó un porcentaje de parasitismo del 45% cuando utilizó a los hospederos desarrollados en las plantas cultivadas en contraste con el 25% de parasitismo encontrado cuando utilizó a los hospederos de plantas silvestres.

Proporción sexual

Con respecto a las proporciones sexuales, en estos experimentos encontramos una mayor proporción de hembras cuando los parasitoides emergieron de hospederos desarrollados en la subespecie silvestre. Si suponemos que debido a las características de las semillas, los hospederos desarrollados en semillas silvestres son los de menor calidad debido a sus características físicas y químicas, hubiésemos esperado una proporción sexual sesgada hacia machos en los parasitoides emergidos de estos hospederos (Charnov *et al.*, 1981; King, 1993).

La suposición anterior se basa en el modelo de la manipulación de la proporción sexual en himenópteros parasitoides según la calidad del hospedero en el cual se predice que las hembras ovipositarán una mayor proporción de huevos fertilizados que darán origen a hembras en contraste con los hospederos pequeños en los que ovipositarán huevos no fertilizados que darán origen a machos (Charnov *et al.*, 1981; King, 1993).

Debido a que en las especies solitarias solo se desarrolla un parasitoide por hospedero, la cantidad de recursos disponibles para el desarrollo del parasitoide está

altamente relacionada con el tamaño del hospedero (King, 1993). En general, los hospederos grandes proveen más recursos para el desarrollo de la progenie por lo que se consideran de mayor calidad. La razón por la cual en los parasitoides grandes se ovipositan más hembras es que éstas requieren de más recursos que los machos para alcanzar un desarrollo completo y es posible que las hembras en desarrollo en hospederos pequeños agoten los recursos disponibles y mueran antes de alcanzar la madurez. Por el contrario, los recursos presentes en hospederos pequeños pueden ser suficientes para que el desarrollo de los parasitoides machos se complete (Luck *et al.*, 1991).

Contrariamente a lo que nosotros hallamos, en varios estudios se ha encontrado que en los hospederos desarrollados en las plantas que ofrecen mejores recursos se obtienen proporciones sexuales sesgadas hacia hembras. Por ejemplo, las escamas desarrolladas en hojas de *Citrus limon*, en donde el desempeño de la escama es mejor que en otras especies del mismo género, produjeron casi dos veces más el porcentaje de hembras del parasitoide *Aphitis melinus* comparado con las escamas desarrolladas en otras especies de *Citrus* (Hare y Luck, 1991). Asimismo para el parasitoide *Diadegma insulare* se encontró una proporción sexual sesgada hacia hembras en los hospederos que presentaron la mejor calidad (*i.e.* plantas fertilizadas con nitrógeno; Fox *et al.*, 1990).

Lo anterior haría suponer que el tamaño de las larvas del hospedero *Z. subfasciatus* es mayor cuando se alimentan de semillas silvestres, sin embargo, datos del peso de larvas de cuarto estadio de *Z. subfasciatus*, indican que las larvas más grandes son aquellas que se desarrollan en semillas cultivadas (Rios y Benrey, datos no publicados).

Una explicación alternativa a estos resultados puede ser que, como fue planteado por King (1987), los parasitoides solo conocen la distribución de tamaños de los hospederos que tienen a su alcance, por lo que la habilidad para juzgar el tamaño de los hospederos es relativa. Actualmente no conocemos cual es la distribución de tamaños de las larvas utilizadas por estos parasitoides por lo que es necesario estudiar la distribución de tamaños de los hospederos en cada tipo de semillas para poder tener más claras las relaciones entre la proporción sexual y el tamaño de los hospederos.

Finalmente, es necesario aumentar el tamaño de la muestra para conocer las proporciones sexuales de tal forma que los resultados obtenidos para *S. bruchivora* no sean un artefacto provocado por la baja proporción de parasitismo encontrada en la subespecie silvestre, pues estos datos se obtuvieron con un tamaño de muestra de 2.

Tiempo de desarrollo

El tiempo de desarrollo de las hembras de *S. bruchivora*, a pesar de que varió entre bloques, es menor para aquellas que usaron hospederos de las subespecies cultivadas, lo cual concuerda con nuestra hipótesis. El tiempo de desarrollo de los machos para el primer bloque también concuerda con lo predicho en la hipótesis, es decir, el tiempo de desarrollo fue menor para los parasitoides desarrollados en hospederos de semillas cultivadas. En el caso del segundo bloque se observó que los machos emergidos de hospederos de semillas silvestres presentaron un tiempo de desarrollo menor comparado con los de hospederos de semillas cultivadas, sin embargo, estos resultados deben ser interpretados con reserva ya que el cálculo del tiempo de desarrollo para los machos emergidos de las semillas silvestres se hizo con un solo individuo ($n=1$) que fue el único que emergió y no nos permite evaluar la variabilidad de esta respuesta.

Para muchos organismos, un desarrollo rápido resulta benéfico porque conduce a una rápida iniciación de la reproducción, una duración más corta de las generaciones y por lo tanto, a altas tasas de incremento poblacional (Begon *et al.*, 1985). También reduce la amplitud de la ventana de vulnerabilidad de éstos ante sus enemigos naturales (Clancy y Price, 1987; Benrey y Denno, 1997).

A pesar de las excepciones encontradas, los resultados de este trabajo coinciden con lo reportado en otros estudios en los que los parasitoides desarrollados en hospederos de mayor calidad tuvieron tiempos de desarrollo menores. El tiempo de desarrollo del parasitoide *Venturia canescens*, desde la oviposición hasta la eclosión, varió significativamente cuando se emplearon diferentes estadios de su hospedero. Los parasitoides que utilizaron larvas de segundo estadio presentaron un tiempo de desarrollo cuatro días mayor (25 días) que los que utilizaron hospederos de estadios larvales posteriores. Los estadios larvales comparativamente más grandes o de mayor edad fueron en este caso considerados de mejor calidad (Harvey *et al.*, 1994). También el parasitoide *Cotesia glomerata* tuvo un tiempo de desarrollo más corto cuando su hospedero se alimentó de la crucífera cultivada *B. oleracea* (15 días) que cuando utilizó a hospederos desarrollados en la crucífera silvestre *L. annua* (24 días) (Benrey *et al.*, 1998).

La existencia de compuestos secundarios y un bajo estatus nutricional en las semillas silvestres, pueden estar retrasando el desarrollo de los parasitoides que usan a los

hospederos de éstas semillas. En el caso de las especies utilizadas en este trabajo, se conoce que el tamaño de las larvas de cuarto estadio y los individuos adultos de *Z. subfasciatus* presentan un tamaño mayor y un tiempo de desarrollo menor cuando utilizan a las subespecies cultivadas *P.c. coccineus* y *P.c. darwinianus* que cuando utilizan a la especie silvestre *P.c. formosus* (Obs. per. y Callejas, 1996). Estas características confieren una mayor calidad a los hospederos y por lo tanto, representan recursos de mejor calidad para los parasitoides ya que disminuyen su tiempo de desarrollo.

Tamaño

Aunque se esperaba que hubiese diferencias en el tamaño de los parasitoides emergidos de larvas desarrolladas en subespecies de frijol silvestres y cultivadas, este trabajo indica que no existen diferencias entre el tamaño de éstos parasitoides.

El tamaño de los parasitoides es un parámetro que se relaciona, en el caso de las hembras, con el tamaño de las estructuras reproductoras como las ovariolas, con el número de huevecillos producidos, la eficiencia de búsqueda de hospederos y la longevidad (van dem Assem *et al.*, 1989; Godfray, 1994; Visser, 1994). Todas estas características confieren una mayor adecuación a los parasitoides que presentan tamaños relativamente grandes comparados con el resto de la población (Hardy *et al.*, 1992; Visser, 1994). En el caso de los parasitoides machos se ha encontrado que cuando éstos son más grandes viven hasta dos veces más y pueden inseminar el doble de hembras en comparación con los machos pequeños (van dem Assem *et al.*, 1989), por ejemplo en el parasitoide *Aphaereta minuta* los parasitoides más grandes tuvieron una longevidad mayor un mayor número de huevos en las ovariolas comparadas con hembras más pequeñas de la misma especie (Visser, 1994).

Para *S. bruchivora* se ha encontrado una correlación positiva y significativa entre el tamaño de las hembras y su fecundidad, cuando usan como hospederos larvas de *Z. subfasciatus* desarrolladas en *P. vulgaris* (Reyes, en preparación) por lo que se suponía que las individuos que emergieran de plantas que representan un recurso de mejor calidad como son las semillas cultivadas, fueran de tamaños mayores en contraste con aquellos que emergieran de hospederos desarrollados en semillas silvestres, sin embargo, la calidad nutricional de las plantas y los hospederos puede estar afectando el tamaño de los parasitoides.

Se ha propuesto que el tamaño de los parasitoides puede estar en función de la dieta del hospedero, por ejemplo, las sustancias tóxicas que adquiere de las plantas el hospedero pueden afectar órganos, tejidos o células del parasitoide o resultar en un complejo con nutrientes importantes para el parasitoide que éste no puede utilizar (Campbell y Duffey, 1981 en Williams *et al.*, 1988) También la dieta del hospedero puede contribuir en la formación de complejos inhibidores del sistema enzimático afectando la digestión de nutrientes o alterando el sistema de desintoxicación de éste, dejando al parasitoide más vulnerable a las toxinas del hospedero. Casos como este ocurren cuando los herbívoros consumen plantas de algodón que contienen gossipol (Williams *et al.*, 1988) ó plantas de tabaco que contienen nicotina (Barbosa, 1988).

Vinson y Barbosa (1987) propusieron que el crecimiento y desarrollo de los parasitoides no depende simplemente de que los nutrientes esenciales se encuentren en sus hospederos, sino de que estos nutrientes estén disponibles, es decir, que aunque los nutrientes estén presentes en el hospedero el parasitoide debe ser capaz de utilizarlos en su propio metabolismo.

Una determinada estructura vegetal puede ocasionar que la cantidad de nitrógeno o algún otro nutriente esencial en los tejidos del herbívoro sea menor al óptimo para el desarrollo y crecimiento de los parasitoides. Se ha observado que la química secundaria de las plantas no solo afecta la fisiología y conducta del herbívoro sino que también afecta la calidad del herbívoro como un recurso para el parasitoide (Williams *et al.*, 1988).

El análisis químico realizado a las semillas de las subespecies silvestres y cultivadas empleadas en este trabajo mostró que las semillas de *P.c. formosus* y *P.c. darwinianus* tienen las concentraciones más elevadas de fósforo ($0.6 \pm 0.2\%$ y $0.68 \pm 0.17\%$) y nitrógeno ($4.3 \pm 1\%$ y $4.3 \pm 1.2\%$) totales (Benrey *et al.*, datos no publicados) Aunque las concentraciones de estos elementos son más altas en estas subespecies, esto no significa que los hospederos que se desarrollan en estas semillas sean los que tengan también las concentraciones más altas de estos elementos. El nitrógeno y fósforo pueden estar formando parte de compuestos que no son asimilables por los hospederos como alcaloides, inhibidores de proteasas, glicósidos cianogénicos, así como aminoácidos no proteicos (Mattson y Scriber, 1987; Johnson y Kistler, 1987).

Un análisis bromatológico de las semillas podría ayudarnos a explicar qué compuestos de las semillas son aprovechados en la nutrición de los brúquidos y su repercusión en la nutrición de los parasitoides.

No se conocen con claridad la calidad nutritiva de los hospederos de *S. bruchivora* ni tampoco cuales son los mecanismos mediante los cuales el parasitoide hace uso de los nutrientes de sus hospederos, aspectos que se sugiere sean estudiados en el futuro.

Experimentos de atracción hacia compuestos volátiles mediante el uso del olfatómetro.

Para varios sistemas planta-herbivoro-parasitoide los ensayos realizados utilizando un olfatómetro han podido evidenciar que el uso de compuestos volátiles provenientes de la planta de alimentación del hospedero o de productos de este último, tienen un efecto en la atracción hacia hospederos por parte de los parasitoides (Cortesero *et al.* 1993; Wäckers 1994; Steidle y Schöller, 1997).

En este trabajo, se intentó con poco éxito conocer la preferencia de los parasitoides hacia los volátiles de semillas infestadas tanto cultivadas como silvestres mediante el uso de un olfatómetro. Lo anterior podría estar indicando que no son los compuestos volátiles secundarios las fuentes más importantes de atracción para los parasitoides que utilizan a los hospederos de estas semillas, y que por lo tanto los parasitoides encuentran a sus hospederos utilizando otro tipo de señales como las visuales como ocurre en otros parasitoides (Leyva *et al.*, 1991; Wäckers, 1994). Una explicación alternativa es que la instalación de las condiciones para que se lleven a cabo este tipo de experimentos aun no se han logrado por lo que el bioensayo utilizado no es el más correcto para probar la atracción hacia diferentes estímulos en éste parasitoide.

Comparando estos experimentos con aquellos en los que si hay una clara respuesta de los parasitoides hacia estímulos olfativos, encontramos que para *S. bruchivora* no hay una respuesta clara que indique que los parasitoides están respondiendo y teniendo alguna conducta como caminar o hacer movimientos con las antenas tal como lo reportado por Cortesero (1993), lo que puede estar indicando que existe algún factor de distracción en los parasitoides como puede ser la iluminación, la corriente de aire, o la formación de remolinos dentro de los tubos. Se ha observado en otros trabajos que la velocidad del aire, así como la intensidad de la luz son factores importantes que afectan la conducta de los parasitoides cuando se utilizan este tipo de aparatos (Opp y Prokopy, 1986). La detectabilidad de estímulos olfativos está en función de la tasa de emisión de moléculas, el área en el que

estas son liberadas, la distancia entre el insecto y la fuente de olor, la velocidad del viento, la turbulencia y probablemente el contraste con otros olores del ambiente (Wäckers, 1994).

Debido a lo anterior, es necesario hacer más pruebas con las cuales se puedan establecer las condiciones de iluminación, intensidad de la corriente de aire, fuente de olor apropiada (ya sean semillas infestadas o larvas expuestas), así como la edad y condiciones de los parasitoides para llevar a cabo experimentos en los que se aprecie de un a manera confiable la preferencia de los parasitoides hacia estímulos olfativos.

Domesticación e interacciones tritróficas.

Una vez concluido este trabajo podemos evidenciar como las interacciones entre plantas y animales pueden ser mejor comprendidas cuando se analizan más de dos niveles tróficos a diferencia de cuando se estudian dos niveles que es como tradicionalmente se habían estudiado.

Los resultados al estudiar solo dos niveles pueden ser muy diferentes a cuando se estudian las interacciones tomando en cuenta el efecto del tercer nivel. Los estudios realizados, sobre todo en laboratorio usando el primero y segundo niveles de las interacciones muestran un comportamiento que es frecuentemente distinto a cuando se observa el efecto de los enemigos naturales, que evidentemente es un escenario mucho más parecido a lo que ocurre en la naturaleza (Lawton y McNeill, 1979; Kareiva y Sahakian, 1990).

Actualmente se han desarrollado teorías que abarcan el estudio de las interacciones multitróficas conocidas como teorías de las fuerzas ascendentes y descendentes. Éstas dicen que el control en interacciones multitróficas puede encontrarse en los primeros niveles de la interacción, es decir en las plantas (bottom-up) o en los niveles superiores, es decir en los depredadores.

El estudio del efecto de la domesticación de las plantas sobre los parasitoides pone de manifiesto que las plantas tienen un claro efecto en los depredadores, afectando la localización de hospederos y el desempeño de los parasitoides. Por otro lado también podemos ver que el tercer nivel tiene un efecto sobre los niveles intermedios y de ahí, la necesidad de conocer qué pasa en las plantas como consecuencia del efecto del tercer nivel. Hay muy poca evidencia del efecto de las fuerzas ascendentes y descendentes en ecosistemas terrestres, sin embargo en uno de estos trabajos se encontró que ambas

fuerzas pueden estar actuando simultáneamente al medir su efecto sobre los consumidores primarios (Hunter *et al.*, 1997).

Los enemigos naturales han sido vistos como una parte esencial de los factores de regulación de las poblaciones de insectos, la evidencia la encontramos en aquellos insectos que han sido introducidos en áreas geográficas nuevas en los que no están sus enemigos naturales y que por lo tanto sus poblaciones tienen crecimientos enormes lo cual no ocurre en sus lugares de origen donde las poblaciones son reguladas por sus enemigos naturales ahí presentes (Price, 1987; Hassell, 1986).

Una aplicación directa de estos conocimientos la encontramos en el control biológico de plagas agrícolas. Existen numerosos ejemplos de casos exitosos de control biológico donde se ha estimado la abundancia de herbívoros en ausencia y presencia de parasitoides y se ha comprobado la efectividad de los enemigos naturales para mantener las poblaciones de herbívoros por niveles inferiores a aquellos que causan daños principalmente económicos (DeBach, 1974; Reeve y Murdoch, 1986; Strand y Obrycki, 1996).

Este estudio en particular demuestra que las características del primer nivel de la interacción tienen, como era de esperarse, un efecto sobre el segundo nivel y consecuentemente sobre los enemigos naturales que constituyen el tercer nivel de la interacción.

Como podemos ver, la domesticación de las plantas está jugando un papel muy importante en las interacciones que se establecen con los organismos de niveles superiores. En un principio se mencionó que las plantas han sido manejadas para satisfacer principalmente necesidades humanas y que por lo tanto han cambiado tanto en su morfología como en su fisiología de tal forma que ciertas estructuras puedan ser utilizadas con los mayores beneficios por los seres humanos. Sin embargo, estos cambios han repercutido directamente con los demás organismos que interactúan con ellas, es decir con los herbívoros o depredadores de semillas y con los enemigos naturales de éstos.

En el caso particular de *P. coccineus*, hemos encontrado que los efectos de la domesticación resultan positivos para el parasitoides *S. bruchivora*. Características tales como la presencia de semillas más grandes con testa delgada y suave en las cuales se han suprimido mecanismos de protección, favorecen el desarrollo de parasitoides que utilizan como hospederos larvas que se han alimentado de estas semillas.

En otros casos la domesticación no ha resultado ser positiva para los parasitoides porque se han perdido estructuras o compuestos que les sirven para encontrar a sus

hospederos y por lo tanto la atracción y el desempeño de los parasitoides disminuye en este tipo de plantas. Por ejemplo en algunas especies de algodón (*Gossypium*) se han producido variedades que han perdido estructuras en las cuales producen terpenos que le sirven como defensa antiherbívoro. Sin embargo, esta misma sustancia sirve como atrayente para parasitoides, así que las plantas manejadas que han perdido la glándula que produce los terpenos no son tan atractivas para los parasitoides (Williams *et al.*, 1988; Elzen *et al.*, 1986), de tal forma que la posible disminución de la población de los herbívoros que se alimentan de estas plantas, debido a la acción de los parasitoides se ve disminuida.

Debido a estos resultados, podría empezar a pensarse en la introducción de este parasitoide como un controlador biológico de brúquidos que representan una de las plagas más importantes de granos almacenados de varios frijoles del género *Phaseolus*, entre ellos *P. coccineus*, aprovechando que las semillas de subespecies cultivadas son preferidas por los parasitoides durante la selección de hospederos y que la calidad de estas semillas permite un desempeño exitoso.

Existen ejemplos en los que las plantas que han cambiado características debido a la domesticación pueden ser protegidas del ataque de herbívoros gracias a la introducción de parasitoides (Starks *et al.*, 1972) o de otros enemigos naturales como los depredadores, como en las variedades resistentes de soya, las cuales no lo serían si no fuera gracias a la presencia de enemigos naturales ya que estas variedades son fuertemente atacadas por el herbívoro *Epilachna varivestis* que la variedad llamada susceptible debido a que el herbívoro necesita comer más de la resistente para completar su desarrollo, sin embargo, debido a que debe pasar más tiempo comiendo queda expuesto a su enemigo natural (pentatómido). En presencia de enemigos naturales el daño por herbívoros fue solo del 30% del daño causado en la variedad susceptible (Thompson 1982 en: Strong *et al.*, 1984).

Aunque falta conocer con más detalles el papel de la química en el sistema *Phaseolus coccineus-Zabrotes subfasciatus-Stenocorse bruchivora*, el hecho de que las especies cultivadas representen un mejor recurso para este parasitoide sugiere que existe un conjunto de características físicas y químicas que hace de las larvas desarrolladas en este tipo de semillas un recurso de mayor calidad para el parasitoide *S. bruchivora*.

Aun es necesario realizar experimentos en el campo que es donde actúan otros factores como los ambientales y el efecto de otros organismos, entre ellos, los de niveles tróficos superiores a los aquí estudiados. A pesar de lo anterior, con nuestro trabajo podemos

concluir que se apoya la predicción de que las plantas cultivadas representan un recurso de mejor calidad para los parasitoides, lo que se ve reflejado en una mayor atracción hacia ese tipo de semillas, una mayor aceptación de los hospederos que usan estas plantas como alimento y en un mejor desempeño por parte de los parasitoides.

LITERATURA CITADA.

- Alborn, H.T., W.J. Lewis y J.H. Tumlinson. 1995. Host-specific recognition kairomones for the parasitoid *Microplitis croceipes*). **Journal of Chemical Ecology** 21(11):1697-1708.
- Andow, D. A. y R. Prokrym. 1990. Plant structural complexity and host-finding by a parasitoid. **Oecologia** 82:162-165.
- Baehrecke, E.H., S.B. Vinson y H.J. Williams. 1990. Foraging behaviour of *Campoletis sonorensis* in response to *Heliothis virescens* and cotton plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 55:47-57.
- Barbosa, P. 1988. Natural enemies and herbivore-plant interactions: influence of plant allelochemicals and host specificity p.201-230. En: P. Barbosa y D.K. Letourneau (eds.). **Novel Aspects of Insect-Plant Interactions**. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1985. **Ecology. Individuals, Populations and Communities**. Blackwell Scientific publications. Oxford.
- Benrey, B. B. 1993. **Host-plant effect on the interaction of an insect herbivore and its larval parasitoid: The case of *Pieris rapae* (Lepidoptera:Pieridae) and *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae)**. Tesis doctoral. University of Maryland, E.U.A.
- Benrey, B. y R.F. Denno. 1997. The slow growth-high mortality hypothesis: test using the cabbage butterfly and its parasitoid **Ecology** 78:987-999.
- Benrey, B., R.F. Denno y L. Kaiser. 1997. The influence of plant species on attraction and host acceptance in *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Insect Behaviour** 10:619-630.
- Benrey, B., A. Callejas, L. Rios, K. Oyama y R.F. Denno. 1998. The effects of plant domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. **Biological Control** 11:130-140.
- Bentz, J. A., J. Reeves, P. Barbosa y B. Francis. 1996. The effect of nitrogen fertilizer applied to *Euphorbia pulcherrima* on the parasitization of *Bemisia argentifolii* by the parasitoid *Encarsia formosa*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 78:105-110.
- Bjorksten, T. A. y A. A. Hoffmann. 1995. Effects of pre-adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichoaramma*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 76:49-85.
- Callejas, A. 1996. **Variación de la conducta y parámetros de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) obre tres subespecies de *Phaseolus coccineus***. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carton, Y. 1987. Ecological and genetic significance of the encapsulation processes *Drosophila* against a parasitic wasp. **Parasitoid Insects** 48: 99-100.
- Carton, Y. y M Boulétreau. 1985. Encapsulation ability of *Drosophila melanogaster*: A genetic analysis. **Developmental and Comparative Immunology** 9: 211-219.
- Casas, J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. **Ecological Entomology** 14: 257-265.
- Charnov, E.L., R.L. Los-Den Hartogh, W.T. Jones y J. van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in variable environments. **Nature** 289:27-33

- Clancy, K.M. y P.W. Price. 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defense remain a paradox. *Ecology* 68:733-737.
- Coley, P.D., J. P. Bryant y F.S. Chapin. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Cortesero, A. M., J. P. Monge y J. Huignard. 1993. Response on the parasitoid *Eupelmus vuilleti* to the odours of the phytophagous host and its host plant in an olfactometer. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 69:109-116.
- Cortesero, A.M. y J. P. Monge. 1994. Influence of pre-emergence experience on response to host and host plant odours in the larval parasitoid *Eupelmus vuilleti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 72:281-288.
- Cortesero, A.M., J. P. Monge y J Huignard. 1995. Influence of two successive learning processes on the response of *Eupelmus vuilleti* Crw. (Hymenoptera: Eupelmidae) to volatile stimuli from host and host plants. *Journal of Insect Behaviour* 8:751-762.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology* 68:88-97.
- DeBach, P. 1974. **Biological Control by Natural Enemies**. Cambridge University Press. Cambridge
- Delgado, A. 1988. Variation, taxonomy, domestication and germplasm potentialities in *Phaseolus coccineus*. p.441-463. En: Gepts, P. (ed.). **Genetics, Resources, Domestication and Evolution in Phaseolus Beans**. Kluwer Academic Publishers. Amsterdam.
- Delgado, A., A. Bonet y P. Gepts. 1988. The wild relatives of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. p.163-184. En: Gepts, P. (ed.). **Genetics, Resources, Domestication and Evolution in Phaseolus Beans**. Kluwer Academic Publishers. Amsterdam.
- Dirzo, R. and J. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. *Journal of Ecology* 70: 101-117
- Drost, Y.C., W.J. Lewis y J.H. Tumlinson. 1986. Beneficial arthropod behaviour mediated by airborne semiochemicals. I. Flight behaviour and influence of pre-flight handling of *Microplitis croceipes* (Cresson), a larval parasitoid of *Heliotis*. *Journal of Chemical Ecology* 14:1607-1616
- Dussourd, D. E. y R.F. Denno. 1991. Deactivation of plant defense: correspondence between insect behaviour and secretory canal architecture. *Ecology* 72:1386-1396.
- Eben, A., M.E. Barbercheck y M. Aluja. 1997. Mexican diabroticite beetles: II. Test for preference of cucurbit hosts by *Acalymma* and *Diabrotica* spp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82:63-72.
- Ehrlich, P. R. y P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in plant coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Elzen, G. W., H.J. Williams y S.B. Vinson. 1983. Response by the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera Ichneumonidae) to chemicals (Synomones) in plants: implications for host habitat location. *Environmental Entomology* 12:1872-1876
- Elzen, G.W., H.J. Williams y S.B. Vinson. 1986. Wind tunnel flight responses by hymenopterous parasitoid *Campoletis sonorensis* to cotton cultivars and lines. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42:285-289.
- English-Loeb, G. M., A. K. Brody y R. Karban. 1993. Host-plant interactions between a generalist folivore and its tachinid parasitoid. *Journal of Animal Ecology* 6:465-471.

- Evans, L.T. 1993. **Crop Evolution, Adaptation and Yield**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fenny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. **Ecology** 51:565-581.
- Fenny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. **Recent Advances in Phytochemistry** 10:1-41.
- Ferguson, J.E. y R.L. Metcalf. 1985. Cucurbitacins: plant-derived defense compounds for diabroticites (Coleoptera: Chrysomelidae). **Journal of Chemical Ecology** 11: 311-318.
- Fox, L.R. y J. Eisenbach. 1992. Contrary choices: possible exploitation of enemy-free space by herbivorous insects in cultivated and wild crucifers. **Oecologia** 89:547-579.
- Fox, L.R., Letoumeau, D.K., J. Eisenbach y S.V. Nouhuys. 1990. Parasitism rates and sex ratios of a parasitoid wasp: effects of herbivore and plant quality. **Oecologia** 83:414-419.
- Godfray, H. C. J. 1994. **Parasitoids. Behavioural and Evolutionary Ecology** Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Gullan, P.J. y Cranston, 1995. **The Insects. An Outline of Entomology**. Chapman & Hall, Londres.
- Gunasena, G. H., S. B. Vinson and H. J. Williams. 1989. Interrelationships between growth of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) and that of its parasitoid, *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Annals of the Entomological Society of America** 82: 187-191.
- Hagen, K. S. 1986. Ecosystem analysis: Plant cultivars (HPR), entomophagous species and food supplements. p.151-197. En: D. J. Boethel y R. D. Eikenbary (eds.) **Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects**. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Hare, J. D. 1992. Effects of plant variation on herbivore-natural enemy interactions. p.278-298 En: R. S. Fritz y E.L. Simms (eds.) **Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics**. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hare, J. D. y Luck, R.F. 1991. Indirect effects of cultivars on life history parameters of a parasitic wasp. **Ecology** 72:1576-1585.
- Hardy, J.C.W., N. T. Griffiths y C. J. Godfray. 1992. Clutch size in a parasitoid wasp: a manipulation experiment. **Journal of Animal Ecology** 61:121-129.
- Harvey, J. A., I.F. Harvey, D. J. Thompson. 1994. Flexible larval growth allows use of a range of host size by a parasitoid wasp. **Ecology** 75:1420-1428.
- Hassell, M. P. 1986 Parasitoids and population regulation. p.201-224. En: J. Waage y D. Greathead. **Insect Parasitoids**. Academic Press, Londres.
- Hernández X, E., S. Miranda y C. Prywer. 1959. El origen de *Phaseolus coccineus* L. *darwinianus* Hdez. X. & Miranda C., subespecies nova. **Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural** 1-4:99-121.
- Hetz, M. y C.D. Johnson. 1988. Hymenopterous parasites of some bruchid beetles of North and Central America. **Journal of Stored Products Research** 24:131-143.
- Hunter, M. D., G. C. Varley y G.R. Gradwell. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited. **Ecology** 94:9176-9181.

- Idris A. B. y E. Graphius. 1991. Effects of wild and cultivated host plants on oviposition, survival, and development of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) and its parasitoid *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Environmental Entomology** 25:825-833.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution** 23:1-29.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematic** 2:465-492.
- Jeffries, M.J. y J.H. Lawton. 1984. Enemy free space and structure of ecological communities. **Biological Journal of The Linnean Society** 23:269-286.
- Johnson, C.D. y R. A. Kistler. 1985. Nutritional ecology of bruchid beetles. p.259-282. En: J.R. Slansky y J. D. Rodriguez (eds.). **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates**. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Kareiva, P. y Sahakian. 1990. Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. **Nature** 345:433-434.
- Kerlengue, V. y R.T. Cardé. 1996. Reinforcement mechanisms of olfactory conditioning during parasitization by the parasitoid *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae). **Journal of Insect Behaviour** 9:947-960
- King, B.H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. **Quarterly Review of Biology** 62:367-396.
- King, B.H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. En: D.L. Wrensch y M. A. Ebbert (eds.). **Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites**. Chapman y Hall. Nueva York.
- King, B.H. 1994. Effects of host size experience on sex ratios in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. **Animal Behaviour** 47:815-820.
- Kitano, H. and N. Nakatsuji. 1978. Resistance of *Apanteles* eggs to the haemocytic encapsulation by their habitual host, *Pieris*. **Journal of Insect Physiology** 24: 261-271.
- Langenheim, J.H. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. **Journal of Chemical Ecology** 20:1223-1280.
- Lawrence, P. O. 1981. Host vibration. A cue to host location by the parasite, *Biosteres longicaudatus*. **Oecologia** 48:249-251.
- Lawrence, P. O. 1990. The biochemical and physiological effects of insect host on the development and ecology of their insect parasites: An overview. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology** 13: 217-228.
- Lawton, J.H. y S. Micivelli. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. En: R.M. Anderson, B. D. Turner y L.R. Taylor (eds.) . **Population dynamics**. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Levin. 1972. The role of trichomes in plant defence **Quarterly Review of Biology** 48:3-15.
- Lewis W.J., D.Q. Nordlund, R.C. Gueldner, P.D: Teel y J.H. Tumlinson. 1982. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, feces and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. **Journal of Chemical Ecology** 8:1323-1332.
- Leyva, J.L., H.W. Browning y F.E. Gilstrap. 1991. Effect os host fruit species, size, and color on parasitization of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) by

- Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). **Environmental Entomology** 20:1469-1474.
- Lindig, C.R. 1997. Resistencia a hongos patógenos y fitoalexinas inducidas en plántulas de frijoles silvestres y cultivados de tres especies del género *Phaseolus*. Tesis de Maestría. UNAM, México.
- Lindig, C.R., B. Benrey y F. Espinosa. 1997. Phytoalexines, resistance traits and domestication status in *Phaseolus coccineus* and *Phaseolus lunatus*. **Journal of Chemical Ecology** 23:1997-2011
- Lindroth, R.L. 1991. Differential toxicity of plant allelochemicals to insects: roles of enzymatic detoxification systems. En: E. Bernays (ed.). **Insect-Plant Interactions**. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Loughrin, J.H., A. Manukian, R.R. Heath y J.H. Tumlinson. 1995. Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. **Journal of Chemical Ecology** 21:1217-1227
- Luck, R.F., R. Slouthamer y L.P. Nunney. 1991. Sex determination and sex ratio patterns in parasitic hymenoptera. p.442-476. En: D.L. Wrensch y M.A. Ebbert (eds.). **Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites**. Chapman y Hall. Nueva York.
- Mattson, W.J. y J.M. Scriber. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber, and mineral considerations. p.105-146. En: F. Slansky y J.G. Rodriguez (eds.). **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates**. John Wiley & Sons. Nueva York.
- McAuslane, H.J., S.B. Vinson y H.J. Williams. 1991. Influence of adult experience on host micro-habitat location by the generalist parasitoid, *Campoletis sonorensis*. **Journal of Insect Behaviour** 4:101-113.
- McCloud, E.S., D.W. Talamy y F. T. Halaweish. 1995. Squash beetle trenching behaviour: avoidance of cucurbitacin induction or mucilaginous plant sap? **Ecological Entomology** 20:51-59.
- Nordlund, D. A., W.J. Lewis y M. A. Altieri. 1988. Influences of plant-produced allelochemicals on the host/prey selection behaviours of entomophagous insects. p.65-90. En: P. Barbosa y D.K. Letourneau (eds.). **Novel Aspects of Insect-Plant Interactions**. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Obyrcki, J.J. 1986. The influence of foliar pubescence on entomophagous species. p.61-83. En: D. J. Boethel y R. D. Eikenbary (eds.) **Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects**. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Opp, S.B. y R.J. Prokopy. 1986. Approaches and methods for direct behavioural observation and analysis of plant-insects interactions. p.1-22. En: T. A. Miller (ed.). **Insect-Plant Interactions**. Springer-Verlag. Nueva York.
- Papaj, D. R. y L.E.M. Vet. 1990. Odor learning and foraging success in the parasitoid, *Leptopilina heterotoma*. **Journal of Chemical Ecology** 16:3137-3150.
- Pérez, G. y A. Bonnet. 1983. Himenópteros parasitoides de *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae) en Tepoztlán, Morelos. **Folia Entomológica Mexicana** 59:71-78.
- Pérez, G. y A. Bonnet. 1984. Algunas características biológicas de *Stenocorse bruchivora* (Crawford) (Hymenoptera: Braconidae). ectoparasitoides de *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae). **Folia Entomológica Mexicana** 62:59-74.

- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy?. *Ecology* 73:733-746.
- Price, P.W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J.N. Thompson y A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65.
- Price, P.W. 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels. p.11-30. En: D. J. Boethel y R. D. Eikenbary (eds.) *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Price, P.W. 1987. The role of natural enemies in insect populations. p.287-313. En: *Insect Outbreaks* Academic Press, Inc. London.
- Ramirez, T.E. 1991. *Tablas de vida y fertilidad del gorgojo Zabrotes subfasciatus Boh. (Coleoptera: Bruchidae) en cinco variedades del frijol Phaseolus vulgaris L.* Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo. Chapingo, Estado de México.
- Rausher, M. D. y P. Fenny. 1980. Herbivory, plant density and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology* 61:905-917.
- Reeve, J. D. y W. W. Murdoch. 1986. Biological control by the parasitoid *Aphytis melinus*, and population stability of the California red scale. *Journal of Animal Ecology* 55:1069-1082.
- Reyes, A. (en preparación). *Relación entre la variación del tamaño del cuerpo y algunos componentes de adecuación en Stenocorse bruchivora (Hymenoptera: Braconidae)*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rhoades, D.F. y R.G. Cates. 1976. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent advances in Phytochemistry* 10:168-213.
- Richerson, J.V. y DeLoach, C. J. 1972. Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae*. *Annals of the Entomological Society of America* 65:834-839.
- Rosenthal, G. A. y D. H. Janzen. 1979. *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, Nueva York.
- Rosenthal, G. A., D. H. Janzen y D.L. Dalhman. 1977. Degradation and detoxification of canavanine by a specialized seed predator. *Science* 196:658-660.
- Rosenthal, G. A. y R. Dirzo. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* 11:337-355.
- Rutledge, C. E. 1996. A survey of identified kairomones and synomones used by insect parasitoids to locate and accept their hosts. *Chemoecology* 7:121-131
- Ryan, R.B. y J. A. Rudinsky. 1962. Biology and habits of the Douglas fir beetle parasite, *Coeloides brunneri* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) in Western Oregon. *Canadian Entomologist* 94:748-763.
- Sabelis, M.W. y H.E. Van de Baan. 1983. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33:303-314.

- Sánchez, R.A. 1992. **Preferencia y supervivencia de *Zabrotes subfasciatus* en distintas variedades de frijol**. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México.
- SAS Institute. 1988. **SAS/STAT User's guide**, Release 6.03 Edition. SAS Institute Inc., Cary, Carolina del Norte.
- Schmidt, G.T. 1974. Host-acceptance behaviour of *Campoletis sonorensis* toward *Heliothis zea*. **Annals of the Entomological Society of America** 67:835-844.
- Sequeira, R. y M. Mackauer. 1992. Covariance of adult size and development time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its host, *Acrythosiphon pisum*. **Evolutionary Ecology** 6:34-44.
- Sequeira, R. y M. Mackauer. 1994. Variations in selected life-history parameters of the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* influence of host developmental stage. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 71:15-22.
- Sheehan, W. y A.M. Shelton. 1992. Discrimination of previously searched host sites by *Microplitis croceipes*. **Journal of Insect Behaviour** 2:743-759.
- Singer, M. O. 1986. The definition of measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. p.65-94. En: T. A. Miller (ed.). **Insect-Plant Interactions**. Springer-Verlag. Nueva York.
- Simmonds, N. W. 1979. **Principles of Crop Improvement**. Longman. Londres.
- Smartt, J. 1988. Morphological, physiological and biochemical changes in *Phaseolus* beans under domestication. p.143-161. En: Gepts, P. (ed.). **Genetics, Resources, Domestication and Evolution in Phaseolus Beans**. Kluwer Academic Publishers. Amsterdam.
- Sokal, R. R. y F.J. Rohlf. 1981. **Biometry**. W.H. Freeman and Company. Nueva York.
- Sotelo, A., H. Souza y M. Sánchez. 1995. Comparative study of the chemical composition of wild and cultivated beans. **Plant Foods for Human Nutrition** 47:93-100.
- Starks, K.J., R. Muniappan y R. D. Eikenbary. 1972. Interaction between plant resistance and parasitism against the greenbug on barely and sorghum. **Annals of the Entomological Society of America** 65:650-655.
- Steidle, J.L.M. y M. Schöller. 1997. Olfactory host location and learning in the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Journal of Insect Behaviour** 10:331-342.
- Strand, M. R. 1986. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. p.97-136. En: J. Waage y D. Greathead (eds.). **Insect Parasitoids**. Academic Press. Londres.
- Strand, M.R. y J.J. Obrycki. 1996. Host specificity of insect parasitoids and predators. **BioScience** 46: 422-429.
- Strong, D. R., Lawton, J.H. y S. R. Southwood. 1984. **Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms**. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Sugimoto, T. y S. Tsujimoto. 1988. Stopping rules of host search by the parasitoid *Chrysocharis pentheus* (Hymenoptera: Eulopidae) in host patches. **Researches in Population Biology** 30:123-135.
- Thurston, R. y P.M. Fox. 1972. Inhibition by nicotine of emergence of *Apantheles congregatus* from its host, the tobacco hornworm. **Annales of the Entomological Society of America** 65:547-550.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, W. J. Lewis and L. E. M. Vet. 1989. Beneficial arthropod behaviour mediated by airborne semiochemicals. VIII. Learning of host-related odors induced by a brief contact experience with host by-products in

- Cotesia marginiventris* (Cresson), a generalist larval parasitoid. **Journal of Insect Behaviour** 2: 217-225.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson and W. J. Lewis. 1990. Exploration of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasp. **Science** 250: 1251-1253.
- Turlings, T.C.J., F. L. Wäckers, L.E.M., Vet, W.J. Lewis y J.H. Tumlinson. 1993. Learning of host-location cues by hymenopterous parasitoids. p.51-78. En: A. C. Lewis y D. R. Papaj (eds.). **Insect learning: Ecological and Evolutionary Perspectives**. Chapman and Hall. Nueva York.
- Turlings, T.C.J. y B. Benrey. En prensa. The effects of plant metabolites on the behaviour and development of parasitic wasps. **Écoscience**.
- Udayagiri, S. y R.L. Jones. 1992. Role of parasitism of European corn borer by braconid specialist parasitoid *Macrocentrus grandii* Goidanich: isolation and characterization of plant synomones eliciting parasitoid flight response. **Journal of Chemical Ecology** 18:1841-1855.
- Vet, L. E. M. y M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology** 37:141-172.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology** 21:109-133.
- Vinson, S. B. 1984. Parasitoid-host relationships. p.205-236. En: W.J. Bell y R.T. Cardé (eds.). **Chemical Ecology of Insects**. Chapman and Hall. Londres.
- Vinson, S. B. y G. F. Iwantsch. 1980. Host suitability for insects parasitoids. **Annual Review of Entomology** 25:239-419.
- Vinson, S. B. y P. Barbosa. 1987. Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids. p.673-695. En: F. Slansky y J.G. Rodriguez (eds.). **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates**. Wiley. Nueva York.
- van den Assem, J. 1958. Host finding of *Chaetospila elegans* Westw. a parasite of *Sitophilus granarius* L. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 1:174-180.
- van Driesche, R.G. y T.S. Bellows, Jr. 1996. **Biological Control**. Chapman y Hall. Nueva York.
- van Raamsdonk, L.W.D. 1993. Wild and cultivated plants: the parallelism between evolution and domestication. **Evolutionary Trends in Plants** 7:73-84.
- van dem Assem, J., J. A. van Iersal y R.L. Los-den Hartogh. 1989. Is being large more important for females than for male parasitic wasps? **Behaviour** 108:160-195.
- Visser, M.E. 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Animal Ecology** 63:963-978.
- Wäckers, F. L. 1994. The effect of food deprivation on the innate visual olfactory preferences in the parasitoid *Cotesia rubecula*. **Journal of Insect Physiology** 40:641-649.
- Wäckers, F. y W.J. Lewis. 1994. Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson). **Biological Control** 4:105-112.
- Weis, A. E. y W.G. Abrahamson. 1985. Potential selective pressures by parasitoids on a plant-herbivore interaction. **Ecology** 66:1261-1269.
- Williams, H.J., G.W. Elzen y S.B. Vinson. 1988. Parasitoid-host-plant interactions, emphasizing cotton (*Gossypium*). p.171-200. En: P. Barbosa y D.K. Letourneau (eds.). **Novel Aspects of Insect-Plant Interactions**. John Wiley & Sons. Nueva York.

Winston, P. W. y D. H. Bates. 1960. Saturated solutions for control of humidity in biological research. **Ecology** 41:232-234.

APÉNDICE

El establecimiento de la colonia de parasitoides requirió del mantenimiento simultáneo de una colonia de brúquidos. En este caso se utilizó al brúquido *Zabrotes subfasciatus* sobre frijol común *Phaseolus vulgaris* (variedad "negro bola"). Para detalles sobre el cultivo de *Z. subfasciatus* ver Callejas, 1996.

Para establecer la colonia del parasitoide *Stenocorse bruchivora* se llevaron a cabo colectas de vainas de frijol *P. vulgaris* (silvestre) en el km 7 de la carretera México - Tepoztlán, Morelos. Dichas vainas se encontraban infestadas con brúquidos y parasitoides, las cuales fueron trasladadas al laboratorio.

Una vez que los parasitoides emergieron, se colocaron en cajas de vidrio (peceras de 30 cm de largo x 15 cm de ancho x 21 cm de alto) y se llevaron a cabo los siguientes pasos:

1. Estando ya en las cajas, las avispas fueron proveídas con alimento, el cual consistió en una solución de agua azucarada al 10% dentro de un envase de plástico (25 ml) por cuya tapa sobresalía un tubo pequeño de algodón (algodón de dentista) para que el agua azucarada quedara a disposición de las avispas, sobre la misma tapa se pusieron algunas gotas de miel de abeja. Dentro de las cajas se colocaron algunas plantas de plástico que sirvieron para que los parasitoides se posaran sobre ellas.
2. Los parasitoides recién emergidos se guardaron en las cajas por cuatro días durante los cuales no se les ofrecieron semillas para que durante este tiempo se aparearan para lo cual se colocaron igual número de individuos de cada sexo (aproximadamente 100 individuos en total).
3. Al quinto día de edad de los parasitoides, se introdujeron en las cajas de vidrio tres cajas de Petri con aproximadamente 50 semillas infestadas con brúquidos de 18 días de edad (larvas de cuarto estadio).
4. Después de 4 días durante los cuales los parasitoides ovipositaron en las larvas de los brúquidos, se sacaron las semillas y se guardaron en vasos de plástico (2 ½ oz) los cuales se mantuvieron a temperatura ambiente (22-28°C) fuera de las incubadoras hasta la emergencia de los nuevos parasitoides. El mismo día que se retiraron las semillas se reemplazaron los vasos de agua azucarada por unos recién preparados (de ser necesario estos vasos se cambiaron cada dos días) y también se reemplazaron las cajas de Petri con semillas infestadas por brúquidos por unas con semillas que contenían larvas no parasitadas de 18 días de edad. Cada vez que se

hizo el cambio de semillas y de alimento, se retiró a las avispas muertas para evitar infecciones en el cultivo.

5. Aproximadamente 15 días después de que las semillas fueron expuestas a los parasitoides, la progenie comenzó a emerger por lo que una vez que esto sucedió se separó a los nuevos parasitoides en una pecera en la cual se anotó la fecha de emergencia, repitiéndose los pasos del 1 al 4 sucesivamente.

El cultivo se mantuvo dentro de una incubadora a 25°C, 70% de humedad relativa y fotoperiodo 16luz/8obscuridad, empleando luz blanca.

Dicho cultivo se ha mantenido en el laboratorio por tres años bajo las condiciones antes descritas, es importante señalar que cada año se han incorporado individuos nuevos traídos de la misma localidad de origen del cultivo con el fin de mantener la variabilidad genética en el cultivo.