

RELACIONES ENTRE BRUCHIDAE (COLEOPTERA) Y POBLACIONES SILVESTRES DE *Phaseolus* (LEGUMINOSAE: PHASEOLINAE) EN EL NORTE DE MORELOS, MEXICO

B. Leroi¹
A. Bonet²
B. Pichard^{1,2}
J. C. Biemont¹

¹Institut de Biocénétique Experimentale des Agrosystèmes, U.R.A. CNRS 1298
Université F. Rabelais, Avenue Monge, Parc Grandmont
37200 Tours, Francia.

²Instituto de Ecología A. C.,
Apartado Postal 63
91000 Xalapa, Ver.
México

RESUMEN

Las relaciones entre poblaciones silvestres de tres *Phaseolus* (*P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. lunatus*) y sus predadores Bruchidae (*Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus*, *A. argillaceus* y *Zabrotes subfasciatus*) han sido estudiadas en 16 localidades del norte del estado de Morelos, México.

Las muestras recolectadas en distintas fechas dentro del período de maduración de las vainas indican que a los tres *Phaseolus* los ataca por

lo menos una especie de gorgojo. Hay una alta variabilidad en las tasas de ataque a las semillas, según la localidad y el período de colecta. La distribución cualitativa y cuantitativa de las especies de gorgojos presentes sobre las especies de *Phaseolus* se detalla. En particular, se muestra que *A. obtectus* es un depredador de *P. vulgaris* y *P. coccineus* silvestres, por igual que su especie gemela *A. obvelatus*.

Los resultados sugieren que el estudio de la relación actual entre *Phaseolus* y Bruchidae deberá ser analizado en función de la distribución (climática, espacio-temporal) de las poblaciones silvestres y cultivadas de cada especie de *Phaseolus*; integrando a los himenópteros parasitoides presentes en la zona, y tomando en cuenta la cuestión del origen y la evolución de las plantas huéspedes y sus depredadores.

PALABRAS CLAVE: Interacción insecto-planta, predación de semillas, *Phaseolus*, poblaciones silvestres de frijol, Bruchidae, *Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus*, *A. argillaceus*, *Zabrotes subfasciatus*.

ABSTRACT

Relationships among wild type populations of three *Phaseolus* (*P. vulgaris*, *P. coccineus* and *P. lunatus*) and its Bruchidae seed predators (*Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus*, *A. argillaceus* and *Zabrotes subfasciatus*) have been studied in field conditions at 16 localities in the northern part of the state of Morelos, Mexico.

Samples collected in different dates during the maturation process of pods indicates that the three *Phaseolus* are predated by at least one bruchid species. There is a high variability in the predation rate on seeds according the localities and collecting period. Qualitative and quantitative distribution of the bruchids species on the *Phaseolus* host plant are detailed, in particular it is shown that *A. obtectus* and its sibling species *A. obvelatus* are seed predators of wild type *P. vulgaris* and *P. coccineus*.

The results suggest that the relationship between *Phaseolus* and Bruchidae must be analyzed in function of the climatic and spatio-temporal distribution of the wild type and cultivated populations for each *Phaseolus* species, integrating the Hymenoptera parasitoids present in the zone and taking in account the origin question and the evolution of the host plant and its predators.

KEYWORDS: Insect - host plant interaction, seed predation, *Phaseolus*, wild type populations, bean weevil, Bruchidae, *Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus*, *A. argillaceus*, *Zabrotes subfasciatus*.

RÉSUMÉ

Les relations entre trois *Phaseolus* (*P. vulgaris*, *P. coccineus* et *P. lunatus*) et leurs prédateurs Bruchidae (*Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus*, *A. argillaceus* et *Zabrotes subfasciatus*) ont été étudiées dans 16 peuplements sauvages du nord de l'état de Morelos, Mexique.

Les échantillons récoltés à des époques différentes de la période de maturation des gousses indiquent que les trois *Phaseolus* sont partout attaqués par au moins une espèce de bruche, mais qu'il existe une forte variabilité dans les taux d'attaque des graines, selon les stations et les périodes de récolte. La répartition qualitative et quantitative des espèces de bruches sur les *Phaseolus* est précisée: elle montre en particulier qu'*A. obtectus* est un prédateur de *P. vulgaris* et *P. coccineus* sauvages, au même titre que son espèce jumelle *A. obvelatus*.

Il apparaît que l'étude des relations actuelles entre *Phaseolus* et Bruchidae doit être analysée en fonction de la répartition (climatique, spatio-temporelle) des peuplements sauvages et des cultures des plantes-hôtes; mais aussi en intégrant l'étude des hyménoptères parasites, très présentes sur l'ensemble de la zone de prospection et en prenant en compte la question de l'origine et de l'évolution des espèces, hôtes et ravageurs.

MOTS CLES. Interaction insecte - plante hôte, taux d'attaques des graines, *Phaseolus*, populations sauvages d'haricots, Bruchidae, *Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus*, *A. argillaceus*, *Zabrotes subfasciatus*.

INTRODUCCION

Mesoamérica junto con América del Sur es una de las dos zonas de origen, adaptación y diversificación del frijol (*Phaseolus vulgaris* L. y *P. coccineus* L.), siendo también una zona histórica de domesticación (Kaplan, 1965, 1981; Miranda Colín, 1967; Gentry, 1969; Evans, 1980; Delgado *et al.*, 1988). El gorgojo común del frijol *Acanthoscelides obtectus* (Say), que ataca esencialmente las semillas secas de estas dos especies de *Phaseolus* en los almacenes, es por lo tanto originario de una de las zonas de diversificación de su planta-huésped.

Con el objetivo de conocer con más detalle la biología de este gorgojo y su relación con sus plantas huéspedes en el contexto original en que se dio antes de la domesticación, se localizaron en la región norte de Morelos importantes poblaciones silvestres de *P. vulgaris* y de *P. coccineus*.

En Tepoztlán, Morelos, donde existen poblaciones importantes de estas dos Phaseolinae, ya se habían reconocido dos poblaciones de adultos de *Acanthoscelides* cuyas áreas de distribución se sobreponen (Biemont & Bonet, 1981): - una, constituida por individuos presentando una reproducción continua en las semillas secas de los almacenes, considerada plaga de los frijoles cultivados; - la otra, por individuos que presentan una diapausa reproductora y que parecería atacar a los *P. vulgaris* y *P. coccineus* silvestres.

Estas dos "poblaciones" simpátricas determinadas por Johnson, de hecho corresponden taxonómicamente a dos especies gemelas del complejo *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Kingsolver, 1968; Johnson, 1983):

- la primera, *A. obtectus* (Say), es una especie cosmopolita, en la que su actual área de distribución ha seguido a la de los cultivos y almacenes de semillas de frijol en las que hacen daños importantes;

- la segunda, *A. obvelatus*, es poco conocida, su área de distribución se reduce a las regiones centrales y sur de México, América Central y una parte de Colombia, de acuerdo con las colectas hechas hasta el momento.

Estas dos especies, pueden reconocerse por un número limitado de caracteres morfológicos:

- forma y dimensión de los artejos antenales y la coloración distintiva del último artejo,

- forma petaloide del micropilo del huevo,

- disposición de la armadura del saco interno de la genitalia interna masculina.

En el plano fisiológico, se distinguen por la existencia de una diapausa reproductora obligatoria en los adultos de *A. obvelatus* (Biemont & Bonet, 1981; Hodek *et al.*, 1981).

La ocupación de nichos ecológicos muy próximos entre sí, en la región de Tepoztlán, Morelos, nos ha permitido estudiar simultáneamente la biología de estas dos especies y sus relaciones con las Phaseolinae silvestres e intentar definir las relaciones evolutivas existentes entre ellas.

Observaciones y colectas efectuadas con anterioridad nos ha conducido a extender el estudio:

- a *P. lunatus*, cuyas poblaciones se encuentran próximas a las de las dos especies ya mencionadas,

- al brúquido *Zabrotes subfasciatus* Boh., ya colectado en la región en semillas de *P. vulgaris* silvestre,

- al gorgojo *Acanthoscelides argillaceus* (Sharp), observado emergiendo de las semillas de *P. lunatus*, esta última especie también forma parte del complejo *A. obtectus*,

- al norte del estado de Morelos y las regiones vecinas de los estados de México y Puebla donde hemos encontrado diversas poblaciones silvestres en distintas condiciones ecológicas y climáticas.

El presente trabajo no tiene como principio hacer un estudio exhaustivo de las tasas de ataque de los Bruchidae sobre el conjunto de todas las poblaciones silvestres de *Phaseolinae* presentes, pero sí examinar las relaciones existentes entre las especies huéspedes y sus depredadores de semillas en situaciones ecológicas diversas.

METODOLOGIA

1. Estaciones de colecta de la planta-huésped

Se escogieron 16 estaciones de colecta en la zona, en función de observaciones y colectas efectuadas el año precedente en toda el área de estudio (32 estaciones reconocidas). El criterio para escogerlas se basó en las condiciones de cada localidad (altitud, tipo de clima según García (1973), tipo de vegetación circundante, proximidad de cultivos, etc.) y la importancia de las poblaciones presentes de la planta-huésped. Se escogieron poblaciones con más de 10 individuos en una superficie máxima de 1000 m² y con producción de varias centenas a varios millares de vainas maduras de una o varias especies de *Phaseolus*. En función de estudios cualitativos hechos con anterioridad en Tepoztlán, se muestreó, sobretodo, en poblaciones mono-específicas de *P. vulgaris*, las

más abundantes en la zona y también en asociaciones de *P. vulgaris* y *P. coccineus*.

Las estaciones de colecta están situadas en la región norte del estado de Morelos, las más occidentales en el estado de México y las más orientales en el estado de Puebla. Se localizan entre los 98° 26' y 99° 30' de longitud oeste, 18° 29' y 19° 01' de latitud norte, en la región norte de la Cuenca del Balsas, teniendo como límite norte la Cuenca de México (Síntesis Geográfica de Morelos, 1981), principalmente en la vertiente sur del Eje Neovolcánico Transversal, del sudoeste al sureste del Distrito Federal (Fig. 1).

Las características principales de cada estación (localización, altitud, tipo de vegetación, tipo de clima, *Phaseolus*) se presentan en el Anexo.

Los *P. vulgaris* silvestres son del tipo *P. vulgaris* var. *mexicanus* A. Delgado Salinas o "Mexican wild" (Delgado Salinas, 1985). Los *P. coccineus* pertenecen a la subespecie *formosus* (H.B.K.) (Maréchal, Mascherpa & Stainier, 1978). Los *P. lunatus* L. silvestres pertenecen a *P. lunatus* var. *silvester*.

2. Muestras

Los muestreos se realizaron dos veces en el período de maduración de las vainas, entre principios de diciembre y mediados de marzo. En cuatro estaciones (E, Tepoztlán; F, Amatlán; H, Pantitlán; G, Oacalco) hay asociación de dos especies de *Phaseolus* que presentan un desfase en la maduración de las vainas por lo que fue necesario tomar tres muestras para poder realizar dos muestreos de cada planta-huésped. Debido a la poca cantidad de vainas presentes, sólo una muestra pudo ser tomada para *P. coccineus* en San Andrés de la Cal (D) el 24/1 y para *P. lunatus* en Ahuehuetzingo (Q) el 10/3.

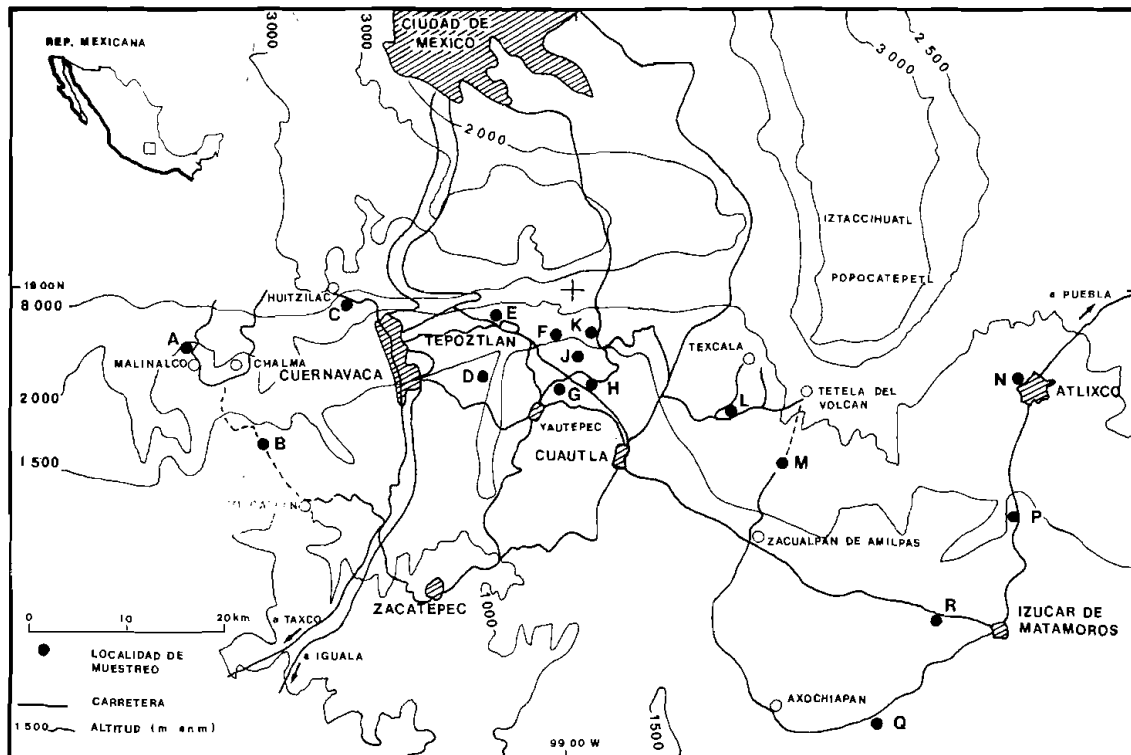


Figura 1

Ubicación general de la zona de investigación con las estaciones de muestreo (véase el Anexo para el nombre completo de cada localidad).

De cada población de Phaseolinae presente las vainas se muestrearon al azar. Cada muestra (o lote) formada por:

- 100 vainas maduras, cuando la población fue de menos de 50 individuos (matas) de cada especie,

- 200 vainas maduras, cuando la población se estimó en más de 50 individuos.

Estas estimaciones están basadas:

- sobre el número de matas presentes en el momento de la fase de crecimiento y de floración para *P. vulgaris* (anual),

- sobre el conteo de individuos encontrados en el momento de la floración y el número de individuos existentes en el año anterior para *P. coccineus* y *P. lunatus* (perennes).

3. Conteo

Las vainas muestreadas se mantuvieron en bolsas durante una semana como mínimo, para permitir la eclosión de larvas a partir de huevos de gorgojos puestos justo antes de la colecta y su penetración en las semillas antes de desvainar.

Después de haber sido desvainadas, las semillas se dejaron en envases en el laboratorio, hasta la emergencia de los últimos adultos de gorgojos y de himenópteros parasitoides. Los adultos se contaron y sacaron de los envases de dos a tres veces por semana para evitar que hembras de *A. obtectus* polivoltinos produjeran huevos nuevos y así evitar la sobreposición de generaciones. Después de las últimas emergencias se realizaron los siguientes conteos:

- número de vainas con semillas atacadas por gorgojos e himenópteros parasitoides,
- número total de semillas,
- número de semillas atacadas por gorgojos e himenópteros parasitoides, de hecho, número de semillas presentando agujeros de emergencia de adultos o "ventanas" de las pupas,
- número de gorgojos de cada especie,
- número de himenópteros parasitoides,

RESULTADOS

1) Especies de gorgojos presentes

En la zona estudiada, durante el período de muestreo, cada una de las tres especies de *Phaseolus* han sido atacadas al menos por una especie de Bruchidae (Tabla 1).

A partir de semillas de *Phaseolus vulgaris* emergieron gorgojos de las especies: *Acanthoscelides obtectus*, *A. obvelatus* y *Zabrotes subfasciatus* (Fig. 2). A partir de semillas de *P. coccineus* se obtuvieron *A. obvelatus* y *A. obtectus*. Las de *P. lunatus* han sido atacadas por *Z. subfasciatus* y *A. argillaceus*.

Tabla 1

Número de vainas y semillas correspondientes, colectadas en las distintas localidades en 1984-85: número y porcentaje de semillas colectadas y atacadas, número de gorgojos e himenópteros parasitoides emergidos.

Phaseolus vulgaris

LOCALIDAD	FECHA	VAINAS No.	VAINAS ATACADAS		SEMILLAS No.	SEMILLAS ATACADAS		No. BRUCHIDAE ¹					PARASITOIDES No.	EMERGENCIA TOTAL
			No.	%		No.	%	AOT	AOV	ZAB	ARG	TOTAL		
A	23-01-85	200	63	33.0	674	187	21.4	20	171	81		272	1	273
A	06-03-85	200	87	43.5	1122	225	20.1	73	228	18		318	16	332
B	23-01-85	100	3	3.0	737	8	1.1	9	1			10	1	11
B	06-03-85	100	9	9.0	853	26	4.1	30	8	1		38	1	37
D	05-12-84	200	8	4.0	1208	16	1.3	19	4			23	2	25
D	24-01-85	200	18	9.0	1301	47	3.6	23	16			40	12	61
E	06-12-84	200	17	8.5	1364	81	5.9	8	80			80	28	85
E	26-01-85	200	36	18.0	1421	106	7.5	4	118			122	46	170
E	05-03-85	200	36	18.0	1335	90	6.7	4	82			96	66	132
F	06-12-84	200	11	5.5	1082	30	2.8	3	29			32	10	42
F	29-01-85	200	49	24.5	1144	115	10.0	39	76	1		116	61	177
F	09-03-85	200	72	36.0	1246	210	16.9	53	111			164	153	317
G	20-12-84	100	7	7.0	801	18	2.0	7		19		26	1	27
G	29-01-85	100	10	10.0	963	29	3.0	34		2		36	8	44
H	20-12-84	200	28	13.0	1179	86	7.3	89		4		92	54	146
H	20-01-85	200	36	18.0	1201	134	11.2	78				78	171	249
J	04-12-84	100	10	10.0	875	38	4.3	42		1		43	3	46
J	28-01-85	100	30	30.0	898	128	14.3	114		3		117	54	171
K	20-01-85	200	42	21.0	1342	118	8.8	31	96			127	32	180
K	09-03-85	200	96	48.0	1513	386	25.5	225	109			334	217	551
L	26-01-85	100	25	25.0	816	86	10.5	38	28			64	15	79
L	09-03-85	100	41	41.0	413	131	31.7	94	9			103	156	260
M	26-01-85	100	14	14.0	466	44	9.5	43	2			45	14	59
M	09-03-85	100	37	37.0	467	118	24.8	96	2			97	60	157
N	27-01-85	200	12	6.0	1339	31	2.3	20	17	1		38	1	39
N	10-03-85	200	2	1.0	1533	7	0.5	11	1			12	0	12
P	26-01-85	100	19	19.0	736	53	7.2	34	15	2		51	10	61
P	10-03-85	100	43	43.0	869	170	24.3	100	37	4		141	80	221
R	26-01-85	200	19	9.5	1361	43	3.1	8	17	13		38	14	60
R	10-03-85	200	32	16.0	1545	86	5.7	51	17	1		69	38	107

Phaseolus coccineus

LOCALIDAD	FECHA	VANAS No.	VANAS ATACADAS		SEMILLAS No.	SEMILLAS ATACADAS		No. BRUCHIDAE ¹					PARASITOIDES No.	EMERGENCIA TOTAL
			No.	%		No.	%	AOT	AOV	ZAB	ARG	TOTAL		
C	03-12-84	200	42	21.0	872	98	11.0		140			140	74	214
C	24-01-85	200	81	30.5	1046	170	16.3		354			354	12	366
D	05-12-84	100	0	-	470	0	-		0			0	0	-
E	05-12-84	200	24	12.0	936	70	7.5		82			82	24	106
E	22-01-85	200	87	33.5	902	200	20.2	113	282			395	24	419
F	08-12-84	100	3	3.0	469	9	1.9		9			9	1	10
F	29-01-85	100	9	9.0	469	36	7.2	25	19			44	3	47

12

Phaseolus lunatus

LOCALIDAD	FECHA	VANAS No.	VANAS ATACADAS		SEMILLAS No.	SEMILLAS ATACADAS		No. BRUCHIDAE ¹					PARASITOIDES No.	EMERGENCIA TOTAL
			No.	%		No.	%	AOT	AOV	ZAB	ARG	TOTAL		
G	20-01-85	100	1	1.0	319	1	0.3			2		2	0	2
G	09-03-85	100	5	5.0	320	7	2.2				21	21	0	21
H	20-01-85	100	1	1.0	290	1	0.4					1	0	1
H	09-03-85	100	8	8.0	228	7	3.1			1	13	14	0	14
P	26-01-85	100	1	1.0	308	1	0.3					1	1	2
P	10-03-85	100	2	2.0	279	2	0.8					1	2	3
D	28-01-85	100	17	17.0	315	47	14.9			56		12	68	69

- 1) Código de Bruchidae: AOT: *Acanthoscelides obtectus* (Say), AOV: *A. obvelatus* Bridwell, ZAB: *Zabrotes subfasciatus* Boheman, ARG: *A. argillaceus* (Sharp).

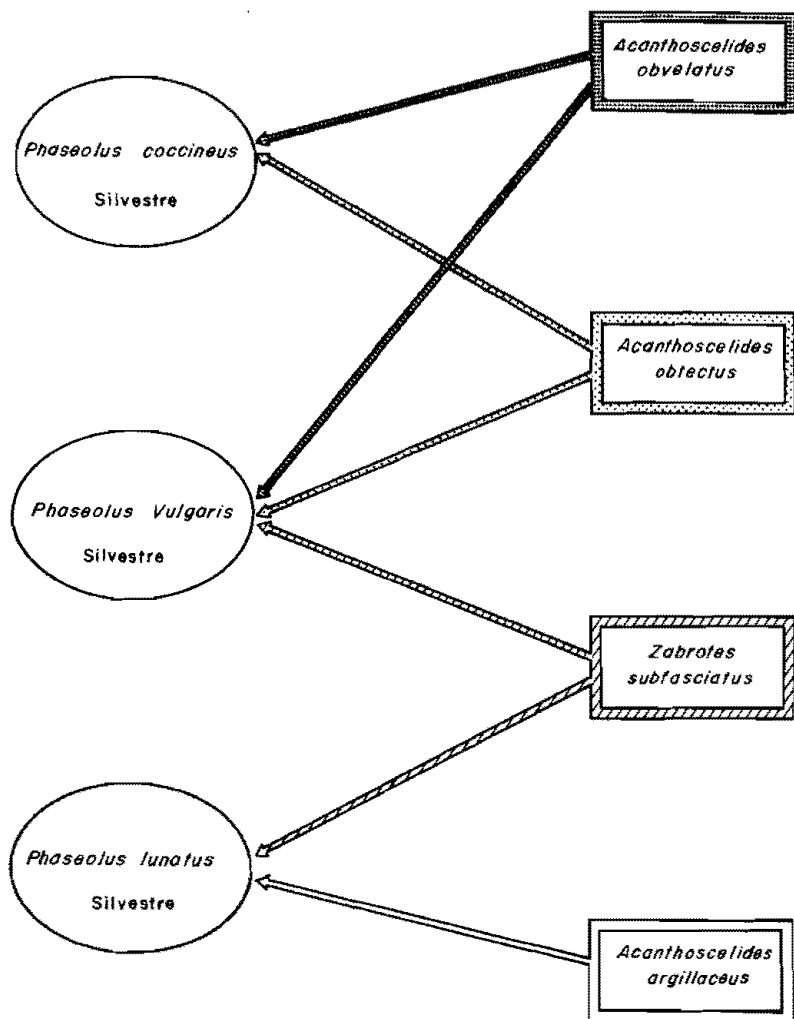


Figura 2
Los *Phaseolus* huéspedes de las distintas especies de Bruchidae.

2) Importancia de los ataques

a) Vainas

La importancia de los ataques en las vainas es muy variable en función de cada estación y de las especies colectadas (Tabla 1). Sólo un lote no presentó ataque de gorgojo: aquel de *P. coccineus* colectado en San Andrés de la Cal (D) el 5/12. Por regla general el porcentaje de vainas atacadas aumenta del primer al segundo muestreo.

Observando el total de lotes se puede apreciar que la proporción de vainas atacadas es similar para *P. vulgaris* y *P. coccineus* (19.1 y 18.7%); mucho menor (4.6%) es para *P. lunatus* (Fig. 3).

b) Semillas

La tasa de ataque en relación a las semillas también varía mucho según sean las estaciones, las especies de *Phaseolus* y las fechas de muestreo (Tabla 1). Los valores extremos de las tasas de ataque por lote, para cada *Phaseolus*, se indican en la tabla 2: hay que apreciar que los valores máximo y mínimo para una especie corresponden a fechas cercanas pero en estaciones alejadas entre sí.

La tasa de ataque de las semillas para un lote es siempre inferior a aquel de las vainas porque no todas las semillas de una vaina atacada llegan a recibir larvas de gorgojo (Fig. 3). En cambio varias larvas pueden desarrollarse en una misma semilla: el número promedio de adultos que ha emergido de cada especie de *Phaseolus* se presenta en la tabla 3. Este número promedio de valores por lotes corresponde al número de adultos (gorgojos e himenópteros parasitoides) que han emergido y no al número de larvas que han penetrado a las semillas. Para una semilla el número máximo de emergencias por adulto observadas son respectivamente de 4, 6 y 6 para *P. vulgaris* (volumen promedio de cada semilla = $27.5 \pm 7.54 \text{ mm}^3$), *P. coccineus* ($\bar{x} = 55.25 \pm 18.22 \text{ mm}^3$) y *P. lunatus* ($\bar{x} = 59.5 \pm 12.20 \text{ mm}^3$).

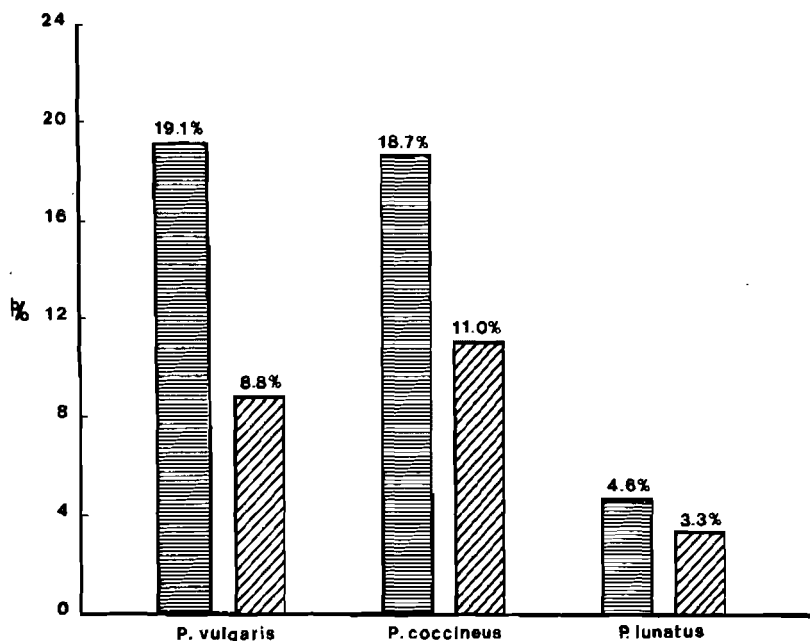


Figura 3



Fig. 3 Tasas de ataque sobre las vainas  y semillas  correspondientes a las distintas especies de *Phaseolus*. El número de individuos corresponde al total de muestras colectadas (*Phaseolus*, No. de vainas, No. de semillas; *P. vulgaris*, 917, 30481; *P. coccineus*, 1100, 5274; *P. lunatus*, 700, 2014).

Tabla 2
 Valores extremos de las frecuencias de semillas atacadas.

VALORES MINIMO DE SEMILLAS ATACADAS					
<i>Phaseolus</i>	ESTACION	FECHA	SEMILLAS No.	SEMILLAS ATACADAS	
				No.	%
<i>P. vulgaris</i>	Atlixco (N)	10-03-85	1533	7	0.5
<i>P. coccineus</i>	San Andrés de la Cal (D)	20-01-85	470	0	0
<i>P. lunatus</i>	Oacalco (G)	29-01-85	319	1	0.3

VALORES MAXIMO DE SEMILLAS ATACADAS					
<i>Phaseolus</i>	ESTACION	FECHA	SEMILLAS No.	SEMILLAS ATACADAS	
				No.	%
<i>P. vulgaris</i>	Xochitlán (L)	09-03-85	413	131	31.7
<i>P. coccineus</i>	Tepoztlán (E)	22-01-85	992	200	20.2
<i>P. lunatus</i>	Ahuehuetzingo (Q)	26-01-85	315	47	14.9

La distribución cuantitativa de las emergencias por especie de gorgojos se muestra en la tabla 1. Esta varía mucho según las estaciones y los lotes para una misma especie de *Phaseolus*. En relación a las dos especies gemelas *A. obtectus* y *A. obvelatus*, se observa:

- que *A. obtectus* está presente en todas las estaciones sobre *P. vulgaris*, contrariamente a *A. obvelatus*,
- que *A. obvelatus* tiene una mayor presencia en los lotes de *P. coccineus* que *A. obtectus*,

Tabla 3

Promedio de emergencia de adultos por semilla de cada especie de *Phaseolus*.

<i>Phaseolus</i>	VOLUMEN \bar{x} DE UNA SEMILLA (mm ³) (N = 100)	No. \bar{x} DE EMERGENCIAS DE ADULTOS/SEMILLA ATACADA		MAXIMO DE EMERGENCIAS OBSERVADAS/ SEMILLA
		VALOR \bar{x}	VALORES EXTREMOS	
<i>P. vulgaris</i>	27.50 \pm 7.54	1.5	1.2-2.0	4
<i>P. coccineus</i>	55.25 \pm 18.22	2.0	1.1-2.2	6
<i>P. lunatus</i>	59.5 \pm 12.20	1.7	1.0-3.0	6

El No. \bar{x} de emergencias de adultos/semilla atacada se obtuvo de todos los lotes muestreados. Cada valor es la suma de brúquidos + parasitoides por semilla atacada.

- que en varias estaciones, las emergencias de *A. obtectus* son relativamente más numerosas que las de *A. obvelatus* en los lotes colectados al final del período de maduración de las vainas, en cambio en los primeros lotes la situación fue a la inversa.

La distribución global de las emergencias de los adultos entre las cuatro especies de Bruchidae son presentadas para cada *Phaseolus* en la figura 4.

DISCUSION

Las poblaciones silvestres de *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus* y *P. lunatus* ocupan un lugar importante en las comunidades vegetales de la zona estudiada por su cantidad y distribución, pero también a veces por la abundancia de sus individuos (C, Huertas de San Pedro; D, San Andrés de la Cal; E, Tepoztlán; F, Amatlán; R, Río Ahuehuevo). Estas tres especies son parte de las comunidades de vegetación secundaria que aparecen después de modificaciones causadas por fenómenos naturales incluso antes que el hombre mismo interviniera y acentuara esta transformación (Gentry, 1969; Miranda Colín, 1979; Delgado *et al.*, 1988).

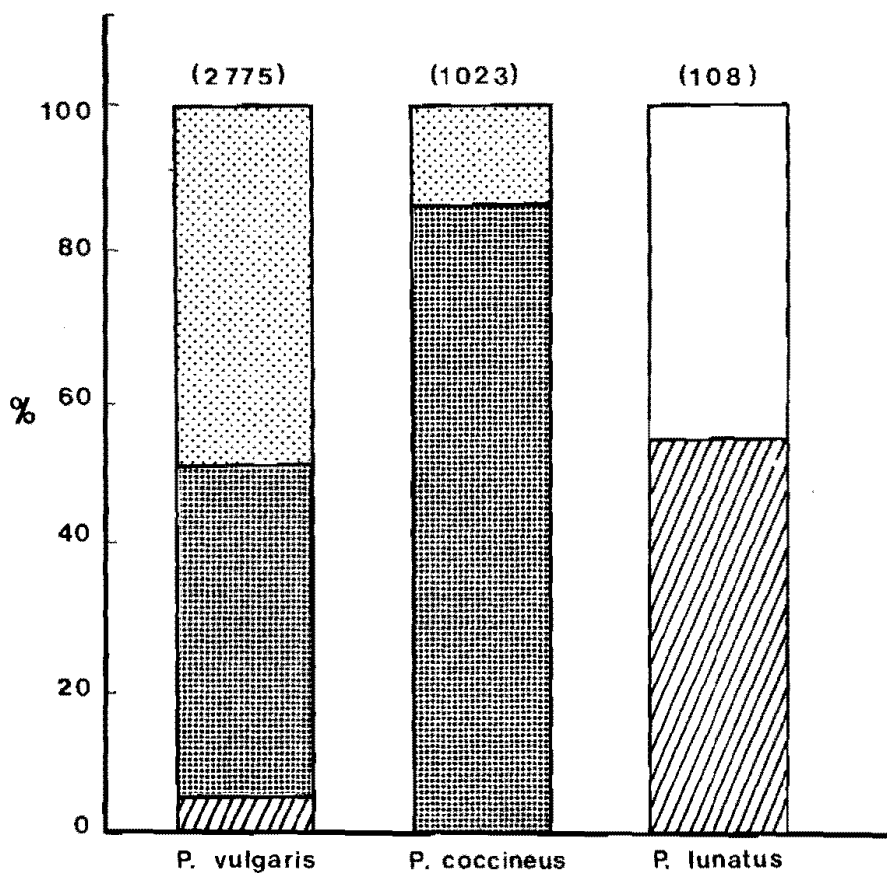


Figura 4

Fig. 4 Distribución del ataque de Bruchidae (%) en cada planta-huésped: *A. obtectus* (puntos), *A. obvelatus* (rejilla), *A. argillaceus* (blanco) y *Z. subfasciatus* (rayas diagonales). El número total de gorgojos emergidos está sobre las columnas.

Las cuatro especies de Bruchidae depredadores de semillas de estos *Phaseolus* están presentes en casi la totalidad de las poblaciones presentes y en el período de la maduración de las vainas. Ninguna otra especie de gorgojo fue colectada a partir de las muestras colectadas. Por otra parte, nosotros efectuamos, al momento del muestreo y en otras visitas de campo, colectas de otras especies de Phaseolinae silvestres representadas por algunos individuos aislados en algunas estaciones: *Phaseolus marechalii* Delgado n. sp. *, *P. pedicellatus*, *P. xolocotzin* Delgado n. sp. *; ninguna de sus semillas fueron atacadas por los cuatro gorgojos, mientras que *P. vulgaris* y *P. coccineus* colectados en el mismo período lo eran.

Acanthoscelides argillaceus aparece como extremadamente especializado, las larvas se desarrollan únicamente en las semillas de *P. lunatus*. Esto confirma los datos de Johnson (1983) que sin embargo señala que *Lablab purpureus* podría ser otra planta-huésped.

Zabrotes subfasciatus no ataca a *P. coccineus* en las zonas donde se encuentra sobre *P. vulgaris*, el ataque de este gorgojo es poco abundante como se muestra en Amatlán (F), esto confirma otros resultados de muestreos efectuados en regiones vecinas de Morelos a una altitud idéntica. Los ataques de *Z. subfasciatus* sobre *P. vulgaris* parecen ser más importantes en las zonas más bajas, esté o no asociada esta especie a *P. lunatus*. En algunas estaciones como Ahuehuetzingo (Q), *P. lunatus* es atacado abundantemente.

La ausencia de *Z. subfasciatus* sobre *P. coccineus* puede explicarse por:

- el desfaseamiento entre el período de producción de las vainas maduras y el período de reproducción de la especie; sin embargo el (25/1) en Amatlán (F) se recuperaron semillas de *P. coccineus* y *P. vulgaris*, esta última siendo atacada,

* las dos especies son nuevas y van a ser descritas por Delgado Salinas.

- la mala coincidencia altitudinal entre las zonas de crecimiento de *P. coccineus* y de la zona de distribución del insecto: las poblaciones asociadas de *P. vulgaris* (ligeramente atacadas) y de *P. coccineus* (no atacadas) parecen estar en la zona límite de la distribución del insecto, con poblaciones poco abundantes,

- la ausencia de una verdadera "abertura de dehiscencia" en las vainas de *P. coccineus* subsp. *formosus*; las hembras de este gorgojo pegan directamente sus huevos sobre las semillas. En el caso de *P. lunatus* la apertura de dehiscencia en las vainas maduras parece favorable a la oviposición de este gorgojo, lo que confirman las observaciones de Pimbert (1983).

La presencia de una abertura de dehiscencia cerca del pedicelo en las vainas secas de las formas silvestres de *P. vulgaris* var. *mexicanus* (Jarry et Bonet, 1981; Delgado *et al.*, 1988) permite bien la oviposición de las hembras de *Z. subfasciatus* en las semillas cercanas a ésta. Esta abertura de dehiscencia es igualmente utilizada por las hembras de *A. obtectus* y de *A. obvelatus* que tienen también la posibilidad de emitir sus huevos al interior de las vainas al contacto con las semillas. En *A. obvelatus* nunca se observó la secuencia de perforación del pericarpio antes de la oviposición al interior de las vainas maduras. En *A. obtectus*, se considera normalmente que las hembras oviponen sólo después de haber perforado las vainas secas (Labeyrie & Maison, 1954); no obstante, Larson y Fisher (1938) han señalado la posibilidad para las hembras de introducir su ovipositor o de penetrar totalmente en las vainas dehiscentes para emitir sus huevos al nivel de las semillas.

Las tasas de ataque a semillas presentadas en la tabla 1 muestran que no se puede hablar de una resistencia a los Bruchidae en las formas silvestres de *P. vulgaris*.

Los altos niveles de resistencia a *A. obtectus* y a *Z. subfasciatus* para algunos lotes de frijol silvestre provenientes de Guerrero, Michoacán y Jalisco mencionados por Schoohoven *et al.* (1983) y Vanderborght (1983)

concierno a semillas de edad no conocida probablemente almacenadas desde hacía varias semanas o varios meses. Las dificultades de penetración de las larvas de primer estadio que se han encontrado en experimentos de laboratorio (Leroi & Jarry, 1981) son sin duda menos grandes en las condiciones naturales con semillas recién maduras y en contacto con el pericarpio de las vainas. La presencia de la arcelina en las semillas de los "Mexican wild" (Romero Andreas *et al.*, 1986; Osborn *et al.*, 1988) podría también ser la causa de una cierta resistencia al desarrollo de las larvas de gorgojos; no obstante, las tasas de ataques registradas aquí, indican que esta resistencia no es más que parcial en las poblaciones naturales de la planta-huésped.

Los adultos de *Acanthoscelides obvelatus* presentan una diapausa reproductora obligatoria y se refugian en las hojas secas suspendidas en la vegetación circundante a su salida de las vainas (Biemont & Bonet, 1981). Están muy bien adaptados a la alternancia de la época de lluvias con la de secas que condiciona el ciclo de las poblaciones vegetales silvestres y no se puede considerar que utilizan a otros Phaseolinae como huéspedes alternos al final de la época seca y durante la estación de lluvias. Los adultos sin diapausa de *A. obtectus* y de *Z. subfasciatus* podrían *a priori* atacar otros huéspedes pero parece ser que sólo en los almacenes de semillas cultivadas ocurre el desarrollo de nuevas generaciones fuera del período normal de presencia de vainas maduras en los cultivos o en las poblaciones silvestres, al menos en la zona de estudio. Las poblaciones de *P. lunatus* silvestres que hemos visitado no dan vainas todo el año y no permite considerar una continuidad de generaciones de *Z. subfasciatus* como lo sugiere Pimbert (1983) para Costa Rica.

Hay que insistir, sobre el hecho de que *Acanthoscelides obtectus* en una región donde los cultivos y los almacenes son numerosos, es un depredador de *P. vulgaris* y *P. coccineus* silvestres. Contrariamente a lo que indica Southgate (1981), los ataques a las plantas silvestres por los gorgojos polivoltinos no son "una cosa del pasado".

La distribución de *A. obtectus* sobre *P. vulgaris* silvestre es mayor en espacio y sobre todo en altitud que la de *A. obvelatus*. Efectivamente, en Tepoztlán (E) donde se hicieron las primeras observaciones de estas especies gemelas, encontramos que siempre hay más adultos de *A. obvelatus* emergiendo de las semillas que *A. obtectus* (así como en algunas otras estaciones). Lo anterior no puede ser generalizado a todas las estaciones, por lo que todavía no se puede decir que *A. obvelatus* esté más relacionado con *P. vulgaris* silvestre que *A. obtectus*.

Es bastante sorprendente constatar a qué grado las especies *Acanthoscelides obtectus* y *A. obvelatus* presentan nichos ecológicos cercanos. Todo lo mencionado anteriormente es un argumento adicional, junto con los aspectos genéticos y morfológicos, para denominarlas especies gemelas.

La cuestión del origen de ambas especies y el conjunto de sus relaciones con otros Bruchidae presentes sobre los mismos *Phaseolus* y en la misma zona no puede, sin embargo, ser abordado más que integrando estudios sobre las poblaciones silvestres junto con los de cultivos, la mayoría de las veces situados a proximidad inmediata.

Por otra parte, el bajo porcentaje de ataque registrado en algunos lotes y las variaciones importantes en las tasas de emergencia respectivas de las cuatro especies de gorgojos muestran que es necesario analizar con mayor precisión las relaciones entre los *Phaseolus* y sus depredadores Bruchidae en función:

- de la altitud de las poblaciones vegetales consideradas, y más generalmente del clima que influye sobre el crecimiento de las plantas-huéspedes, la producción más o menos fuerte y precoz de las vainas maduras y que limitan las posibilidades de reproducción y de desarrollo de los insectos,

- de su evolución en el tiempo.

El desfase observado en las máximas de emergencias para cada una de las especies de gorgojos y el "relevo" potencial a otra planta-huésped para el desarrollo de estos depredadores debe ser examinado en función de los diferentes períodos de la época seca en los que se hicieron los muestreos.

Finalmente, nos parece necesario enfatizar la importancia del parasitismo a los gorgojos por diferentes himenópteros, tomando también en cuenta los problemas de distribución espacio-temporal para entender las relaciones existentes entre los Phaseolinae y los brúquidos de esta zona del centro de México.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en el marco del acuerdo de cooperación mexicano-francés CONACYT-CNRS en la disciplina de la ecología.

Agradecemos muy particularmente al M. en C. P. Reyes-Castillo, ex-Director General del Instituto de Ecología por su ayuda y apoyo durante la realización del mismo.

Agradecemos igualmente a A. Delgado Salinas (Instituto de Biología, UNAM, México) y R. Maréchal (Facultad de Ciencias de Gembloux, Bélgica) por la determinación de las Phaseolinae; a C. D. Johnson (Universidad del Norte de Arizona, E.U.A) por la determinación de los Bruchidae; a J. C. Landré (IBEAS, Tours) y J. Chán (IE, México) por la realización de las ilustraciones.

Agradecemos muy en especial a P. Reyes-Castillo por la cuidadosa revisión que hizo del manuscrito así como sus atinados comentarios.

LITERATURA CITADA

- Biemont, J.C. y A. Bonet.** 1981. The bean weevil populations from the *Acanthoscelides obtectus* Say group living on wild or subsponaneous *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus coccineus* L. and on *Phaseolus vulgaris* L. cultivated in the Tepoztlán region state of Morelos, Mexico. In: Labeyrie, V. (ed.). *The Ecology of Bruchids Attacking Legumes (pulses)*. Junk Publishers, The Hague. pp. 23-41.
- Delgado Salinas, A.** 1985. Systematics of the genus *Phaseolus* (Leguminosae) in North and Central America. Ph. D. University of Texas, Austin.
- Delgado, A., A. Bonet y P. Gepts.** 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. In Gepts, P. (ed.). *Genetics, Resources, Domestication and Evolution in Phaseolus*. Martenus Nijhoff publishers, Dordrecht.
- Evans, A. M.** 1980. Structure, variation, evolution and classification in *Phaseolus*. In: Summerfield, R.J. y A.H. Bunting (eds.). *Advances in Legume Science*. Royal Bot. Gardens Kew publishers, Kew. pp. 337--347.
- García, E.** 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Inst. Geografía, México, 246, pp.
- Gentry, H. S.** 1969. Origin of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. *Economic Bot.* 23: 55-69.
- Hodek, I., A. Bonet y M. Hodkova.** 1981. Some ecological factors affecting diapause in adults of *Acanthoscelides obtectus* from Mexican mountains. In: Labeyrie, V. (ed.). *The Ecology of Bruchids Attacking Legumes (pulses)*. Junk Publishers, The Hague. 43-55.
- Jarry, M. y A. Bonet.** 1981. Premières observations sur la contamination par *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera: Bruchidae) de gousses de *Phaseolus vulgaris* L. et *P. lunatus* L. au Mexique. *Acta Oecol., Oecol. appl.* 2: 391-400.
- Johnson, C.D.** 1983. Ecosystematics of *Acanthoscelides* (Coleoptera: Bruchidae) of Southern Mexico and Central America. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer.* 56, 248 pp.

- Kaplan, L.** 1965. Archaeology and domestication in American *Phaseolus* (beans). *Economic Bot.* 19: 358-368.
- Kaplan, L.** 1981. What is the origin of the common bean? *Economic Bot.* 35: 240-254.
- Kingsolver, J. M.** 1968. A review of the *obtectus* group in *Acanthoscelides* Schilsky, with designations of lectotypes (Col.: Bruchidae: Bruchinae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 70: 4-9.
- Labeyrie, V. y P. Maison.** 1954. Sur les relations entre la ponte d' *Acanthoscelides obtectus* Say dans la nature et les stades phénologiques de *Phaseolus vulgaris*. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 238: 1920-1922.
- Larson, A.O. y C.K. Fisher.** 1938. The bean weevil and the southern cowpea weevil in California. *U.S.D.A. Tech. Bull.* 593, 70 pp.
- Leroi, B. y M. Jarry.** 1981. Relations d' *Acanthoscelides obtectus* avec différentes espèces de *Phaseolus*: influence sur la fécondité et possibilités de développement larvaire. *Ent. exp. & appl.* 30: 73-82.
- Márechal, R., J.M. Mascherpa y F. Stainier.** 1978. Étude taxonomique d' un groupe complexe d' espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 273pp.
- Miranda Colín, S.** 1967. Origen de *Phaseolus vulgaris* L., frijol común. *Agrociencia* 1: 99-109.
- Miranda Colín, S.** 1979. Evolución de *Phaseolus vulgaris* L. y *P. coccineus*. In: Engleman, E. M. (ed.). *Contribución al Conocimiento del Frijol (Phaseolus) en México*. Colegio de Postgraduados de Chapingo, México. 83-99.
- Osborn, T.C., T. Blake, P. Gepts y F.A. Bliss.** 1988. Insecticidal Activity and Lectin Homology of Arcelin Seed Protein. *Science* 240: 207-210.
- Pimbert, M.** 1983. Étude préliminaire en laboratoire et dans la nature (à Costa Rica) de l'activité reproductrice de *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coléoptère, Bruchidae) en présence de deux plantes hôtes (*Phaseolus vulgaris* cultivé et *Phaseolus lunatus* sauvage). Thèse de spécialité, Université de Tours, 200 pp.
- Romero Andreas, J.** 1984. Genetic variability in the seed phaseolin of non-domesticated bean (*Phaseolus vulgaris* var "aborigineus") and the

inheritance and physiological effects of arcelin, a novel seed protein.
Ph. D. Thesis, University of Wisconsin, Madison.

Schoonhoven, A.V., C. Cardona y J. Valor. 1983. Resistance to the bean weevil and the Mexican bean weevil (Coleoptera: Bruchidae) in noncultivated common bean accession. *J. Econ. Entomol.* 76: 1255-1259.

Síntesis Geográfica de Morelos. 1981. Secretaría de Programación y Presupuesto (Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática), México, 110 pp.+ anexo cartográfico.

Southgate, B.J. 1981. Univoltine and multivoltine cycles: their significance. *In: The Ecology of Bruchids Attacking Legumes (pulses).* Junk Publishers, The Hague. 17-22.

Vanderborght T. 1983. Evaluation of *P. vulgaris* wild types and weedy forms. *Bull. Plant Genet. Res.* 54: 18-25.

ANEXO

Estaciones de colecta: ubicación, altitud, *Phaseolus*, tipo de vegetación y clima presentes.

CODIGO ¹	NOMBRE	MUNICIPIO, ESTADO (LATITUD, LONGITUD, MAPA ²)	ALTITUD MSNM	<i>Phaseolus</i> ¹	TIPO DE VEGETACION	CLIMA ⁴
A	Malinalco (zona arqueológica)	Malinalco, Méx. (1857 N, 9930 W, E14A58)	1880- 1900	PVS (PCS)	Ecotono de bosque tropical caducifolio (vegetación secund- aria y del bosque de <i>Quercus</i>)	A(C)W ⁶ (w)tg
B	Paño Grande	San Andrés Miacatlán, Mor. (1850 N, 9925 W, E14A58)	1550	PVS	Bosque tropical ca- ducifolio (vegetación secundaria) en el límite con la zona agrícola	A(C)w ¹ (w)a(1)g
C	Huertas de San Pedro (C) (campo abandonado)	Huitzilac, Mor. (1900 N, 9916 W, E14A49)	2200- 2300 2210	(PVS) PCS	Bosque de <i>Quercus</i> y <i>Pinus</i> con zonas abiertas de cultivos anuales	C(w) ² (w)
D	San Andrés de la Cal (arroyo Acolapan)	Tepoztlán, Mor. (1855 N, 9908 W, E14A59)	1430	PVS PCS	Bosque tropical ca- ducifolio, límite del bosque (Tezcala) con la zona agrícola	A (w) (w)
E	Tepoztlán	Tepoztlán, Mor. (1900 N, 9907 W, E14A59)	1800	PVS PCS	Bosque de <i>Quercus</i> , límite de bosque en la zona agrícola	A(C)w ¹ (w)
F	Amatán	Tepoztlán, Mor. (1858 N, 9902 W, E14A59)	1850	PVS PCS	Bosque tropical ca- ducifolio (vegetación secundaria) y cultivos abandonados	A(C)w ¹ (w)
G	Ocaico (ruinas capilla hacienda)	Yautepac, Mor. (1854 N, 9902 W, E14A59)	1240	PVS PLS	Vegetación secunda- ria al borde de la zona agrícola	Aw ⁶ (w)
H	Pantitlán (arroyo)	Yautepac, Mor. (1855 N, 9900 W, E14A59)	1300	PVS PLS	Vegetación secunda- ria al borde de la zona agrícola	Aw ⁶ (w)
J	Ignacio Bastida	Yautepac, Mor. (1857 N, 9901 W, E14A59)	1400	PVS	Bosque tropical ca- ducifolio (vegetación secundaria)	Aw ⁶ (w)
K	Los Laureles (barranca Tezahuate)	Tlayacapan, Mor. (1858 N, 9900 W, E14B51)	1720- 1750	PVS	Bosque de <i>Quercus</i> y de <i>Pinus</i> (vegeta- ción secundaria), en el límite con la zona agrícola	A(C)w ¹ (w)

Leroi, Bonet, Pichard y Biemont
 Relaciones entre Bruchidae (Coleoptera) y poblaciones silvestres

CODIGO ¹	NOMBRE	MUNICIPIO, ESTADO (LATTUD, LONGITUD, MAPA ²)	ALTITUD MSNM	<i>Phaseolus</i> ³	TIPO DE VEGETACION	CLIMA ⁴
L	Xochitlán (puente arroyo)	Yecapitla, Mor. (1855 N, 9849 W, E14B51)	1750	PVS	Bosque tropical caducifolio (vegetación secundaria) y cultivos abandonados	A(C)w' (w)
M	Tlacotepec	Zacualpan de Amilpas, Mor. (1850 N, 9845 W, E14B51)	1840	PVS	Vegetación secundaria, al borde de la zona agrícola	A(C)w' (w)
N	Atlixco (casco de hacienda)	Atlixco, Pue. (1855 N, 9827 W, E14B52)	1880	PVS	Vegetación secundaria de un casco de hacienda abandonado en zona agrícola	A(C)w' (w) y C(w ²)(w)
P	San José Teruel (casco de hacienda)	Tepeojuma San Cristóbal, Pue. (1845 N, 9827 W, E14B62)	1540	PVS PLS	Bosque tropical caducifolio (vegetación secundaria) cerca de un casco de hacienda en el límite de la zona agrícola	A(C)w ² (w)
Q	Ahuehuetzingo (río Nexapa)	Chietla, Pue. (1629 N, 9836 W, E14B62)	1070	PLS	Vegetación secundaria en bosque de galería (<i>Taxodium</i> sp.) en el límite de la zona agrícola	Aw ² (w)
R	San Felipe Rijo (río Ahuehueyo)	Tilapa, Pue. (1837 N, 9834 W, E14B62)	1250	PVS (PLS)	Vegetación secundaria en bosque de galería (<i>Taxodium</i> sp.) en el límite de la zona agrícola	Aw ² (w)

- 1). Código para la estación de colecta.
- 2). El número de mapa indicado son los mapas 1/50000 de los Estados Unidos Mexicanos (INEGI).
- 3). Código de *Phaseolus*: PVS: *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*; PCS: *Phaseolus coccineus* subsp. *formosus*; PLS: *Phaseolus lunatus* var. *silvester*; (): población existente pero no analizada.
- 4). Clima según el sistema de Köppen modificado por García (1973).