EFECTOS SUBLETALES DE RESISTENCIA ANTIBIÓTICA A INMADUROS EN LA DEMOGRAFÍA DE ADULTOS DE LOS GORGOJOS DE FRIJOL *Acanthoscelides obtectus* (Say) Y *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (COLEOPTERA: BRUCHIDAE).

AUTOR

SANDRA JIMENA VALENCIA CATAÑO

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

SEDE PALMIRA

2006

EFECTOS SUBLETALES DE RESISTENCIA ANTIBIÓTICA A INMADUROS EN LA DEMOGRAFÍA DE ADULTOS DE LOS GORGOJOS DE FRIJOL *Acanthoscelides obtectus* (Say) Y *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (COLEOPTERA: BRUCHIDAE).

AUTOR

SANDRA JIMENA VALENCIA CATAÑO

DIRECTORES

CÉSAR CARDONA MEJÍA I.A., Ph.D

Entomólogo, Proyecto Fríjol, CIAT.

MAGNOLIA DEL PILAR CANO ORTIZ I.A., M.Sc

Profesora Asistente Universidad Nacional de Colombia, Palmira.

Autor Institucional: CIAT
(Centro internacional de Agricultura Tropical)

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

SEDE PALMIRA

2006

Los criterios expuestos, las opiniones expresadas y las conclusiones anotadas son responsabilidad de la autora y no comprometen a los directores, asesores, a la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira y al Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).

DEDICATORIA

A Dios, por la oportunidad de vivir, por guiar cada uno de mis pasos y por regalarme lo mejor de la vida

a la memoria de mi padre Herney y la de mi hermano Carlos Alberto, los llevaré siempre en mi corazón.

Sandra Jimena

AGRADECIMIENTOS

A:

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)

Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira

César Cardona Mejía. I.A., Ph.D. Líder del proyecto de Entomología de Fríjol CIAT, por toda su paciencia y gran colaboracion

Fundación Smurfit Cartón de Colombia y al personal de División Forestal, por haber financiado gran parte de mi carrera

Magnolia Cano Ortiz, M.Sc. Profesora Entomología Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

Mis amigos y compañeros en CIAT, Juan Miguel Bueno "Juanmi", Jose Flower Valor "Josecito", Isaura Rodríguez "Isa", Orlando Diaz "Orlandito", Hector Morales "Hecticor", Paola Sotelo, Maria Patricia Berrio "Mara", Hugo Jaimes, Yina Puentes, por toda su colaboración, consejos y todos los buenos momentos

Beatriz Arenas y Jenny Milena Burbano, por toda su colaboración

Profesores Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, especialmente a Mauricio Salazar Yepes y Manuel Edison Palomino, por sus enseñanzas para la vida

Compañeros y amigos de la U, Amparo Rosero “Amparito”, Carlos Mauricio Chávez, Orlando López, Yomar Valencia, Javier Claros, Magda Bohórquez y a todos los que en este momento se me escapan

Maria Fernanda Miller, Rosalba Tobón, Nidia Gil, por su inmensa colaboración

Ramón Antonio Arbeláez y Jaime Muñoz, de Smurfit, por creer siempre en mí

Carmen Elisa Posso, Universidad del Valle y Ariel Gutiérrez, **profesor Universidad Nacional de Colombia**, por la revisión del anteproyecto

Mi familia, por creer en mí y por su apoyo

Carlos Dorado Valencia, por su gran amor y apoyo incondicional

Y a todo el personal de CIAT y Universidad Nacional de Colombia que de una u otra forma colaboraron en la realización de este trabajo

TABLA DE CONTENIDO

		Pag
	INTRODUCCIÓN	13
2	OBJETIVOS	15
3	REVISION DE LITERATURA	16
3.1	GENERALIDADES DEL FRIJOL *Phaseolus vulgaris* L.	16
3.2	PRINCIPALES ESPECIES DE BRUCHIDOS	17
3.3	GENERALIDADES SOBRE *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*	17
3.3.1	Taxonomía	18
3.3.2	Descripción morfológica de *Z. subfasciatus*	19
3.3.3	Biología y hábitos de *Z. subfasciatus*	20
3.3.4	Descripción morfológica de *A. obtectus*	21
3.3.5	Biología y hábitos de *A. obtectus*	22
3.4	PRINCIPALES HOSPEDEROS	24
3.5	DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE BRÚCHIDOS	24
3.6	DAÑOS E IMPORTANCIA ECONOMICA	25
3.7	METODOS DE CONTROL	26
3.7.1	Control genético	27
3.7.2	Mecanismos de control genético	27
3.8	CRITERIOS PARA EVALUAR VARIEDADES RESISTENTES	29
3.8.1	Fuentes de resistencia a *Z. subfasciatus*	29
3.8.2	Fuentes de resistencia a *A. obtectus*	31
3.9	MEJORAMIENTO POR RESISTENCIA VARIETAL A *Z.subfasciatus* y *A. obtectus*	31
3.10	TABLAS DE VIDA	36
3.11	CONSTRUCCION DE UNA TABLA DE VIDA	37
3.11.1	Expectativa reproductiva diaria	38
3.11.2	Cálculo de la tasa reproductiva neta	38

3.11.3 Calculo de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional. 39
3.11.4 Tiempo medio generacional 40
3.11.5 Tiempo de doblaje 40
3.11.6 Tasa finita de crecimiento 41
3.12 USO DE TABLAS DE FECUNDIDAD PARA MEDIR ANTIBIOSIS 41
3.13 ESTUDIOS DE RESISTENCIA Y TABLAS DE VIDA DE BRÚCHIDOS 42
3.14 ANÁLISIS ESTADÍSTICO PARA OBSERVACIONES INDIVIDUALES 44
3.15 ANÁLISIS ESTADÍSTICO PARA LOS PARÁMETROS POBLACIONALES 44
4 HIPÓTESIS 46
5 MATERIALES Y METODOS 47
5.1 LOCALIZACION 47
5.2 GENOTIPOS DE *Phaseolus* spp USADOS 47
5.3 CRIA PARA OBTENER ADULTOS DE *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* 49
5.4 TABLAS DE VIDA 51
5.5 CONSTRUCCIÓN DE TABLAS DE VIDA 51
5.6 CÁLCULO DE LOS PARÁMETROS ASOCIADOS CON LAS TABLAS DE VIDA 54
5.6.1 Tasa reproductiva neta (R_o) 54
5.6.2 Tiempo medio generacional (T) 55
5.6.3 Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) 55
5.6.4 Tiempo de doblaje (Dt) 55
5.6.5 Tasa finita de crecimiento (λ) 55
5.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO 56
6 RESULTADOS Y DISCUSION 57
6.1 RESULTADOS OBTENIDOS PARA *Z. subfasciatus* 57
6.1.1 Tablas de fecundidad de *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. vulgaris* 57
6.1.1.1 Anovas 58
6.1.1.2 Tiempo medio de duración de adultos 60
6.1.1.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) 61
6.1.1.4 Efectos subletales en la biología reproductiva de adultos de *Z. subfasciatus* 63

sobre genotipos de *P. vulgaris.*
6.1.2 Tablas de vida completas para *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. vulgaris* 66
6.1.2.1 Emergencia de adultos 67
6.1.2.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros 69
6.1.2.3 Efectos totales sobre la biología de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* 71
6.1.3 Tablas de fecundidad para *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. acutifolius* 75
6.1.3.1 Anovas 76
6.1.3.2 Tiempo medio de duración de adultos 78
6.1.3.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x). 79
6.1.3.4 Efectos subletales en la biología reproductiva de adultos de *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. acutifolius* 81
6.1.4 Tablas de vida completas para *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. acutifolius* 84
6.1.4.1 Emergencia de adultos 84
6.1.4.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros 86
6.1.4.3 Efectos totales sobre la biología de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* 88
6.2 RESULTADOS OBTENIDOS PARA *A. obtectus* 92
6.2.1 Tablas de fecundidad para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. lunatus* 92
6.2.1.1 Anovas 93
6.2.1.2 Tiempo medio de duración de adultos 95
6.2.1.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) 96
6.2.1.4 Efectos subletales en la biología reproductiva de adultos de *A. obtectus* sobre genotipos de *P. lunatus* 99
6.2.2 Tablas de vida completas para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. lunatus* 101
6.2.2.1 Emergencia de adultos 102
6.2.2.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los 105

valores reales de supervivencia de inmaduros
6.2.2.3 Efectos totales sobre la biología de *A. obtectus* en los genotipos de *P. lunatus* 107
6.2.3 Tablas de fecundidad para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. acutifolius* 110
6.2.3.1 Anovas 111
6.2.3.2 Tiempo medio de duración adultos. 113
6.2.3.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) 114
6.2.3.4 Efectos subletales sobre la biología reproductiva de adultos de *A. obtectus* sobre genotipos de *P. acutifolius* 117
6.2.4 Tablas de vida completas para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. acutifolius* 121
6.2.4.1 Emergencia de adultos 121
6.2.4.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros 123
6.2.4.3 Efectos totales sobre la biología de *A. obtectus* en los genotipos de *P. acutifolius* 125
7 CONCLUSIONES 131
8 RECOMENDACIONES 133
9 BIBLIOGRAFIA 134

LISTA DE FIGURAS

		Pag
Figura 1	Metodología resumida de la construcción de tablas de vida	52
Figura 2	Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente)	58
Figura 3	Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (S) y RAZ 36 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad	62
Figura 4	Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* criados en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA- Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente)	67
Figura 5	Emergencia de adultos de *Z. subfasciatus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y RAZ 36 resistente (Tratamientos R-S y R-R)	68
Figura 6	Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (S) y RAZ 36 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas	70

Figura 7 Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente). 75

Figura 8 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G40168 (S) y G40199 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad. 80

Figura 9 Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* criados en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente) 84

Figura 10 Emergencia de adultos de *Z. subfasciatus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y G 40199 resistente (Tratamientos R-S y R-R) 85

Figura 11 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (S) y G 40199 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas 87

Figura 12 Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* en los genotipos evaluados de *P. lunatus:* G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente) 93

Figura 13 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. lunatus* evaluados G 25410 (S) y G 25042 (R).La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion deinmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad. 98

Figura 14 Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* criados en los genotipos de *P. lunatus* evaluados: G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente). 102

Figura 15 Emergencia de adultos de *A. obtectus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. lunatus* evaluados: G 25410 susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y G 25042 resistente (Tratamientos R-S y R-R) 104

Figura 16 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. lunatus* evaluados G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion deinmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas 106

Figura 17 Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* en los genotipos evaluados de *P. acutifolius*: G40168 (susceptible) y G40199 (resistente). 111

Figura 18 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados G40168 (S) y G40199 (R).La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad 116

Figura 19 Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* criados en los genotipos de *P. acutifolius* G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente). 121

Figura 20 Emergencia de adultos de *A. obtectus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y G 40199 resistente (Tratamientos R-S y R-R). 122

Figura 21 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados G 40168 (S) y G 40199 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion deinmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas 124

LISTA DE CUADROS

		Pag
Cuadro 1	Principales diferencias entre *A. obtectus* y *Z. subfasciatus*	23
Cuadro 2	Principales hospederos de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*.	24
Cuadro 3	Tablas de vida realizadas con *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*	53
Cuadro 4	Variables medidas a partir de la cría de *Z. subfasciatus* sobre los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente)	59
Cuadro 5	Tiempo medio de duración de hembras y machos de *Z. subfasciatus* criados y trasladados a los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente)	61
Cuadro 6	Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. vulgaris* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición, siendo S (ICA-Pijao) y R (RAZ 36)	64
Cuadro 7	Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. vulgaris* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, S (ICA-Pijao) y R (RAZ 36)	72

Cuadro 8 Variables medidas a partir de las crías de *Z. subfasciatus* sobre los genotipos de *P.acutifolius* evaluados: G 40199 (resistente) y G 40168 (susceptible). 76

Cuadro 9 Tiempo medio de duración de hembras y machos de *Z. subfasciatus* criados y trasladados a los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente). 78

Cuadro 10 Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición, siendo S (G 40168) y R (G 40199). 81

Cuadro 11 Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, S (G 40168) y R (G 40199). 89

Cuadro 12 Variables medidas a partir de la cría de *A. obtectus* sobre los genotipos evaluados de *P. lunatus:* G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente). 94

Cuadro 13 Tiempo medio de duración de hembras y machos de *A. obtectus* criados y trasladados a los genotipos de *P. lunatus* evaluados: G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente). 96

Cuadro 14 Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A. obtectus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P.* 99

lunatus utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, S (G 25410) y R (G 25042).

Cuadro 15 Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A. obtectus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. lunatus* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, S (G 25410) y R (G 25042). 108

Cuadro 16 Variables medidas a partir para las crías de *A. obtectus* sobre los genotipos evaluados de *P.acutifolius* G40199 (resistente) y G40168 (susceptible). 112

Cuadro 17 Tiempo medio de duración para hembras y machos de *A. obtectus* criados y trasladados a los genotipos de *P. acutifolius* G40168 (susceptible) y G40199 (resistente) 114

Cuadro 18 Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A. obtectus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, S (G 40168) y R (G 40199). 118

Cuadro 19 Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A.obtectus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, S (G 40168) y R (G 40199) 126

EFECTOS SUBLETALES DE RESISTENCIA ANTIBIÓTICA A INMADUROS EN LA DEMOGRAFÍA DE ADULTOS DE LOS GORGOJOS DE FRIJOL *Acanthoscelides obtectus* (Say) Y *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (COLEOPTERA: BRUCHIDAE)

RESUMEN

Acanthoscelides obtectus (Say) y *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) son plagas de importancia económica del fríjol almacenado en el mundo que causan pérdidas entre 15-20%. La antibiosis, manifestada por la alta mortalidad de larvas de primer y segundo instar constituye el principal mecanismo de resistencia a estos insectos. Para medir los efectos subletales de resistencia antibiótica a inmaduros sobre la demografía de estos insectos se construyeron diez y seis tablas de vida completas y de fecundidad en genotipos contrastantes de fríjol. Para el caso de *A. obtectus* se usaron dos genotipos de frijol *P. lunatus* y *P. acutifolius* para el primer caso se evaluaron los genotipos G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente), mientras que para *P acutifolius* los genotipos fueron G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente). Para *Z. subfasciatus* se usó *P. vulgaris*, genotipos RAZ 36 (resistente) e Ica-Pijao (susceptible); en *P. acutifolius* los genotipos utilizados fueron G40199 (resistente) y G40168 (susceptible). Para *Z. subfasciatus* el porcentaje de supervivencia de inmaduros fue de 6.0% en RAZ 36 comparado con 89.0% en Ica-Pijao. La supervivencia en G40199 fue de 10.0% y en G40168 fue de 76.6%. En las tablas de vida de fecundidad se observó una disminución en la tasa reproductiva neta (R_o) del 35.5% en RAZ 36 y del 80.0% en G40199. La tasa intrínseca de crecimiento (r_m) no fue afectada por RAZ 36. Por el contrario, G40199 causó una disminución del 78.5% en este parámetro. En las tablas de vida completas la disminución de R_o fue de 97.1% y 95.1% en G40199 y RAZ 36 respectivamente; ambos genotipos

resistentes causaron valores negativos en r_m. El tiempo medio generacional (T) fue 2.3 y 2.4 veces mayor en RAZ 36 y G40199 respectivamente.

Para *A. obtectus* se obtuvo un porcentaje de supervivencia de 95% en G 25410 comparado con un 32% en G 25042. Para el caso de G 40168 fue de 60%, comparado con un 6% en G 40199. En las tablas de fecundidad se observó una disminución en la tasa reproductiva neta del 26.8% en G 25042 y de 41.6% para G 40199. La tasa intrínseca de crecimiento se vio afectada en un 35% por G 40199, mientras que por G 25042 tuvo una disminución del 10%. Para las tablas de vida completas la tasa reproductiva neta en tuvo una disminución de 75.5% y 95.1% para G 25042 y G 40199 respectivamente, la tasa de intrínseca de crecimiento se afectó en 61.5% para G 25042, mientras que para G 40199 tuvo valores negativos, el tiempo de doblaje fue tres veces mayor en G 25042, en G 40199 este parámetro no se midió porque la tasa intrínseca tuvo valores negativos

Se concluye que la antibiosis sobre larvas tiene un fuerte impacto en la demografía de adultos provenientes de genotipos resistentes.

INTRODUCCIÓN

Los brúchidos *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) y *Acanthoscelides obtectus* (Say) conocidos comúnmente como gorgojos, son las plagas más importantes del fríjol almacenado en África y América Latina. Se estima que en América Latina las pérdidas ocasionadas por estas plagas están alrededor del 15 % (Schoonhoven et al. 1988).

Guevara (1957) y Menéndez (1977) mencionan que existe una opción para disminuir de manera natural los daños causados por gorgojos al fríjol almacenado, la cual consiste en el uso de variedades resistentes que permiten adicionalmente una disminución del costo del control, proporcionando un producto de buena calidad sin la presencia de insecticidas.

Los estudios efectuados acerca de la resistencia del fríjol a los gorgojos indican que ésta se debe a un mecanismo de antibiosis, es decir, a un efecto deletéreo muy significativo ocasionado por la planta sobre la biología de los insectos y su supervivencia. Como resultado del efecto antibiótico presente en las variedades resistentes, la emergencia de adultos se reduce significativamente, el ciclo de vida de los individuos que logran sobrevivir se prolonga sustancialmente y la progenie resultante se caracteriza por su tamaño y peso reducidos. Por esta razón, en materiales altamente resistentes las colonias del insecto no pueden desarrollarse y desaparecen en dos o tres generaciones (Cardona et al. 1989).

Serrano et al. (1983) y Schoonhoven et al. (1983) evaluaron experimentalmente la cantidad de adultos emergidos de *A. obtectus* a partir crías continuas realizadas sobre diferentes genotipos de fríjol. Observaron que en los materiales G-12866, G-12949 y G-12952 dicha cantidad se redujo hasta en un 100% en la primera o segunda generación, mientras que en otros materiales encontraron que el número de adultos emergidos crecía gradualmente o se mantenía en tres generaciones sucesivas. Asimismo, en estudios

realizados con crías sucesivas de *Z. subfasciatus* en variedades resistentes y susceptibles de fríjol, Schoonhoven y Cardona (1982) y Schoonhoven et al. (1983) encontraron que los niveles de resistencia de los genotipos se mantuvieron después de ser sometidos al ataque de cinco generaciones del insecto, expresado en número de adultos emergidos y longevidad de la progenie.

El principal mecanismo de resistencia a brúchidos en *Phaseolus* spp, es la antibiosis tal como lo definió Painter (citado por Cardona, 1997). La antibiosis a larvas de brúchidos fue caracterizada por Cardona et al. (1989), quienes midieron los efectos deletéreos que tiene este mecanismo sobre la biología de inmaduros y su capacidad de sobrevivir en genotipos resistentes.

Para éste trabajo se usaron las tablas de vida como una herramienta útil y apropiada para estudiar la dinámica de las poblaciones animales, especialmente de artrópodos, como un proceso intermedio para estimar los parámetros relacionados con el crecimiento de la población, los cuales reciben el nombre de parámetros demográficos.

Los parámetros biológicos y los principales estadísticos vitales de una población de insectos plaga estimados a partir de tablas de vida desarrolladas en laboratorio son una herramienta básica para elaborar estrategias de control. Por lo tanto, el estudio cuantitativo de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus* permitió estimar la densidad poblacional de estas especies y con ello, determinar su dinámica en el tiempo, la relación entre la densidad de población y el daño respectivo.

Debido a que los trabajos realizados hasta el momento sólo han caracterizado la antibiosis en inmaduros, surgió la necesidad de medir los efectos subletales que tiene dicha antibiosis sobre los adultos que logran sobrevivir a la cría en genotipos altamente resistentes, ya que tales efectos se verán reflejados en la disminución de la densidad poblacional.

2. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Medir los efectos subletales de resistencia antibiótica a inmaduros en la demografía de adultos de los gorgojos del fríjol *Acanthoscelides obtectus* (Say) y *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae).

OBJETIVOS ESPECIFICOS

-Construir tablas de vida completas y de fecundidad con *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* sobre genotipos de *Phaseolus vulgaris, P. acutifoloius* y *P. lunatus.*

-Calcular los parámetros poblacionales asociados: Tasa reproductiva neta (Ro), tasa intrínseca de crecimiento (rm), tasa finita de crecimiento (λ), tiempo medio generacional (T) y tiempo de doblaje (dt).

3. REVISION DE LITERATURA

3.1 GENERALIDADES DEL FRIJOL *Phaseolus vulgaris* L.

El fríjol común *P.vulgaris* es la leguminosa alimenticia más importante destinada para el consumo humano directo en el ámbito mundial, siendo América Latina el principal productor y consumidor. El fríjol es un alimento tradicional muy significativo para los estratos de menores ingresos, ya que constituye una fuente primordial de proteína y calorías de bajo costo (Pachico, 1994; Voysest, 1983).

Se han postulado muchas teorías acerca del origen de *P.vulgaris,* pero la más fuerte es la que señala un origen y domesticación americano, basado en evidencias arqueológicas, botánicas, históricas y lingüísticas. Registros arqueológicos indican que el fríjol común fue domesticado hace aproximadamente 8000-10000 años. Se sugieren dos centros de domesticación, dando origen a dos acervos: cultivares mesoamericanos (fríjoles con semilla pequeña) y cultivares andinos (fríjoles con semilla grande) (Gepts y Debouck, 1991)

P.vulgaris es una planta anual, diploide (Bliss y Brown, 1983), fuente proteica importante en América, Asia y África, donde la proteína animal es escasa o costosa (Brücher,1988). El rango de adaptación de esta especie como cultivo va desde 0 – 3000 m.s.n.m y desde 0 – 42° latitud norte y sur, lo cual ha generado una gran variabilidad genética (Hidalgo, 1984).

3.2 PRINCIPALES ESPECIES DE BRUCHIDOS

El número de especies de insectos que atacan el fríjol almacenado es considerablemente grande. Sin embargo, muchas de ellas provienen de otros productos como maíz, sorgo o arroz almacenados en la misma bodega y en general no alcanzan a producir pérdidas importantes al grano de fríjol (Schoonhoven et al. 1988).

Las dos especies principales, es decir aquellas que causan mayor daño al fríjol almacenado, son *Acanthoscelides obtectus* (Say) y *Zabrotes subfasciatus* (Boheman), ambas pertenecientes al orden Coleoptera y a la familia Bruchidae. Su biología ha sido ampliamente estudiada por Howe y Currie, (1964). Estas dos especies se originaron probablemente en Sur América y están ampliamente distribuidas desde Chile hasta los Estados Unidos. En América Latina los nombres comunes de los brúchidos incluyen gorgojo, gorgojo pintado, gorgojo común del fríjol, caruncho y gorgulho de Feijoo (Schoonhoven et al. 1988).

3.3 GENERALIDADES SOBRE *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*

Z. subfasciatus, comúnmente conocido como Mexican bean weevil (gorgojo mexicano del fríjol) y gorgojo pintado del fríjol, es la plaga más importante del fríjol almacenado en las regiones cálidas (Schoonhoven, 1976 y Schoonhoven et al. 1988)

Se encuentra en regiones tropicales y altitudes inferiores a los 1000 m.s.n.m. Las hembras pegan sus huevos a la testa de la semilla. Ataca únicamente semilla almacenada, lo cual lo diferencia del gorgojo común del fríjol *A. obtectus* (Schoonhoven, 1976; Schoonhoven et al. 1988; Serrano et al. 1983).

A. obtectus, comúnmente conocido como bean weevil (gorgojo del fríjol) y gorgojo común del fríjol, es la plaga más importante del fríjol almacenado en las regiones altas a partir de 800 m.s.n.m, preferiblemente entre los 1600-1800 y regiones subtropicales (Schoonhoven, 1976 y Schoonhoven et al. 1988)

Esta especie puede causar daños al grano de fríjol tanto en los sitios de almacenamiento como en el campo, debido a que las hembras ovipositan en las grietas de las vainas, o en los espacios libres entre los granos almacenados. Por esta razón los granos dañados por *A. obtectus* no presentan posturas adheridas a la testa (Schoonhoven et al. 1988; Serrano et al. 1983).

3.3.1 Taxonomía

La familia Bruchidae incluye cerca de 1300 especies de insectos, agrupados en 56 géneros y 5 subfamilias (Southgate, 1979). En la región neotropical existen 500 especies, de las cuales *Callosabrochus maculatus* (F), *Acanthoscelides obtectus* y *Zabrotes subfasciatus* son las de mayor importancia económica (Hogue, 1993).

Z. subfasciatus ha sido descrito anteriormente bajo diferentes nombres*: Zabrotes pectoralis, Z. dorsopictus* y *Spermophagus pectoralis* (Schoonhoven et al. 1988).

Mientras tanto *A. obtectus* ha sido descrito como *Bruchus obtectus, Mylabris obtectus* y *Laria obtecta* (Schoonhoven et al. 1988).

La actual clasificación del gorgojo del fríjol o gorgojo común del fríjol y del gorgojo pintado del fríjol o gorgojo Mexicano del fríjol es la siguiente (Borror et al. 1992):

Clase: Insecta
Orden: Coleoptera
Suborden: Polífaga
Familia: Bruchidae
Género: *Acanthoscelides*
Zabrotes
Especie:*Acanthoscelides obtectus (*Say*)*
Zabrotes subfasciatus (Boheman)

3.3.2 Descripción morfológica de *Z. subfasciatus*

Huevo: Son muy pequeños, miden aproximadamente 0.3 mm de diámetro, redondeados y aplanados. Cuando están recién puestos se caracterizan por tener una apariencia hialina, pero a medida que avanza la incubación se tornan de color blanquecino amarillento. Son depositados de forma individual (Vélez, 1997).

Larvas: Son de tipo vermiforme y ápoda. Tienen una longitud de 3 – 3.5 mm. Su cuerpo es más o menos recurvado, con abundantes pliegues y de color blanquecino. La cabeza es muy reducida y está encajada en el protórax. (Vélez, 1997).

Pupas: Miden cerca de 3 mm de largo. Son del tipo exarata, con los apéndices libres, semejantes a un adulto momificado, de color blanco lechoso y sin pelos. La diferenciación de los sexos puede apreciarse por la forma del último segmento abdominal, que en la hembra es rectilíneo y en el macho es arqueado (Vélez, 1997)

Adultos: Son insectos pequeños de 1.8 – 2.5 mm de largo y de color castaño oscuro. Las hembras son de mayor tamaño que los machos y presentan cuatro manchas claras en el pronoto, las cuales contrastan con el color oscuro y brillante del cuerpo. En ambos sexos los élitros son cortos, dejando expuesto el último segmento del abdomen. Las alas son bien desarrolladas. El cuerpo es de contorno oval con la cabeza libre, inclinada, que se prolonga en un rostro corto y achatado. Los ojos están bien desarrollados. Las antenas tienen 11 segmentos, las patas posteriores son mas robustas que las anteriores, muestran los fémures dilatados y las tibias posteriores tienen dos espuelas (Vélez, 1997).

Foto Dimorfismo sexual entre macho (izquierda) y hembra (derecha) de *Z. subfasciatus* (Cortesía CIAT)

3.3.3 Biología y hábitos de *Z. subfasciatus*

Las condiciones óptimas para el desarrollo de *Z. subfasciatus* son 70% HR. y 32.5 °C, donde alcanzan un promedio de vida de 25 días entre el estado de huevo y adulto.

Huevos: Son depositados en forma aislada sobre la semilla almacenada, a la que se adhieren por medio de una sustancia pegante. En éstas se presenta un rango de variación diario de 3-4 huevos por hembra en cada semilla (Vélez, 1997). El estado de huevo dura de 4-5 días, para condiciones del Valle del Cauca – Colombia (Schoonhoven et al. 1988).

Larvas: Después de eclosionar, la larva de primer instar penetra en la semilla y continúa desarrollándose en su interior, formando una cámara o celda a medida que se alimenta. Durante el último instar la larva realiza un corte circular en la testa, formando una ventana, que permitirá luego al adulto abandonar la cámara pupal o de alimentación. Las larvas mudan cuatro veces antes de empupar. Este estado dura 14 días, en las condiciones ambientales del Valle del Cauca – Colombia (Schoonhoven et al. 1988).

Pupa: Se desarrolla dentro de la semilla. Al terminar su periodo, emergen por las ventanas convertidas en adultos (Vélez, 1997). El estado pupal dura de 5-6 días en las condiciones ambientales del Valle del Cauca – Colombia (Schoonhoven et al. 1988).

Adulto: El periodo de preoviposición es de 1-7 días y el de oviposición de 7 días (Vélez, 1997). El peso de la hembra es 1.5 veces más que el del macho. Los adultos viven 10-12 días en condiciones de 30°C y 70% de HR. La hembra de *Z. subfasciatus* es capaz de poner hasta 56 huevos y de infestar 36 granos en su vida. La oviposición de la hembra se inicia en su primer día de existencia, en cual pone de 2 a 3 huevos y alcanza su valor máximo hacia el tercer día en que puede colocar hasta 9. A partir de entonces, reduce la postura con valores entre 1-4, hasta el día 11-12 (Cardona, 1994; Schoonhoven y Cardona, 1980).

3.3.4 Descripción morfológica de *A. obtectus*

Huevos: Son muy pequeños (miden 0.7 mm de largo por 0.3 mm de ancho), ovoides, hialinos cuando recién puestos, pero a medida que avanza la incubación se tornan de color lechoso, destacándose en el sustrato en que fueron depositados. La oviposición es aislada o en grupos, pero no compactos (Vélez, 1997).

Larvas: Recién nacidas miden 0.5 mm de largo y 0.2 mm de ancho; en la ultima etapa de desarrollo alcanzan 4.0 a 4.5 mm de largo, son de tipo vermiforme, ápodas, de color blanco, algo recurvado y con segmentos bien pronunciados; la cabeza es muy reducida y está encajada en el protórax. Su color es blanquecino (Vélez, 1997).

Pupas: Tienen 4 mm de largo y 2 mm de ancho, son del tipo exarata, con cabeza, patas y élitros libres; recién formada esta etapa semejan un adulto momificado de color blanco, pero luego se oscurecen (Vélez, 1997).

Adultos: Son insectos pequeños, de 2.5 a 3.5 mm de largo, de color pardo ceniciento y con ligeras estrías longitudinales de color ceniza y oscuro, alternadas, en los élitros; las coxas posteriores, el abdomen y el pigidio son rojizos. El cuerpo tiene contorno oval, con la cabeza libre, inclinada, que se prolonga en un rostro corto y achatado, los ojos están bien desarrollados, las antenas tienen once segmentos, las patas posteriores son más robustas que las anteriores, fémures dilatados y tibias con una espuela, en ambos sexos los élitros son cortos, dejando expuesto el ultimo segmento abdominal (pigidio), pero con alas desarrolladas. Las hembras son mas grandes que los machos, la curvatura de la extremidad de su pigidio no es acentuada y su abertura anal es terminal, en los machos el pigidio es bastante recurvado, en éste la abertura anal está situada en posición ventral y presenta una curvatura media ventral, visible al microscopio, que en la hembra aparece recta, otra diferencia es que las vellosidades abdominales son más claras en el macho que en la hembra (Vélez, 1997).

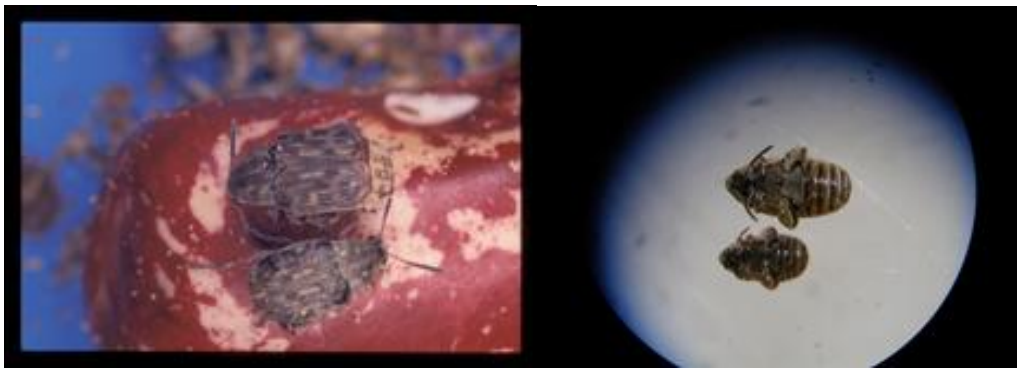


Foto Dimorfismo sexual entre hembra y macho de *A. obtectus* (para ambos casos hembra arriba, macho abajo) (Cortesía CIAT)

3.3.5 Biología y hábitos de *A. obtectus*

Huevos: Son depositados en el campo, dentro de las vainas maduras o próximas a secarse, preferentemente en el sitio de unión de las valvas de la vaina o aprovechando grietas en la misma; en estos lugares pueden ser introducidas varias docenas de huevos. En semillas almacenadas los huevos son depositados libremente entre los granos (Fraussen, 1962)

Larvas: Se alimentan y desarrollan dentro de la vaina, atacando los granos que esta contenga, así pasan, generalmente sin ser detectadas, a los depósitos, donde se multiplican con mucha facilidad y producen un número continuo de generaciones (Vélez, 1997).

Pupas: Según Costa Lima (citado por Velez, 1997) las larvas, permanecen todo el tiempo dentro del grano, al finalizar su periodo nacen los adultos, que se quedan en el mismo lugar durante aproximadamente un día y luego practican un agujero redondeado de unos 2 mm de diámetro a través del cual emergen.

Adultos: Vuelan solo durante el día, realizan migraciones hasta casi 100 m hacia plantas de fríjol con las vainas maduras, aunque tal movimiento al campo no es esencial; allí el macho copula con varias hembras; el periodo de preoviposición es variable, entre 2 y 13 días; el de oviposición también varía entre 4 y 14 días, depositando hasta un 70% de los huevos durante los 4 primeros días (Fraussen, 1962)

En el Cuadro 1 se pueden resumir algunos contrastes importantes que presentan las dos especies.

Cuadro 1. Principales diferencias entre *A. obtectus* y *Z. subfasciatus*

Característica	***A. obtectus***	***Z. subfasciatus***
Huevos	Libres en los espacios entre los granos	Adheridos a la testa de la semilla
Larvas	Recién eclosionadas se mueven libremente entre las semillas antes de perforarlas	Por estar pegados los huevos, al eclosionar perforan la testa y penetran al interior
Adultos	Mayor tamaño	Menor tamaño
Dimorfismo sexual	Difícil de reconocer	Fácil reconocimiento
Daños	Inicia en el campo (vainas) y continúa en almacén (grano)	Solo en granos almacenados
Adaptación	Zonas de temperaturas bajas	Zonas de temperaturas altas o latitudes subtropicales.

3.4 PRINCIPALES HOSPEDEROS

En el Cuadro 2 se resumen los principales hospederos para ambas especies.

Cuadro 2. Principales hospederos de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*.

Z. subfasciatus	***A. obtectus***
Phaseolus vulgaris (L.)	*Phaseolus vulgaris* (L.)
Phaseolus lunatus (L.)	*Phaseolus lunatus* (L.)
Phaseolus coccineus (L.)	*Phaseolus coccineus* (L.)
Phaseolus acutifolius (A. Gray)	*Phaseolus acutifolius* (A. Gray)
Cicer arietinum (L.)	*Vicia flava* (L.)
Cajanus cajan (L.) Millsp	*Cicer arietinum* (L.)
Vigna radiata (L.) R. Wilczek	*Vigna sinensis* (L.) Hassk
Vigna uinguiculata (L.) Walp	*Vigna unguiculata* (L.) Walp
Vigna umbellata (Thunbrg) Ohwi & Ohashi	*Dolichos* sp Craib
Vigna mungo (L.) Hepper	*Pisum* sp (L.)
Glycine max (L.) Merr	*Albizzia* sp Durazz

Fuentes: (Dendy y Credland, 1991; Credland y Dendy, 1992; Kapila, 1988)

3.5 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE BRÚCHIDOS

Las especies de brúchidos se reproducen en todos los continentes excepto en la Antártica (Southgate, 1979). *Z. subfasciatus* prefiere zonas de temperatura alta, es decir regiones de baja altitud o tropicales, por lo cual no se presenta en zonas montañosas ni en regiones subtropicales como Chile y México (Schoonhoven et al. 1988). Por su parte, el gorgojo mayor, *A. obtectus,* muestra una amplia distribución ya que ha sido registrado en fríjol importado en el sur de Europa, Irán, India, China, Argelia, Sudáfrica entre otros países. En América es común en Estados Unidos, México, Guatemala, Nicaragua, Puerto Rico, Bahamas, Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela, Chile, Argentina, Uruguay y Brasil. En

el departamento de Antioquia esta especie está distribuida mayormente en variedades hospedantes que se desarrollan en la formación vegetal del bosque muy húmedo premontano (Madrigal y Morales, 1978)

3.6 DAÑOS E IMPORTANCIA ECONOMICA

El número de especies de insectos que atacan el fríjol almacenado es grande, sin embargo, muchas de ellas provienen de otros productos tales como maiz, sorgo y arroz, almacenados en la misma bodega, y en general no alcanzan a producir pérdidas importantes al grano de fríjol (Schoonhoven et al. 1988).

Schoonhoven (1976), ha enumerado 28 especies de insectos que se presentan en fríjoles almacenados, siendo los brúchidos *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* las de mayor impacto económico en América Latina.

Las pérdidas económicas causadas por ataque de estos dos insectos al fríjol almacenado son considerables en todos los países del mundo, sin embargo estas pérdidas generalmente son mayores en los países en desarrollo, ya que en muchos casos carecen de una infraestructura de almacenamiento adecuada (Schoonhoven et al. 1988). Las pérdidas ocasionadas por los brúchidos a nivel mundial están estimadas en un 13% (Cardona y Kornegay, 1999). Schoonhoven, (1976) calculó en un 7.4% las pérdidas causadas por los brúchidos en Colombia.

Aunque los estimativos de pérdidas en Colombia no parecen ser muy altos, los agricultores y dueños de empresas indican que el riesgo de ataque por los brúchidos es la principal razón para no almacenar el grano (Schoonhoven, 1976).

Los daños causados por estos insectos se pueden clasificar en daños por cantidad (número de semillas dañadas) o daños por calidad (granos contaminados de excrementos o de cuerpos de los mismos insectos) (Schoonhoven et al. 1988)

Dentro de los daños causados por los brúchidos, también se incluye la pérdida de la germinación y los daños causados por el ataque de patógenos, debido a que las perforaciones son una puerta de entrada para hongos y bacterias. Los gorgojos, cuyo estado larval se desarrolla dentro del grano, causan elevación de la temperatura y de la humedad, debido a su respiración y metabolismo, lo cual favorece el desarrollo de pudriciones secundarias, pues los granos que alcanzan mas del 17% de humedad, se constituyen en un excelente medio para el desarrollo tanto de larvas de brúchidos, como de microorganismos tales como: *Aspergillus* spp, *Penicillium* spp y *Phomopsis* spp (Schoonhoven et al. 1988).

El almacenamiento en fincas hasta por 6 meses, conlleva al deterioro del grano (pérdida de 40% en el peso de la semilla y 80% del total de las semillas) lo cual lo cataloga como no apto para el consumo humano o animal (Cardona, 1994)

El almacenamiento de fríjol en sus vainas intactas, puede reducir las pérdidas causadas por *Z. subfasciatus*, ya que los huevos depositados en las paredes de la vaina eclosionan, pero las larvas mueren dentro de ella sin penetrar en la semilla (Schoonhoven, 1976).

3.7 METODOS DE CONTROL

Varios métodos de control han sido probados efectivamente contra los brúchidos incluyendo aceites vegetales (Schoonhoven, 1978), insecticidas en polvo (Salas y Rupel, 1959) y fungicidas protectantes de semilla (Schoonhoven y Dam, 1982). Sin embargo, la utilización de sustancias químicas en un producto próximo a ser consumido representa un riesgo muy alto. Es por eso que la resistencia varietal se presenta como un método eficaz y seguro de control, siempre y cuando no esté basada en factores que influyan negativamente en la nutrición humana. (Schoonhoven et al. 1981; Schoonhoven y Cardona, 1982).

3.7.1 Control genético

La resistencia varietal o resistencia genética, es el mejor método de control de plagas (insectos y ácaros) que afectan a los cultivos. Esta forma de represión de plagas agrícolas es ecológicamente limpia y natural. En general, es compatible con los diferentes métodos de control diseñados por el hombre, y está considerada como la piedra angular de los sistemas efectivos de manejo integrado de plagas (MIP). La resistencia varietal basada en los principios naturales que gobiernan la relación planta-insecto, facilita el manejo de la plaga, reduce la dependencia del uso de insecticidas sintéticos y es durable. A su vez constituye el método de control más económico y fácil de usar por los agricultores (Cardona, 1997). Dentro del control genético existen diferentes mecanismos mediante los cuales una planta puede obtener resistencia, siendo estos la antibiosis, la antixenosis y la tolerancia.

3.7.2 Mecanismos de control genético

Antixenosis: Se define como la incapacidad de la planta para servir como hospedante de un insecto. Por algún tiempo fue comúnmente conocida como no preferencia. Por tanto, es el conjunto de características de una planta que interfieren en la conducta del insecto, afectando la cópula, oviposición, e ingestión de alimentos. Se acepta entonces que la Antixenosis rompe la cadena de respuesta que debe existir para que el insecto se alimente u oviposite, por lo cual se habla de antixenosis para alimentación y antixenosis para oviposición. La antixenosis se puede manifestar de muchas maneras, desde un total rechazo a la planta, hasta la ocurrencia de tasas de oviposición y alimentación reducidas en plantas antixenóticas (Painter, 1951; Horn, 1988; Smith, 1989; Cardona 1997). La antixenosis se debe a la presencia en la planta de factores morfológicos o químicos que afectan la conducta del insecto. Entre los factores físicos se encuentran aquellos que actúan como verdaderas barreras (epidermis dura, tejido duro, capas de cera, presencia de tricomas etc). Entre los factores químicos están aquellos que repelen o que retardan los procesos normales de alimentación u oviposición (Cardona, 1997).

Tolerancia: Ha sido identificada como la capacidad de la planta para soportar o tolerar el daño y rendir más que otras, frente a un nivel de infestación equivalente. También se define como la habilidad genética de una planta para superar una infestación o recuperarse y producir nuevos tejidos después de la destrucción producida por un insecto. Otras formas en que las plantas tolerantes se reponen del daño incluye: compensación por pérdida de área foliar, mayores tasas fotosintéticas, mayor producción de macollas, mayor producción de raíces adventicias y producción de nuevas yemas de crecimiento (Cardona, 1997).

Antibiosis: Según Kogan, (1986) el término antibiosis incluye todos los efectos fisiológicos adversos de naturaleza temporal o permanente que ocurren como resultado de la ingestión de una planta por el insecto. La antibiosis se debe a la presencia de una alomona o a la falta de una kairomona. Dependiendo de la magnitud del efecto antibiótico, el insecto puede sobreponerse o recuperarse, sin embargo en muchos otros casos los efectos son irreversibles y entonces el nivel de resistencia es muy alto. Los efectos antibióticos pueden ser de orden letal, los cuales afectan huevos e instares muy tempranos, o crónicos o sea aquellos que conducen a mortalidad de instares mas avanzados e incluso prepupas, pupas y adultos. La ocurrencia de antibiosis puede deberse a una serie de factores presentes en las plantas, de los cuales se reconocen características morfológicas, presencia de metabolitos tóxicos (alcaloides y glucósidos), presencia o ausencia de nutrimentos y presencia o ausencia de enzimas u otros compuestos (Cardona, 1997). Según el mismo autor la antibiosis se manifiesta de las siguientes maneras:

1. Muerte temprana de inmaduros
2. Tasas de crecimiento anormales, en donde generalmente se da prolongación del ciclo de vida
3. Emergencia de adultos muy pequeños o malformados
4. Fecundidad y fertilidad reducidas
5. Conducta anormal

3.8 CRITERIOS PARA EVALUAR VARIEDADES RESISTENTES

La resistencia de una variedad solo puede ser determinada en términos de otras generalmente más susceptibles, razón por la cual cualquier esquema de clasificación realizada en términos de grados de resistencia o susceptibilidad resulta subjetiva (Menéndez, 1977).

La resistencia como medio de control se puede estimar con las siguientes observaciones: 1) muerte de larvas de primer instar; 2) baja fecundidad de las hembras; 3) tamaño pequeño y poco peso de los especímenes; 4) promedio de vida: a) el periodo larval se alarga en una variedad resistente y b) el adulto vive menos tiempo; 5) pocas reservas alimenticias, las cuales afectan la hibernación (diapausa); 6) muerte antes de llegar al estado adulto y 7) aberraciones en la conducta normal y fisiológicas (Cardona et al. 1989). Una variedad resistente actúa sobre la fisiología del insecto y se manifiesta, entre otras características, en un menor tamaño y baja fecundidad de éste (González et al. 1986).

Shade et al., (1987) consignaron que el fríjol silvestre *P. acutifolius* fue más resistente que *P. vulgaris* a *A. obtectus*, porque el primero tuvo un tiempo de desarrollo más largo, alto porcentaje de mortalidad y menor número de adultos emergidos. Asimismo, Cardona et al. (1989) mencionan que la resistencia manifestada por el fríjol silvestre al ataque de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus* se expresa en: alta mortalidad de larvas de primer y segundo instar, un prolongado primer estadío y una baja fecundidad de las hembras.

3.8.1 Fuentes de resistencia a *Z. subfasciatus*

Desde el año 1974, el Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT, ha evaluado más de 17000 genotipos diferentes de fríjol cultivados por resistencia a *Z. subfasciatus* entre los cuales no se encontró resistencia. En 1981 cuando se amplió la búsqueda a

frijoles silvestres, se encontraron fuentes de resistencia a ambos brúchidos en genotipos de origen Mexicano (Schoonhoven et al. 1983).

Se detectaron altos niveles de resistencia a *Z. subfasciatus* en 10 genotipos de *P. vulgaris* (G12862B, G12866, G12891, G12929, G12931, G12942, G12949, G12952, G 12953 y PI 325690), de la pequeña colección de fríjol silvestre de los estados Mexicanos de Guerrero, Nayarit, Jalisco, Colima y Michoacán, que incluye poblaciones silvestres de hábito de crecimiento voluble, dehiscentes y de semilla pequeña. Esta resistencia no fue detectada en materiales silvestres de *P. vulgaris* de otros países o regiones (Schoonhoven et al. 1983 y Schoonhoven et al. 1988).

Romero-Andreas et al. (1986) encontraron una proteína nueva en fríjoles silvestres denominada arcelina (ARC) (Osborn et al. 1988a). Esta fue posteriormente postulada como responsable de la resistencia (Osborn et al. 1988b). Años después, Cardona et al. (1990) demostraron que la selección por presencia de arcelina permite desarrollar líneas de fríjol altamente resistentes al insecto.

El efecto antibiótico (mecanismo de resistencia generado por la arcelina), presente en las progenies de *Z. subfasciatus*, se confirmó al realizar ensayos de resistencia, usando semillas artificiales con harina de granos de fríjol, de variedades resistentes, en los cuales la resistencia se mantuvo. También se encontró que al aumentar el contenido de arcelina, el efecto antibiótico aumentaba, cuantificado en la prolongación del ciclo de vida, el descenso de la emergencia de adultos y reducción del peso y tamaño de las progenies. Esto demostró que los factores de la resistencia son de naturaleza química y están presentes en el cotiledón de las semillas, descartando así la dureza de la testa como factor de resistencia (Cardona et al. 1990).

El estado de desarrollo de *Z. subfasciatus* más susceptible a la antibiosis es el primer instar larval tardío y el segundo instar temprano, por lo cual Cardona et al. (1989), sugieren que las larvas que logran alcanzar el primer instar tardío, mueren en el segundo instar temprano, posiblemente como consecuencia de la mala nutrición suministrada por

la variedad resistente. La dosis letal media calculada de la arcelina fue de 6.5% (Posso et al. 1989).

El efecto antibiótico de arcelina presente en individuos de *Z. subfasciatus* fue descartado como el factor de resistencia a *A. obtectus* (CIAT, 1989).

3.8.2 Fuentes de resistencia a *A. obtectus*

La arcelina, sin embargo, no es efectiva contra *A. obtectus* (Cardona y Kornegay, 1989). Gatehouse et al. (1987), reportaron que un heteropolisacárido de alto peso molecular fue responsable, en gran parte, de la resistencia a *A. obtectus* en la accesión silvestre G12953. Sin embargo el modo de acción de este compuesto no ha sido aclarado. Además ha sido muy difícil de obtener resistencia en las progenies de cruces entre variedades cultivadas y los genotipos silvestres resistentes. Esta sustancia ha sido aislada por la Universidad de Durham en colaboración con el Instituto de Investigación y Desarrollo Tropical, en Inglaterra. Estas entidades trabajaron en el aislamiento del carbohidrato y desarrollando una técnica rápida de selección de líneas según su presencia en ellas, semejante a la que se vienen utilizando para el caso de la arcelina (Cardona y Posso, 1987).

3.9 MEJORAMIENTO POR RESISTENCIA VARIETAL A *Z.subfasciatus* y *A. obtectus*

El CIAT desde el año 1983, inició el proyecto de mejoramiento para adelantar variedades de fríjol por resistencia a *Z. subfasciatus.* Mientras se iniciaba el proceso de estudio de las propiedades bioquímicas y biológicas de la arcelina, el proceso de identificación y purificación de los recursos de resistencia fue iniciado y con él, el estudio de la estrategia ideal de mejoramiento. Se inició un programa de retrocruzas en el cual, el progenitor cultivado es el padre recurrente y el silvestre resistente es la fuente de arcelina. El

esquema se compone básicamente de 1 cruza simple, dos retrocruzas al padre recurrente y 3 generaciones de autofecundación. (Cardona et al. 1990)

-Cruza simple entre el material silvestre resistente y el cultivado susceptible.
-La F_1 obtenida se retrocruza al padre susceptible para obtener la F_1 de la primera retrocruza.
-La semilla ARC positiva de la primera retrocruza se selecciona por serología (10-20 semillas) y se retrocruza al padre susceptible para obtener la F_1 de la segunda retrocruza.
-La semilla ARC positiva de la F_1 de la segunda retrocruza se seleccionó también por prueba serológica. (10-20 semillas) y las homocigotas dominantes son sembradas en campo en pruebas de progenie seleccionadas por características agronómicas (se obtiene la BC_2F_2).
-La semilla ARC positiva de la F_2 de la segunda retrocruza son también selecciones por serología (10-20 semillas) y las homocigotas dominantes son sembradas en campo en prueba de progenie y selecionadas por características agronómicas (se obtiene la F_3 de la segunda retrocruza).
-La BC_2F_3 se evalúa en prueba replicada de alimentación con el insecto y las progenies resistentes se siembran en campo y se seleccionan agronómicamente para fijar características de color y tamaño de semilla (se obtiene la BC_2F_4).
-La BC_2F_4 se evalúa nuevamente con el insecto y las mejores líneas se purifican y se codifican como línea RAZ, las cuales posteriormente son incluidas en viveros (Cardona et al. 1990).

Actualmente las líneas RAZ se utilizan como fuentes de arcelina. El objetivo es introducir también por mejoramiento, la resistencia a otras plagas o enfermedades para obtener variedades de fríjol con resistencia múltiple, aprovechando que el gen de arcelina está fijado.

De acuerdo con los índices de susceptibilidad, las líneas homocigotas dominantes (ARC+/ARC+) fueron altamente resistentes, en comparación con las homocigotas recesivas (arc-/arc-), que fueron totalmente susceptibles. Las líneas heterocigotas

(ARC+/arc-), mostraron resistencia intermedia. Este tipo de segregación es la esperada para un gen mendeliano simple. Por lo anterior se sugiere que las líneas para selección en un proceso de mejoramiento deben ser las líneas homocigotas dominantes para arcelina, debido a su alto nivel de resistencia impartida por la proteína (Posso et al. 1989).

En mejoramiento genético para resistencia a *Z. subfasciatus*, es interesante notar que el rango de resistencia en las poblaciones silvestre (recursos de arcelina) es ARC 5> 4 >1> 2> 6> 3 mientras el rango de resistencia en las líneas obtenidas por retrocruzamiento es ARC 1> 2> 5> 3> 4 (Cardona y Kornegay, 1999).

Nuevas fuentes de resistencia a *Z. subfasciatus* fueron identificadas en los genotipos silvestres de *P. vulgaris* (G 24583, G 24591 y G 24605). Éstas fueron confirmadas en 1997. La Arcelina 7, una nueva variante de arcelina fue detectada por la Unidad de Investigación en Biotecnología (BRU), en estos tres genotipos silvestres mexicanos. Éstos habían sido colectados en 1995 por científicos del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP), en Oaxaca, un área de México donde no se habían encontrado antes fríjoles que tuvieran arcelina. La arcelina 7 confiere altos niveles de resistencia a *Z. subfasciatus* (CIAT, 1996).

La diferencia entre los niveles de resistencia está asociada con el tipo de variante de arcelina (tal vez por el cambio en la secuencia o en el tipo de carbohidratos) y con la cantidad encontrada (Harmsen et al. 1987).

La herencia monogénica de arcelina, abre la posibilidad de aparición de biotipos de *Z. subfasciatus*, que puede que existan o que se desarrollen con capacidad para superar esta resistencia (Padgham et al. 1992).

La herencia de resistencia para *A. obtectus*, es mas complicada (Kornegay y Cardona, 1991a). El retraso en la emergencia de adultos fue heredado como dos genes recesivos, mientras que la reducción de la emergencia se fue perdiendo en la progenie. El patrón de resistencia podría reflejar la acción de diversos genes segregando. Muy poco progreso ha

sido hecho en mejoramiento para la resistencia a *A. obtectus*, en gran parte porque solo unas pocos padres F_2 segregantes de resistencia muestran niveles de resistencia aceptable y hay una tendencia a que la resistencia decrezca a medida que las generaciones avanzan (Kornegay y Cardona, 1991a).

En 1987 el proceso de mejoramiento para brúchidos cambió sustancialmente. El cambio más relevante consistió en manejar cada especie de manera independiente, con base en los avances obtenidos en la identificación de factores antibióticos de resistencia y el resultado de estudios de heredabilidad. La adopción de esta nueva metodología generó la evaluación de viveros de crianza, poblaciones F_2, F_3, F_4 y F_5, en pruebas replicadas y/o individuales de acuerdo con su procedencia: cruzas simples, dobles, triples o retocruzas y la combinación de resultados entomológicos con la presencia/ausencia de factores antibióticos mediante técnicas electroforéticas, serológicas y/o inmunológicas (Kornegay y Cardona, 1991b; CIAT, 1987).

En 1987 se llevaron a cabo diversos estudios tendientes a profundizar en los resultados obtenidos durante 1986 sobre la naturaleza y mecanismos de resistencia a *Z. subfasciatus* y *A. obtectus.* De esta manera se logró determinar el estado biológico del insecto afectado por la antibiosis y comprobar el efecto antibiótico de la arcelina sobre la biología de *Z. subfasciatus* mediante la evaluación de genotipos silvestres, mejorados y semillas artificiales. En este mismo año se evaluaron 40 genotipos silvestres de *Phaseolus* de diferente procedencia incluyendo *P. vulgaris, P. acutifolius* y *P. lunatus*. La alta frecuencia de materiales resistentes de *P. acutifolius*, generó un estudio para determinar los posibles mecanismos de resistencia a *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* en pruebas de libre y no escogencia con genotipos de diferente expresión de resistencia (CIAT, 1987). Entre los genotipos en no-escogencia se registraron diferencias significativas para *Z. subfasciatus* en cuanto al número de huevos (totales y por semilla), presentando mayor oviposición en los genotipos cultivados y un alto porcentaje de semillas sin huevos (escapes) en los silvestres. Aunque en los genotipos cultivados se registraron porcentajes de emergencia de adultos mas altos, la producción en los genotipos silvestres fue

igualmente alta, razón por la cual la expresión de resistencia se manifestó por la prolongación en el ciclo biológico y reducción del peso de la progenie (CIAT, 1987).

En 1988 siguiendo con las evaluaciones se registró para *A. obtectus* un alto porcentaje de escapes en genotipos de *P. acutifolius* y de *P. lunatus*. Los genotipos de *P. lunatus* evaluados resultaron resistentes a *A. obtectus* al registrarse una marcada disminución en el porcentaje de emergencia y prolongación en el ciclo de vida del insecto. Estos genotipos fueron susceptibles a *Z. subfasciatus* (CIAT, 1988).

La resistencia a *A. obtectus* es más alta en *P. acutifolius* que en *P. vulgaris.* Estudios realizados por el CIAT durante 1992 y 1993 mostraron que los intentos para transferir resistencia a *A. obtectus* desde genotipos de *P. vulgaris* fracasaron. Por lo tanto la posibilidad de transferir resistencia desde genotipos de *P. acutifolius* debe ser investigada. La evaluación sistemática de la colección de *P. acutifolius* (311 genotipos) finalizó en 1994. Todos los genotipos cultivados fueron susceptibles. Entre los tipos silvestres, 49 fueron clasificados resistentes (CIAT, 1994).

En 1995 el CIAT hizo una evaluación sistemática en las colecciones de *P. acutifolius* y *P. lunatus*, para la resistencia a *A. obtectus*. Altos niveles de resistencia fueron reconfirmados en ocho genotipos de *P. acutifolius* y en 59 de *P. lunatus*. Los estudios hechos hasta ahora en la resistencia a *A. obtectus* en el genero *Phaseolus* indican que la resistencia es más común en *P. acutifolius* y en *P. lunatus* que en *P. vulgaris*. No hay una fuente de resistencia en *P. vulgaris* cultivado y solo una pequeña parte de los genotipos silvestres muestran resistencia intermedia. No se ha encontrado resistencia en genotipos cultivados de *P. acutifolius*, pero el nivel de resistencia en los silvestres es más alto que el que se ha registrado para *P. vulgaris*. Además, la resistencia al insecto en *P. lunatus* se presenta tanto en genotipos cultivados como silvestres. La antibiosis usualmente es más alta en *P. lunatus* que en cualquiera de las otras especies y no parece estar relacionada con el origen o las características de la semilla. La resistencia a brúchidos ha sido encontrada en *P. lunatus* para *A. obtectus* y en *P. acutifolius* para *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* (CIAT, 1995; CIAT, 1996; Dobie et al.1990; Shade, 1987).

Continuando la búsqueda de nuevas fuentes de resistencia para brúchidos se confirmaron altos niveles de resistencia para *Z. subfasciatus* en *P. acutifolius.* Estos fueron demostrados en ensayos con la técnica de semilla artificial. Lo anterior es muy importante debido a que este material esta siendo utilizado para incorporar resistencia a brúchidos en cruces interespecíficos (CIAT, 1997). En las evaluaciones hechas en 1998, para *Zabrotes* se detectaron cuatro genotipos resistentes de *P. acutifolius* (G 40055, G 40104, G 40105 y G 40199). En este mismo año se evaluaron 21 genotipos silvestres de *P. vulgaris* para *A. obtectus* resultando todos susceptibles (CIAT, 1998).

Entre 175 genotipos de *P. lunatus* evaluados para *A. obtectus* se encontraron altos niveles de resistencia: 37 fueron clasificados como resistentes (entre ellos G 25042) con un porcentaje de significancia de 46%, mostrando altos niveles de antibiosis (no hubo emergencia); 29 fueron clasificados como intermedios y 118 como susceptibles (G 25410). Como se ha mencionado antes, la resistencia a este insecto en *P. lunatus* es más común, en todos los casos debido a los altos niveles de antibiosis (CIAT, 1999).

3.10 TABLAS DE VIDA

De acuerdo con Horn (1988), las tablas de vida son apropiadas para estudiar la dinámica de las poblaciones animales, especialmente de artrópodos, como un proceso intermedio para estimar los parámetros relacionados al crecimiento de la población, también llamados parámetros demográficos. Estos parámetros son cruciales para establecer las tácticas de manejo de plagas. La estimación del crecimiento de la población puede ser llevada a cabo mediante las tablas de fertilidad ya que éstas sintetizan los datos de reproducción y mortalidad de una población. Los principales parámetros asociados con las tablas de vida son: 1) La tasa neta reproductiva (Ro), 2) La tasa intrínseca de crecimiento (r_m), 3) El tiempo medio generacional (T), 4) El tiempo de doblaje (dt) y 5) La tasa finita de crecimiento (λ) (Maia et al. 2000). La dinámica poblacional de insectos puede variar ampliamente, dependiendo de un sin número de características. La edad es una de las más influyentes, por ejemplo, los estados inmaduros a menudo consumen más

alimento que los adultos, lo que significa que el nivel de daño económico puede ser más bajo para los inmaduros que para los adultos, por lo tanto es útil subdividir una población en edades y analizar la mortalidad separadamente para cada edad, esto es efectuado mediante un muestreo intensivo para expresar los resultados en forma de tabla de vida, que no es otra cosa que un resumen de tabular la supervivencia y mortalidad de las generaciones (Horn, 1988).

Las tablas de vida han sido utilizadas por las compañías de seguros durante muchos años para calcular la expectativa de vida en humanos y de esta forma estimar las primas de seguros. Sin embargo, su uso en estudios ecológicos es muy reciente, siendo Deevey (1947) quien dió inicio a este tipo de estudios. Richards (1961) propuso el término "life budget" como el más apropiado para usar en estudios entomológicos, pero éste nunca tuvo éxito. Ives (1964) y Harcourt (1969), estudiaron las aplicaciones de las tablas de vida para estudios de poblaciones de insectos.

Una tabla de vida consiste en una serie de columnas cuyas filas están determinadas por intervalos de edad (x) de la población estudiada. La primera columna corresponde al numero de sobrevivientes registrado durante un intervalo de edad, (lx), la siguiente, a la mortalidad observada dentro de cada intervalo (dx) y la ultima tasa de mortalidad calculada para cada intervalo (qx=dx/lx). Cualquiera de estas tres columnas se puede construir a partir de las otras dos. Las tablas de vida para poblaciones humanas contienen usualmente una columna adicional para la expectativa de vida, calculada a partir de la sobrevivencia, mientras que las tablas típicas de insectos omiten la expectativa de vida y dan un peso más grande a los factores de mortalidad individual (Horn, 1988).

3.11 CONSTRUCCION DE UNA TABLA DE VIDA

Las tablas de vida pueden ser de edad específica (horizontal) o de tiempo especifico (vertical). En las primeras, el seguimiento de una cohorte de individuos se registra desde su nacimiento colectivo hasta la muerte del último sobreviviente, y la supervivencia está

determinada por la observación directa. Aunque éstas tablas son válidas desde el punto de vista estadístico debido a que la cohorte representa individuos de una sola población y una sola generación, a veces son menos factibles cuando las generaciones se solapan, o cuando presentan un desarrollo substancial tardío (Horn, 1988).

3.11.1 Expectativa reproductiva diaria

Las hembras de una especie están en capacidad de producir una progenie solo en cierta etapa de sus vidas, debido a que gran parte del tiempo están en estado inmaduro o son demasiado viejas. Mediante observación directa se puede hacer un estimativo del número de hijas que una hembra puede esperar para dejar cada mes, m_x (el numero esperado de hijas que serán producidas en una edad x por una hembra) (Price, 1984).

La sumatoria total de la columna m_x da como resultado la tasa reproductiva bruta que representa el número total esperado de nacimientos producidos por una hembra que vive a través de todas las edades. Pero el crecimiento de la población depende del número de hembras sobrevivientes y su producción individual de progenies, representado por el producto de l_x y m_x. Esto da la expectativa reproductiva de una hembra a una edad x por una hembra de la generación entera (Price, 1984).

3.11.2 Tasa reproductiva neta (Ro)

La tasa reproductiva es la característica que define la capacidad de una especie para incrementar en número. La capacidad innata de un animal para incrementar depende de su fecundidad, longevidad y velocidad de desarrollo. En una población estos son medidos por la tasa de nacimientos y de sobrevivencia (o su inverso, la tasa de mortalidad) (Andrewartha y Birch, 1954).

Cuando la tasa de muerte excede la tasa de nacimientos, la población declina y la proporción depende de las diferencias entre ellos. Cuando estos son iguales, el número de la población permanece estable. Cuando la tasa de nacimientos excede la tasa de muerte, la población se incrementa. Aunque este argumento es bastante simple, la complejidad es introducida tan pronto como se busque estimar la tasa cuantitativa con la cual la población incremente o decline (Andrewartha y Birch, 1954).

Según Horn (1988) una tabla de vida válida puede ser usada para determinar si una población está creciendo, declinando o permanece estable. La tasa de reproducción neta o de reposición, Ro, se calcula a partir de la sobrevivencia de las hembras adultas (l_x) y del promedio de la fecundidad (mx, fecundidad por hembra individual), dado por la siguiente fórmula:

$$\mathbf{Ro = \Sigma l_x * m_x}$$

Luego de construir una tabla de vida para una población de insectos, esta puede ser usada para simular las consecuencias de las decisiones de manejo, cuyos efectos pueden ser mas complejos de lo que aparenten ser (Horn, 1988).

3.11.3 Tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

Aunque la tasa intrínseca de crecimiento r_m, fue originalmente utilizada en estudios de poblaciones humanas (Lotka, 1925), su relevancia para estudios ecológicos estaba ya implícita en libros como "Elements of Physical Biology" de A.J. Lotka en 1925, y en "The Genetical Theory of Natural Selection" en 1930 por R.A. Fisher. Sin embargo a Leslie y Ranson de la división de población animal en Oxford, se le puede atribuir el crédito de tener adaptado la estadística r_m para el roedor *Microtus agrestis* (Leslie y Ranson, 1940). Desde entonces su uso ha sido extendido para poblaciones de insectos por Birch (1948, 1953a,b), Leslie y Park (1949), Evans y Smith (1952) y Howe (1953 a,b).

La tasa intrínseca de incremento natural puede ser determinada a partir del conocimiento de la tasa de reproducción neta (Ro) y la longevidad de la generación; ambas estadísticas pueden ser fácilmente estimadas a partir de las tablas donde están consignados los días de nacimiento y tasa de supervivencia (Andrewartha y Birch, 1954).

Esta estadística es característica para cada especie de insecto bajo condiciones ambientales apropiadas y es un indicador útil de la velocidad con la cual una plaga puede estar creciendo para alcanzar el nivel de daño económico (Horn, 1988). Conociendo R_o y T se puede estimar la tasa intrínseca de crecimiento:

$$\mathbf{r_m = Log_e\ R_o/T}$$

3.11.4 Tiempo medio generacional

La duración media de una generación está definida como el período medio a transcurrir desde el nacimiento de los padres hasta el nacimiento de la progenie (Andrewartha y Birch, 1954).

Se pueden considerar que los nacimientos de cada generación están concentrados en un momento, con generaciones sucesivas espaciadas en T unidades, donde T es la duración media de una generación (Dublín y Lotka, 1925). Este cálculo está dado por la fórmula:

$$\mathbf{T = \Sigma l_x.m_x.x/\Sigma l_x.m_x}$$

3.11.5 Tiempo de doblaje

Es el tiempo necesario para doblar la población inicial (Maia et al. 2000), se estima mediante la ecuación:

$$\mathbf{Dt = ln(2)/r_m}$$

3.11.6 Tasa finita de crecimiento

Según Andrewartha y Birch (1954), la tasa finita de crecimiento es un factor de multiplicación de la población por hembra por semana, es decir que da el crecimiento semanal estimado para una población determinada en condiciones naturales. La tasa finita de incremento sirve para determinar cómo es la curva de la población y obtener una tasa máxima de aumento (Silveira Neto et al. 1976). La ecuación es:

$$\lambda = \text{Antilog } r_m$$

3.12. USO DE TABLAS DE FECUNDIDAD PARA MEDIR ANTIBIOSIS

En Colombia, Frei et al. (2003) estudiaron y compararon cuatro genotipos de fríjol medianamente resistentes a *Thrips palmi* Karny con uno susceptible. Sus resultados demostraron diferencia significativa de la antixenosis y la antibiosis en la resistencia del fríjol común a *T. palmi*. Las tablas de vida mostraron diferencias también en la duración del estado de huevo, supervivencia de inmaduros y adultos, longitud del cuerpo de las hembras y longevidad, tasa de oviposición diaria y fecundidad total entre los genotipos. La tasa intrínseca de crecimiento (r_m) y sus parámetros poblacionales asociados variaron significativamente con el genotipo de fríjol sobre el cual se criaban las cohortes de *T. palmi.* Los resultados mostraron la importancia de la antibiosis para aumentar la resistencia del fríjol común a *T. palmi.*

En otro estudio, Rü et al. (2002) calcularon la tasa de reproducción neta (R_o), el tiempo medio generacional (T) y la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) para el predador *Exochomus flaviventris* criado sobre *Phenacoccus manihot.* En dos de los cultivares de yuca se encontró que la antibiosis afecta significativamente los parámetros del predador, sin afectar su 'fitness' o adaptabilidad con lo cual se logró un mejor control del insecto plaga.

3.13. ESTUDIOS DE RESISTENCIA Y TABLAS DE VIDA DE BRÚCHIDOS

Pabón et al. (1976) trabajando con 17 variedades de fríjol consideraron como índice de resistencia al ataque del gorgojo *Z. subfasciatus,* el cálculo de la población potencial de la especie a partir de las tasas de fecundidad, el número de generaciones por año, el porcentaje de supervivencia y la proporción de sexos. Como factor secundario tuvieron en cuenta el porcentaje de daño al grano y la intensidad de infestación. Las tres variedades más resistentes fueron (ordenadas de mayor a menor) "Cargamanto", "Mortiño" y "Mungo", y las más susceptibles "Ica Bunsi", "Bayo Común" y "Diacol Andino".

Schoonhoven y Cardona (1982) detectaron bajos niveles de resistencia a *Z. subfasciatus* al realizar estudios en 4000 líneas de frijoles cultivados. Se comprobó que las características de resistencia más importantes son tiempo de desarrollo y peso de la progenie adulta y que la cría sucesiva por cinco generaciones no cambia la expresión de resistencia o reduce la reproducción de *Z. subfasciatus* sobre líneas resistentes. Las líneas más resistentes fueron G 2540 y G 5693 y las más susceptibles G 0778 y G 5897.

En 1983, los mismos autores encontraron altos niveles de resistencia en genotipos silvestres de fríjol *P. vulgaris* a *A. obtectus* y a *Z. subfasciatus.* Hallaron que algunos genotipos son resistentes a ambos insectos y expresan la resistencia en términos de oviposición reducida, alargamiento del periodo de desarrollo larval y reducción del peso de la progenie. Asimismo, señalaron que la reproducción de ambos brúchidos sobre una variedad susceptible se reduce cuando se infesta con adultos que han emergido de una variedad resistente. Expresaron la resistencia no solo en las semillas sino también en las vainas. Por último, hallaron que pocas vainas fueron perforadas por adultos y larvas de *A. obtectus* y que pocos huevos fueron puestos por ambas especies en vainas de líneas resistentes. Las líneas más resistentes para ambas especies fueron G 12862B, G 12866 y G 10019.

Decheco et al. (1986) al estudiar el desarrollo de *Z. subfasciatus* sobre seis variedades de fríjol teniendo en cuenta el tiempo de desarrollo, tasa de oviposición y porcentaje de emergencia de adultos; encontraron que el ciclo total de desarrollo del insecto se prolonga a medida que aumenta la resistencia de las variedades y disminuye la temperatura. La capacidad de oviposición decae rápidamente a altas temperaturas y en forma más lenta a bajas temperaturas. De las dos generaciones estudiadas se observó que no toda la oviposición obtenida dio lugar a huevos viables. En cada generación hubo una marcada tendencia a disminuir el porcentaje de adultos, al aumentar la resistencia de las variedades así como también al disminuir la temperatura. Asimismo se observó una tendencia al desequilibrio en la relación de sexos, puesto que la producción de hembras provenientes de variedades susceptibles, fue mayor que la producción de machos; mientras que de la crianza sobre variedades resistentes la producción de machos fue superior a la de las hembras.

Diaz et al. (1996), observaron el desarrollo poblacional de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus* criados durante tres generaciones sucesivas en materiales genéticos de fríjol (*P. vulgaris*) resistentes a su ataque. Su técnica estuvo fundamentada en la construcción de tablas de fertilidad de edad específica, mediante las cuales se obtuvieron los siguientes parámetros poblacionales: tasa neta reproductiva (R_o), tasa intrínseca de incremento natural (r_m) y tiempo de generación (T). La tasa intrínseca de crecimiento natural de *A. obtectus* y *Z. subfasciatus* tuvo tendencia a mantenerse estadísticamente igual entre la primera y la tercera generación en los materiales resistentes, mientras que en los testigos susceptibles este parámetro se incrementó.

De la Cruz (1989), determinó la forma como aumentan las poblaciones de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*, a través de cada generación en una variedad resistente (G 12954) y otra susceptible (ICA-Pijao) de fríjol, con el método de tablas de vida y comparación de sus parámetros (tasa reproductiva neta, tiempo generacional, tasa intrínseca de crecimiento, tasa finita de crecimiento, y tiempo de doblaje). De esta manera, cuantificó la resistencia expresada por la variedad silvestre resistente al ataque de ambos brúchidos, ya que la tasa de crecimiento fue menor en comparación con el genotipo susceptible. Los altos niveles

de antibiosis detectados en este estudio permitieron reconfirmar la naturaleza genética de la resistencia a brúchidos en frijoles silvestres.

3.14. ANÁLISIS ESTADÍSTICO PARA OBSERVACIONES INDIVIDUALES

Para comparar los parámetros de la tabla de vida de diferentes grupos usando pruebas estadísticas, es necesario tener información sobre el grado de incertidumbre asociado con sus estimaciones, expresado como sus varianzas. La información de varianzas provenientes de observaciones individuales como longevidad, tiempo de desarrollo de inmaduros o número de huevos por hembra, son fácilmente obtenidos al calcular la variabilidad entre valores observados de los individuos, también llamada varianza interna o dentro del grupo (Maia et al. 2000).

3.15. ANÁLISIS ESTADÍSTICO PARA LOS PARÁMETROS POBLACIONALES

En los procedimientos estadísticos es necesario conocer determinadas características de la distribución muestral de los estadísticos o estimadores empleados. En el contraste de hipótesis o en la construcción de intervalos de confianza se necesitan los percentiles de la distribución muestral del estadístico, mientras que en problemas de estimación es esencial tener alguna medida de exactitud (sesgo, varianza) del estimador obtenido (Alonso et al. 2002). Para realizar un análisis estadístico de los parámetros poblacionales o sintéticos no se puede trabajar con varianzas, debido a que estos parámetros (R_o, r_m. T, Dt y λ) compilan la información del desarrollo de inmaduros, reproducción y supervivencia como un solo valor. En este caso, las varianzas pueden ser calculadas por los métodos de Monte Carlo, tales como las pruebas de aleatorización, bootstrap y Jakknife (Maia et al. 2000).

Los métodos de Monte Carlo son usados para que las matemáticas complejas y los problemas estadísticos puedan ser resueltos por muestreo aleatorio de una población

simulada por computador (Sokal y Rohlf 1995). El interés particular dentro de los métodos de Monte Carlo, es la técnica Jakknife ya que nos permite hacer un análisis estadístico adecuado para los parámetros poblacionales obtenidos en la tabla de vida.

La técnica Jakknife, es un procedimiento paramétrico que permite reducir el sesgo en la estimación del valor de la población para un parámetro estadístico y da un error estándar para el mismo. El error estándar permite hacer pruebas de *t* y calcular intervalos de confianza para el parámetro estadístico. Cabe anotar que se asume normalidad para el estadístico Jakknife, pero no para las variaciones individuales. La idea es dividir los datos observados en grupos y calcular valores de los estadísticos deseados, cada vez ignorando uno diferente del grupo de observaciones. La media de estas estimaciones es usada para reducir el sesgo en el estadístico, y la variabilidad entre esos valores es usada para estimar su error estándar (Sokal y Rohlf, 1995; Alonso et al. 2002).

4. HIPÓTESIS

No existen efectos subletales detectables sobre los adultos de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* provenientes de larvas criadas en genotipos resistentes de *Phaseolus* spp.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1 LOCALIZACION

El presente trabajo se llevó a cabo en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia, en la sección de Entomología de Fríjol bajo condiciones de laboratorio en las cámaras de cría de brúchidos. La ubicación geográfica del CIAT es: 3° 31' de latitud norte, 76° 20' de longitud oeste; a 1000 m.s.n.m. temperatura máxima: 22.8°C $\pm$ 2.36, temperatura mínima: 17.8°C $\pm$ 1.48, humedad relativa máxima: 95.6% $\pm$ 1.70, humedad relativa mínima: 78.3% $\pm$ 10.01. Las cámaras de crías fueron mantenidas bajo condiciones controladas: Temperatura de 28 °C, Humedad relativa de 75-80% para *Z. subfasciatus* y 26 °C para *A. obtectus* con oscuridad continua.

5.2 GENOTIPOS DE *Phaseolus* spp USADOS

***P. vulgaris*:** En las tablas de vida de *Z. subfasciatus* se usó la línea RAZ 36 como genotipo resistente. Este material proviene de la cruza EX-RICO 23 [EX-RICO 23(EX-RICO 23 X G12882-ARC 1)]. El padre G 12882- ARC 1 es el donante de la resistencia a *Zabrotes* y las características fenotípicas se obtuvieron a través de retrocruzas con la madre. La línea RAZ 36 corresponde a un grupo de nuevas líneas que mostraron las mejores características de la semilla y los más altos niveles de resistencia al insecto. La semilla es de color blanco, tipo blanquillo (CIAT, 1991).

El genotipo cultivado susceptible fue el ICA Pijao. El cual sirvió como parámetro de comparación para medir los efectos subletales de los insectos en las diferentes tablas de vida. La semilla es de color negro y de tamaño pequeño.

Para *P. vulgaris* no se trabajó con *A. obtectus* ya que como se mencionó antes, no se han encontrado fuentes de resistencia para esta especie en los genotipos evaluados.

ICA-Pijao (S) RAZ 36 (R)

Foto Semillas *P. vulgaris* usadas en el estudio (Cortesía CIAT)

***P. lunatus*:** El genotipo resistente a *A. obtectus* fue el G 25042 y como susceptible el G 25410. Estos materiales fueron entregados por el Banco de Recursos Genéticos del CIAT y fueron evaluados por el Laboratorio de Entomología de fríjol desde 1989. Por medio de tamizados se confirmó su resistencia y susceptibilidad en 1999 (CIAT, 1999). Estos materiales son silvestres de Brasil y Ecuador respectivamente. La semilla de G 25042 es de color rojo y la de G 25410 de color blanco, ambas de tamaño mediano.

G 25410 (S) G 25042 (R)

Foto Semillas *P. lunatus* usadas en el estudio (Cortesía CIAT)

En *P. lunatus* no se han encontrado fuentes de resistencia para *Z. subfasciatus* por lo tanto estos genotipos no fueron evaluados con esta especie.

***P. acutifolius*:** El material resistente para *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* fue G 40199 y el susceptible G 40168. Estos fueron entregados por el Banco de Recursos genéticos del CIAT, evaluados y confirmados en 1997 para *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* (CIAT, 1997). Estos materiales son silvestres de origen Mexicano. Sus semillas son pequeñas, de color negro o café con manchas color crema.

G 40168 (S) G 40199 (R)

Foto semillas *P. acutifolius* (Cortesía CIAT)

5.3 CRIA PARA OBTENER ADULTOS DE *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*

Las crías se iniciaron a partir de las ya establecidas en el Laboratorio de Entomología de Fríjol del CIAT que están en porrones de vidrio de forma cuadrada (de 16 cm. en cada lado y 21 cm. de alto, con capacidad para 3 litros, de boca redonda con un diámetro de 11 cm) con tapa metálica perforada y provista de una tela que facilita la aireación (Schoonhoven et al. 1983). Para la obtención masiva de adultos se establecieron las crías en los diferentes genotipos de fríjol (*P. vulgaris* genotipos ICA Pijao y RAZ 36; *P. acutifolius* genotipos G 40168 y G 40199 y *P. lunatus* genotipos G 25410 y G 25042). Cada unidad de cría consistió en un frasco plástico (cuyo tamaño fue de acuerdo al tamaño de la semilla), con una tapa plástica perforada y provista de un tul para facilitar la

aireación. Debido a que los frascos tienen superficies lisas que estimulan la oviposición de *Z. subfasciatus*, éstos se forraron con lija para concentrar la oviposición sobre las semillas. En cada uno de los frascos se introdujeron 50 semillas y se infestó con siete parejas. Para *A. obtectus* se utilizaron frascos de vidrio debido a que las larvas tienen mandíbulas muy fuertes capaces de perforar el plástico, las semillas fueron ayudadas mediante pequeños orificios artificiales para facilitar la penetración de las larvas. La infestación de *A. obtectus* se hizo con seis parejas por 50 semillas debido a que esta especie presenta mayor oviposición que *Z. subfasciatus*. El número de repeticiones para la cría estuvo de acuerdo al grado de resistencia o susceptibilidad del genotipo, por lo tanto se emplearon diferente número de unidades así:

P. vulgaris → ICA-Pijao 5 repeticiones
P. vulgaris → RAZ 36 30 repeticiones
Z. subfasciatus

P. acutifolius → G40168 8 repeticiones
P. acutifolius → G40199 40 repeticiones
Z. subfasciatus y *A. obtectus*

P. lunatus → G25410 8 repeticiones
P. lunatus → G25042 40 repeticiones
A. obtectus

A partir de la fecha de infestación transcurrieron aproximadamente 20 días, durante los cuales las hembras ovipositaron y murieron, y las larvas eclosionaron y penetraron en la semilla. Para *Z. subfasciatus* se determinó el porcentaje de eclosión de los huevos y se cuantificó el tiempo transcurrido hasta la emergencia de adultos. Para *A. obtectus* adicionalmente se realizó un conteo de larvas muertas que no lograron penetrar a las semillas.

5.4 TABLAS DE VIDA

Con el objetivo de medir los efectos subletales en los adultos de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus,* se construyeron dos tipos de tablas de vida: de fecundidad y completas.

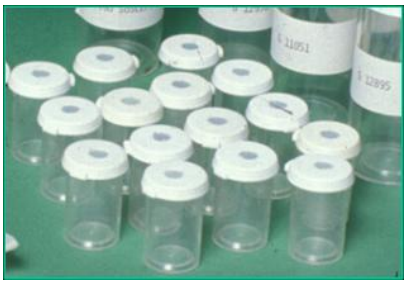
A través las tablas de fecundidad se midieron los efectos subletales sobre la biología reproductiva de los adultos de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus* criados en los genotipos de fríjol, y para lograr esto se asumió que el porcentaje de supervivencia de inmaduros obtenido fue del 100%. Para las tablas de vida completas se tuvo en cuenta el porcentaje real de supervivencia de inmaduros con el fin de determinar los efectos totales sobre la biología del insecto, desde el nacimiento hasta su muerte. En otras palabras, las tablas de vida completas midieron el impacto total de la antibiosis en la demografía de los insectos.

5.5 CONSTRUCCIÓN DE TABLAS DE VIDA

Después de la emergencia de los nuevos adultos de cada cría, se sacaron 100 individuos (50 hembras y 50 machos) completando así la cohorte total para cada tabla de vida (Cuadro 3). Los adultos fueron separados de la semilla mediante cernido a través de un tamiz y una bandeja cuyas paredes estaban impregnadas con Teflón, una resina a base de fluorocarbón que evita la dispersión y el escape de los insectos ya que les impide ascender por las paredes laterales. Cada pareja se individualizó en un frasco plástico con capacidad para cinco semillas.

En la figura 1 se resume la metodología para la construcción de cada tabla de vida desde la cría masiva de adultos, pasando por la individualización de parejas, revisión diaria, hasta el conteo de huevos diarios y finalmente el análisis de datos

Cría masiva adultos



Individualización de parejas

Revisión diaria adultos

Análisis de datos (Jackknife, ANOVAS)

Figura 1. Metodología resumida de la construcción de tablas de vida (Fotos cortesía CIAT)

Cuadro 3. Tablas de vida realizadas con *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*

Especie de *Phaseolus*	Especie	Inmaduros Criados en:	Adultos Ovipositando en:	Denominación
P. acutifolius	*A. obtectus*	G 40168 (S)	G 40168 (S)	S-S-Pa-Ao
		G 40168 (S)	G 40199 (R)	S-R-Pa-Ao
		G 40199 (R)	G 40168 (S)	R-S-Pa-Ao
		G 40199 (R)	G 40199 (R)	R-R-Pa-Ao
P. acutifolius	*Z. subfasciatus*	G 40168 (S)	G 40168 (S)	S-S-Pa-Zs
		G 40168 (S)	G 40199 (R)	S-R-Pa-Zs
		G 40199 (R)	G 40168 (S)	R-S-Pa-Zs
		G 40199 (R)	G 40199 (R)	R-R-Pa-Zs
P. lunatus	*A. obtectus*	G 25410 (S)	G 25410 (S)	S-S-Pl-Ao
		G 25410 (S)	G 25042 (R)	S-R-Pl-Ao
		G 25042 (R)	G 25410 (S)	R-S-Pl-Ao
		G 25042 (R)	G 25042 (R)	R-R-Pl-Ao
P. vulgaris	*Z. subfasciatus*	ICA Pijao (S)	ICA Pijao (S)	S-S-Pv-Zs
		ICA Pijao (S)	RAZ 36 (R)	S-R-Pv-Zs
		RAZ 36 (R)	ICA Pijao (S)	R-S-Pv-Zs
		RAZ 36 (R)	RAZ 36 (R)	R-R-Pv-Zs

(S) Material susceptible, (R) Material resistente, (Pv) *P. vulgaris*, (Pa) *P. acutifolius*, (Pl) *P. lunatus,* (Zs).*Z. subfasciatus* y (Ao) *A. obtectus*

Después de individualizar las 50 parejas en el genotipo que correspondiera como sustrato de oviposición, se revisaron y cambiaron de frasco cada 24 horas, hasta la muerte del último individuo para establecer:

a) Supervivencia y longevidad de cada hembra y cada macho. Con esta información se hizo la curva de supervivencia (l_x).
b) Fecundidad de las hembras (número de posturas diarias). Esto permitió hacer la curva (m_x).
c) Peso seco de los adultos al morir.

Con los datos obtenidos se calcularon las siguientes estadísticas de población (Andrewartha y Birch 1954), mediante la técnica Jackknife implementada por Maia et al. (2000), presente en el paquete estadístico SAS (SAS institute 1990a):

- l_x = Proporción de hembras que sobreviven en los intervalos de edad.
- m_x = Número de hembras producidas por cada hembra a la edad x
- R_o = Tasa reproductiva neta, es decir, el número de hijas que reemplazan a cada madre al cabo de una generación.
- r_m = Tasa intrínseca de crecimiento de la población
- T = Tiempo medio generacional
- Dt = Tiempo de doblaje
- λ = Tasa finita de crecimiento.

Pero una vez individualizadas las 50 parejas se siguieron contando diariamente los insectos que emergieron de la cría hasta completar la información con respecto al número total de adultos emergidos, relación de sexos, duración del ciclo en días y peso seco de los adultos y calcular el porcentaje de emergencia. Para obtener el peso seco de los adultos se retiraron los insectos muertos, se separaron los machos de las hembras, y se secaron en horno a una temperatura de 45°C, luego se pesó el grupo de insectos secos de cada repetición, de cada una de las crías.

5.6 CÁLCULO DE LOS PARÁMETROS ASOCIADOS CON LAS TABLAS DE VIDA

5.6.1 Tasa reproductiva neta (Ro)

Este parámetro representa la principal contribución neta por hembra a la próxima generación, expresada en el total de progenies hembras por hembra, durante el período completo de oviposición. Primero se calculó el número de progenies hembras que vienen de cada hembra por día (m_x), para esto se tuvo en cuenta la proporción de hembras de cada cría, en segundo lugar se calculó la sobrevivencia acumulada por día (l_x). Luego se

hizo la sumatoria de (l_x*m_x) que es la tasa reproductiva neta. Expresado por la siguiente formula:

$$\mathbf{R_o = \Sigma\ l_x * m_x}$$

5.6.2 Tiempo medio generacional (T)

Es el tiempo transcurrido entre el nacimiento de los individuos de una generación y los de la próxima. Este se calculó a partir del modelo de crecimiento exponencial, o mediante la formula de:

$$\mathbf{T = \Sigma l_x . m_x . x / \Sigma l_x . m_x}$$

5.6.3 Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

La expresión para estimar r_m se derivó del modelo de crecimiento exponencial:

$$\mathbf{r_m = Ln\ (R_o)/T}$$

5.6.4 Tiempo de doblaje (Dt)

Es el tiempo necesario para doblar la población inicial. Este se calculó a partir del modelo de crecimiento exponencial, considerando:

$$\mathbf{Dt = ln(2)/r_m}$$

5.6.5 Tasa finita de crecimiento (λ)

Es el antilogaritmo de r_m. Es un factor de multiplicación de la población original en cada período de tiempo. La parte decimal de la tasa finita de crecimiento corresponde a la tasa semanal de incremento expresada en porcentaje:

$$\mathbf{\lambda = Antilog\ r_m}$$

5.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el análisis estadístico de las tablas de vida y comparación entre tratamientos se implementó la técnica de Jackknife mediante la utilización del paquete estadístico SAS, siguiendo los parámetros enunciados por Maia et al. (2000), en donde se utilizaron los siguientes productos: Lenguaje SAS (SAS Institute 1990a), Software SAS/GRAPH (SAS Institute 1990b, 1990c, 1991), Lenguaje macro SAS (SAS Institute 1990d) y el procedimiento BASE SAS (SAS Institute 1990e).

Mediante análisis de varianza y separación de medias por DMS, se realizaron comparaciones de medias por tratamiento para las variables: Peso seco de hembras, peso seco de machos, porcentaje de huevos fértiles, porcentaje de emergencia de adultos, relación de sexos, días a emergencia.

Las curvas de supervivencia de machos y hembras serán comparadas mediante el análisis de Kaplan-Meier y cálculo de supervivencia media en los diferentes tratamientos.
[(paquete estadístico Statistix 7 (Analytical Software 2000)].

6. RESULTADOS Y DISCUSION

6.1 RESULTADOS OBTENIDOS PARA *Z. subfasciatus*.

6.1.1 Tablas de fecundidad de *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. vulgaris.*

El porcentaje de emergencia de inmaduros es uno de los parámetros más importantes que debe ser cuantificado para la construcción de tablas de vida, debido a que determina el nivel de resistencia o susceptibilidad manifestada por genotipos en estudio frente al ataque del insecto en estado inmaduro.

La Figura 2 muestra el porcentaje de supervivencia promedio de *Z. subfasciatus* en los dos genotipos de *P. vulgaris* evaluados. La supervivencia de larvas en el material resistente RAZ 36 se redujo significativamente con respecto al material susceptible ICA-Pijao. Estos resultados coinciden con las evaluaciones realizadas en 1991, donde la línea RAZ 36 hizo parte de un grupo de líneas con las mejores características de semilla y los más altos niveles de resistencia al insecto. La antibiosis de este material se manifiesta por la alta mortalidad de larvas de primer y segundo instar, lo que provoca un porcentaje de emergencia de adultos reducido y por ende, un daño bajo en las semillas. Además, el periodo larval se prolongó, aumentando sustancialmente el ciclo se vida y la progenie se caracterizó por su peso y tamaño reducidos (CIAT, 1991).

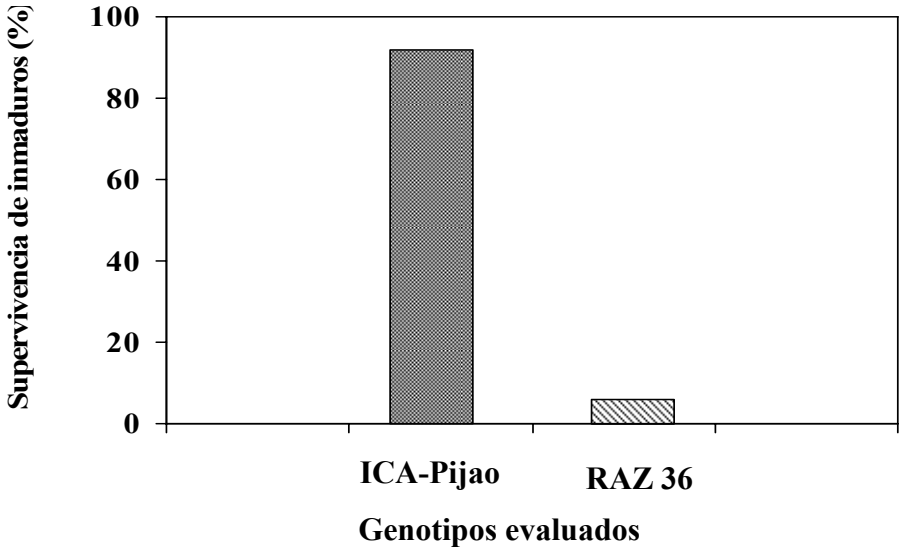


Figura 2 Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente).

6.1.1.1 Anovas

Después de conocer la respuesta de los genotipos ante el ataque del insecto se realizaron las crías de inmaduros en cada uno de los materiales: RAZ 36 e ICA-Pijao. Se construyeron tablas de vida producto de la combinación de los dos genotipos: la cría de inmaduros fue realizada en uno de los genotipos y posteriormente, los adultos pasaron a ovipositar en alguno de estos, generando cuatro combinaciones (ver Materiales y Métodos), con las cuales se determinaron los efectos subletales sobre la biología reproductiva de *Z. subfasciatus.*

De cada una de las crías se estudiaron las variables más importantes, tal como el peso seco de machos y hembras al morir, porcentaje de fertilidad de los huevos, relación de sexos y duración media del estado larval (Cuadro 4).

Cuadro 4. Variables medidas a partir de la cría de *Z. subfasciatus* sobre los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente)

Larvas criadas sobre	Peso de machos (g x 10^{-3})	Peso de hembras (g x 10^{-3})	Porcentaje de huevos fértiles	Porcentaje de hembras	Días a emergencia de adultos
Susceptible	0.73 **a**	1.46 **a**	80.2 **a**	48.4 **a**	33.8 **b**
Resistente	0.49 **b**	0.77 **b**	77.5 **a**	49.6 **a**	52.4 **a**

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes (prueba de diferencia mínima significativa al 5 %)

Peso seco de hembras y machos

El peso seco de hembras y machos presentó una disminución cercana al 50% cuando los estados inmaduros fueron alimentados en el genotipo resistente, como se observa en el Cuadro 4. En términos generales el peso de hembras fue mayor que el de los machos, sin importar donde fueron alimentados los estados inmaduros. Este comportamiento puede explicarse por el dimorfismo sexual que presenta esta especie, donde la hembra es de mayor tamaño que el macho (Vélez, 1997).

La disminución en el peso se debe a que los adultos sobrevivientes a la antibiosis vienen mal alimentados, como consecuencia de sustancias toxicas presentes en el cotiledón de la semilla. En el caso particular de RAZ 36, la proteína arcelina confiere el factor de resistencia a este insecto. Esto puede definirse como un efecto alimenticio adverso sobre la biología de *Z. subfasciatus.*

Porcentaje de fertilidad de huevos

En este parámetro no se encontraron diferencias estadísticas entre el genotipo susceptible y resistente (Cuadro 4). En ambos casos la proporción de huevos fértiles se mantuvo cercana al 80%. Esto puede explicarse posiblemente porque los insectos con los cuales se

hicieron las infestaciones en cada una de las crías fueron tomados de la cría mantenida en el laboratorio, para la cual se usó semilla susceptible. Además, estos insectos no se alimentan en estado adulto razón por la cual puede afirmarse que no hubo un efecto antixenótico.

Porcentaje de hembras

Como se observa en el Cuadro 4, este parámetro no estuvo afectado por el genotipo resistente, conservando así la relación de sexos con respecto al valor observado (1:1) en la variedad susceptible. Por tanto, la antibiosis ejercida sobre los estados inmaduros del insecto no provocó efectos sobre esta variable.

Duración del estado larval

La duración promedio del estado larval se prolongó significativamente cuando el insecto se alimentó en el genotipo resistente (Cuadro 4). Mientras que en ICA- Pijao el desarrollo larval se completó en un periodo aproximado de un mes, en RAZ 36 dicho desarrollo tardó un poco más de 50 días.

Lo anterior se debió al consumo de sustancias toxicas por parte del insecto en RAZ 36, lo cual provocó un incremento significativo del tiempo requerido para su desarrollo.

6.1.1.2 Tiempo medio de duración de adultos.

El tiempo medio de duración de hembras y machos fue significativamente diferente ($P<0.01$) para tres de los cuatro tratamientos evaluados. Los adultos provenientes de RAZ 36 puestos a ovipositar en ICA-Pijao no presentaron diferencia significativa en el tiempo medio de duración, mientras que en los otros tratamientos evaluados, los machos vivieron 1-3 días más que las hembras (Cuadro 5).

Cuadro 5. Tiempo medio de duración de hembras y machos de *Z. subfasciatus* criados y trasladados a los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente).

Inmaduro alimentándose sobre	Adulto ovipositando sobre	Sexo	Tiempo medio de duración (rango)	C[1]	P[1]
Susceptible	Susceptible	Hembras	11 (11-12)	-2.9	0.0033**
		Machos	12.5 (12-13)		
Susceptible	Resistente	Hembras	12 (12-13)	-3.7	0.0002**
		Machos	13 (13-14)		
Resistente	Susceptible	Hembras	11 (10-11)	-1.64	0.10 NS
		Machos	11 (11-12)		
Resistente	Resistente	Hembras	11 (11-12)	-3.2	0.0014**
		Machos	14 (13-15)		

[1] Coeficientes y probabilidades obtenidos por medio de la prueba de supervivencia media de Cox-Mantel. NS = No significativo, * significativo al 5%, ** significativo al 1%.

6.1.1.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x)

En la Figura 3 aparecen los datos de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) para cada uno de los intervalos de edad. Estos datos permitieron hacer el análisis estadístico mediante la técnica de Jackknife, desarrollada por Maia et al. (2000), que hace parte del paquete estadístico de SAS.

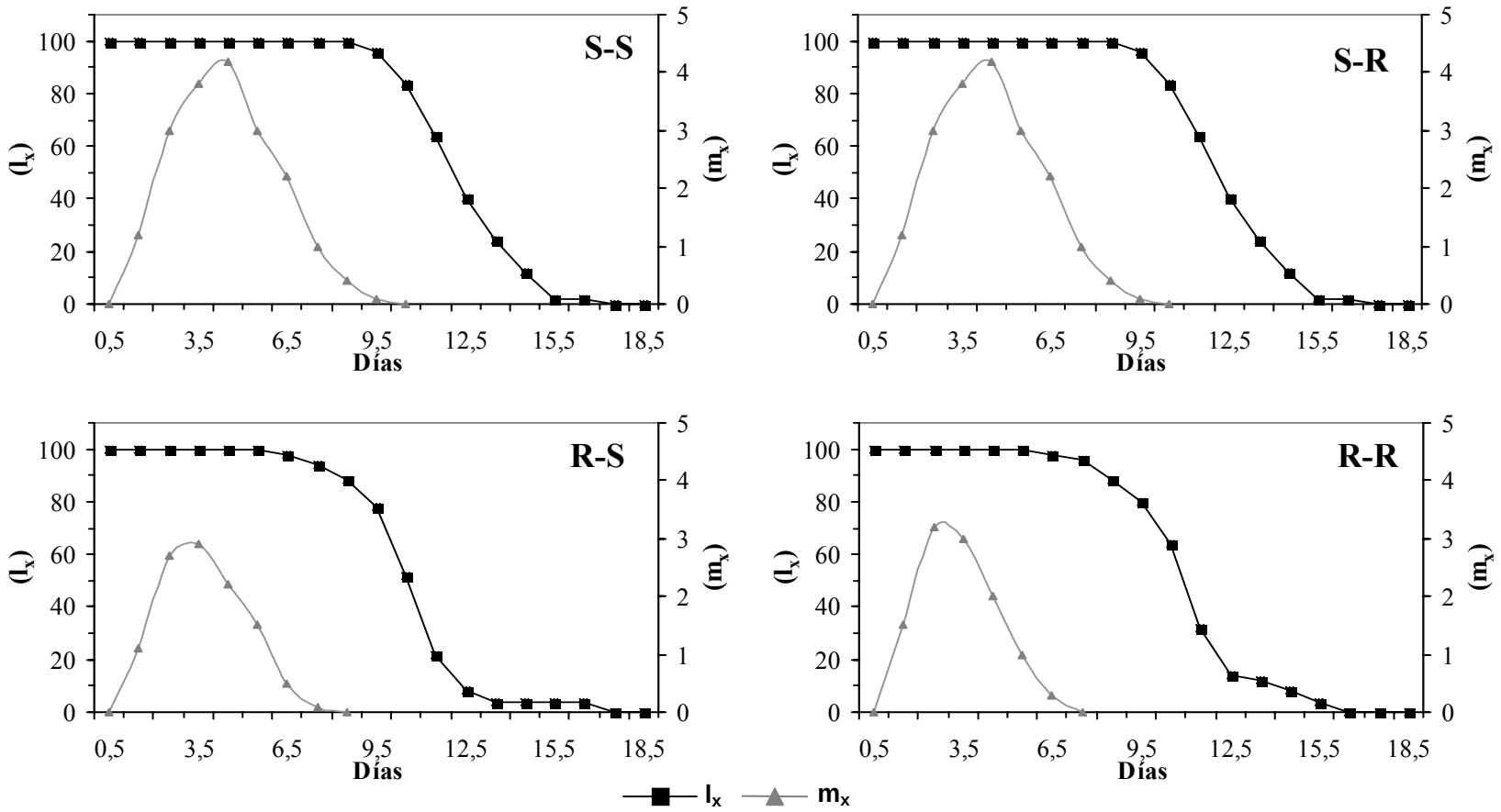


Figura 3. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de Z. *subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (**S**) y RAZ 36 (**R**). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad.

La supervivencia de las hembras provenientes de la cría en el material susceptible tuvo un decrecimiento más rápido, donde la mitad de la población se encontraba viva entre los días 9 y 11 después de la emergencia de adultos. En el caso de las hembras provenientes del material resistente, la mitad de la población alcanzó los días 10 y 14. Por tanto, se registró una prolongación en el tiempo promedio de duración, que no puede ser explicado como un efecto alimenticio debido a que el adulto no se alimenta, pero si se debe posiblemente a que las hembras que lograron sobrevivir del material resistente fueron menos fecundas por lo tanto son menos activas, lo que se ve reflejado en una mayor duración del ciclo de vida.

En cuanto a la fecundidad (m_x), las hembras provenientes del material susceptible presentaron un solo pico de postura muy similar, independiente del material donde fueron puestas a ovipositar, es decir que mantuvieron un comportamiento sincronizado en la postura, caso contrario al de las hembras provenientes del genotipo resistente donde si se afectó este parámetro de una forma significativa, observándose una disminución importante en la cantidad de huevos puestos, lo que puede traducirse como un efecto subletal provocado por la alta antibiosis en los estados inmaduros.

6.1.1.4. Efectos subletales en la biología reproductiva de adultos de *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. vulgaris.*

Mediante las tablas de fecundidad se puede establecer si el genotipo resistente RAZ 36 provoca un efecto subletal sobre los adultos de *Z. subfasciatus* que logran sobrevivir, comparado con los adultos provenientes del genotipo susceptible ICA-Pijao. En este caso para poder determinar tales efectos subletales se asumió un porcentaje de supervivencia de inmaduros del 100% y la edad inicial del insecto adulto como x = 0 + 0.5 (factor de corrección).

Los efectos subletales están determinados por la variación de los parámetros evaluados, tal como la tasa reproductiva neta (R_o), tasa intrínseca de crecimiento (r_m) y tasa finita de

crecimiento (λ) (Cuadro 6). El tiempo medio generacional (T) y el tiempo de doblaje (Dt) no son evaluados en las tablas de fecundidad, ya que estos parámetros tienen en cuenta la edad total de la hembra es decir, desde el estado de huevo hasta el adulto.

Cuadro 6. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. vulgaris* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición, siendo **S** (ICA-Pijao) y **R** (RAZ 36).

Tratamiento	R_o	r_m	λ
S-S	17.1 ± 0.5 b	0.845 ± 0.011 a	2.327 ± 0.026 a
S-R	18.9 ± 0.6 a	0.791 ± 0.020 b	2.204 ± 0.044 b
R-S	11.1 ± 0.6 c	0.775 ± 0.022 b	2.170 ± 0.049 b
R-R	11.0 ± 0.5 c	0.850 ± 0.022 a	2.339 ± 0.052 a

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple.

Tasa reproductiva neta (R_o)

El Cuadro 6 muestra los valores de la tasa reproductiva neta (R_o) obtenida en cada una de las tablas de fecundidad realizadas, así como las comparaciones múltiples efectuadas a través de la técnica Jackknife.

Las hembras criadas en ICA-Pijao presentaron diferencias significativas ($P<0.05$) con respecto a las hembras criadas en RAZ 36. Además, las hembras criadas en el material resistente no presentaron diferencias significativas entre los genotipos en los que fueron puestas a ovipositar. Por tanto, el sustrato de oviposición no tiene ningún efecto sobre este parámetro debido a que el estado adulto de esta especie no se alimenta, por lo tanto puede afirmarse que no existe un efecto antixenótico.

El efecto que tuvo el material resistente sobre los adultos de *Z. subfasciatus* se considera como un efecto subletal, sobre la biología reproductiva de esta especie, ya que este genotipo afectó fuertemente el número de hijas que reemplazarán a cada hembra en la siguiente generación. Así, mientras que las hembras criadas en el material susceptible produjeron un número promedio de hijas descendientes de 17 a 19 por cada hembra, el número de descendientes producidas por hembras criadas en el material resistente fue de 11. Como puede verse, la disminución fue cercana al 40% en las hembras provenientes del material resistente. Esta alta antibiosis se debe a que la proteina Arcelina 1 presente en la semilla hace que sea indigerible por el insecto, provocando alteraciones en la biología reproductiva de los adultos que logran sobrevivir.

Aunque hubo diferencia significativa entre los dos tratamientos obtenidos a partir de hembras provenientes del genotipo susceptible ICA-Pijao, biológicamente no tiene mayor significado, ya que la diferencia es de dos hembras. Su importancia radica en que estas dos tablas presentaron los valores bastante altos en la tasa reproductiva neta (R_o), sin importar el genotipo donde hayan sido puestas a ovipositar.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

En la tasa intrínseca de crecimiento no se evidencian claramente los efectos subletales, ya que cuando el sustrato de alimentación de inmaduros y el sustrato de oviposición es el genotipo resistente (R-R), el crecimiento de la población es igual al del tratamiento testigo (S-S) (Cuadro 6). Por tanto, el genotipo resistente no afectó este parámetro. Sin embargo hubo una diferencia estadística entre el tratamiento S-S Vs R-S, presentando una disminución del 7% cuando los inmaduros fueron alimentados en el genotipo resistente, pero también se presentó diferencia en el tratamiento S-R Vs R-R, siendo mayor el crecimiento de la población cuando los inmaduros fueron criados en el genotipo resistente.

En términos generales, no existe evidencia suficiente que permita afirmar que este parámetro sea afectado por la cría de los estados inmaduros del insecto en el genotipo resistente.

Tasa finita de crecimiento (λ)

Este parámetro tuvo un comportamiento muy similar al anterior, ya que refleja el crecimiento semanal de la población, por lo tanto no se puede ver claramente un efecto subletal ocasionado por la cría de estados inmaduros en el genotipo resistente.

Tanto en el tratamiento testigo como en el resultante de la cría y oviposición de las hembras en RAZ 36, el crecimiento poblacional ocurre a una tasa cercana al 33%. Las diferencias que se observan en el Cuadro 6 con respecto a los otros dos tratamientos pueden ser explicadas debido a la sensibilidad que tiene la técnica de Jackknife para medir estos parámetros demográficos.

6.1.2 Tablas de vida completas para *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. vulgaris*

Las tablas de vida completas miden el impacto total que causa el genotipo resistente sobre la biología de *Z. subfasciatus*, ya que tiene en cuenta todos los estados de desarrollo del insecto desde huevo hasta adulto. Es importante conocer la información detallada acerca del porcentaje real de supervivencia de inmaduros y la edad real de los individuos teniendo en cuenta todos los estados de desarrollo. En la Figura 4, se observan los porcentajes reales de supervivencia de inmaduros en cada uno de los genotipos evaluados.

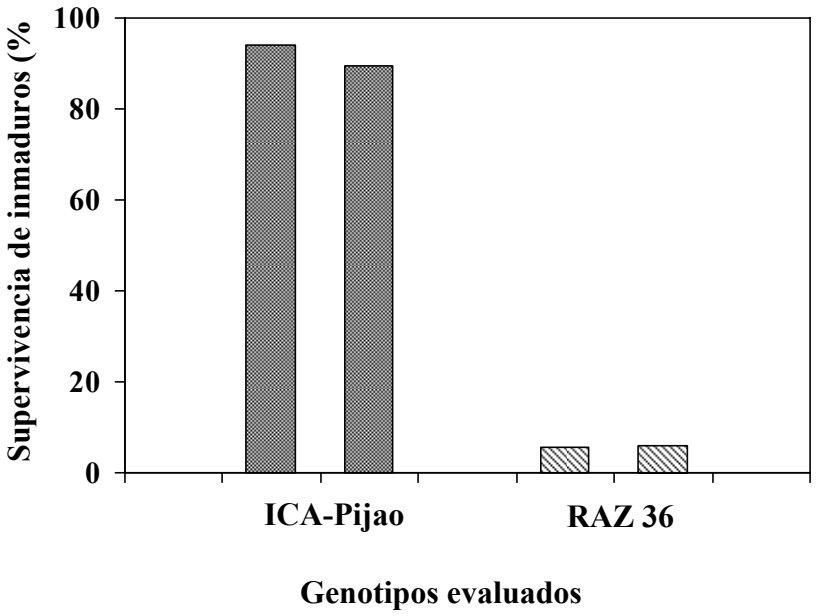


Figura 4. Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* criados en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA- Pijao (susceptible) y RAZ 36 (resistente).

6.1.2.1 Emergencia de adultos

La emergencia de adultos a partir de individuos criados en ICA- Pijao fue mucho más rápida que la registrada para la cría de estados inmaduros en el genotipo resistente RAZ 36. Mientras que en los dos primeros casos (tratamientos S-S y S-R) la emergencia se registra entre 11-12 días, en los tratamientos que involucran el genotipo resistente (R-S y R-R), el periodo se prolongó hasta 27-28 días (Figura 5).

Esto ocurre como consecuencia de la antibiosis que ejerce este genotipo sobre el ciclo de vida del insecto, lo cual produce una prolongación del tiempo requerido para que se complete el desarrollo del estado larval.

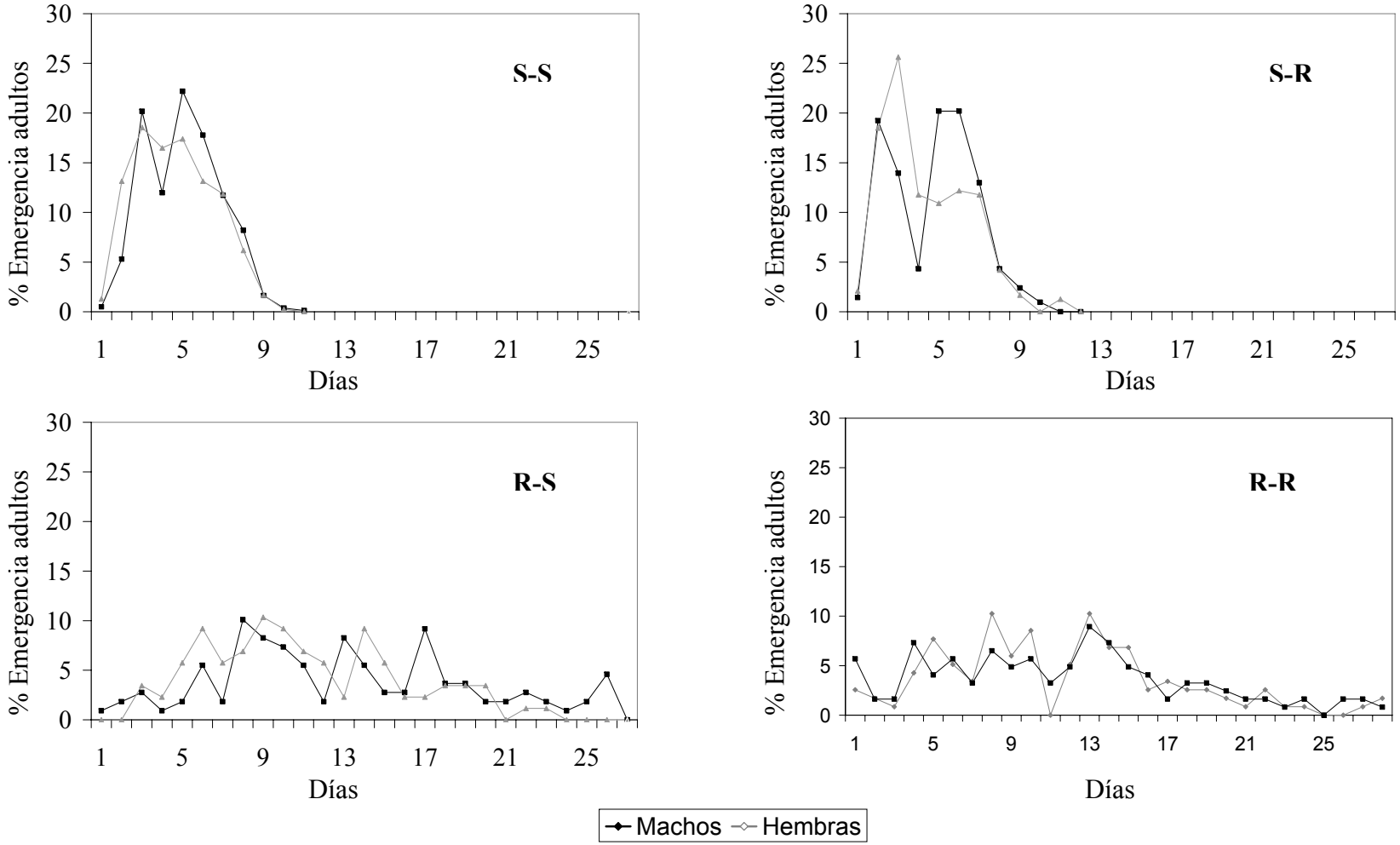


Figura 5. Emergencia de adultos de *Z. subfasciatus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA- Pijao susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y RAZ 36 resistente (Tratamientos R-S y R-R).

Además de la prolongación observada, también es evidente la pérdida de sincronía de la emergencia de machos y hembras en RAZ 36. Mientras que los adultos provenientes de la cría en el material susceptible emergen de manera sincrónica y se observan dos picos marcados de emergencia tanto de machos como de hembras, en el material resistente se presentan múltiples picos que demuestran un patrón irregular de emergencia. Esto también refleja las consecuencias de la antibiosis sobre el desarrollo de Z. *subfasciatus.*

6.1.2.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros

En la Figura 6 se muestran las curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x), utilizadas para la obtención de los parámetros demográficos y la determinación del impacto total sobre la biología de esta especie.

Los insectos provenientes del genotipo susceptible presentaron un alto porcentaje de supervivencia de inmaduros (89.4 y 94 %), en comparación con el genotipo resistente (5.6 y 6.1 %), esta diferencia afectó drásticamente todos los parámetros demográficos. También puede verse como los adultos que provienen del genotipo susceptible, se demoraron menos tiempo en desarrollarse que aquellos provenientes del genotipo resistente, por lo tanto la emergencia inició antes; esto se debe a que la antibiosis que presenta el genotipo resistente es tan alta que causa una prolongación en el primer y segundo instar larval, aumentando el tiempo de desarrollo y por ende una emergencia en forma tardía.

Los valores de (m_x) para las tablas completas son los mismos que se usaron en las tablas de vida de fecundidad.

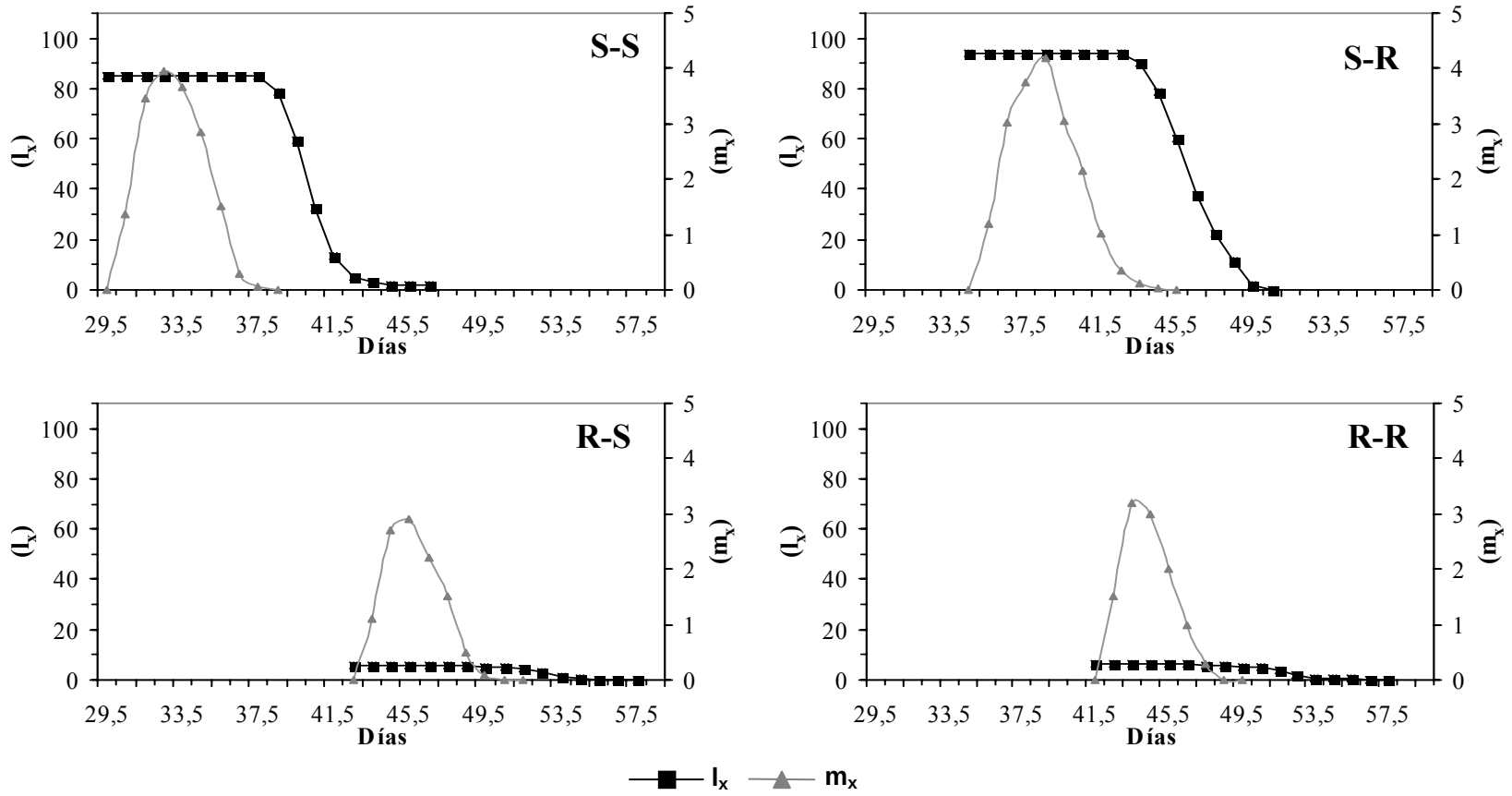


Figura 6. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de Z. *subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris* evaluados: ICA-Pijao (S) y RAZ 36 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas

6.1.2.3 Efectos totales sobre la biología de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. vulgaris*

Las tablas de vida completas midieron el impacto total sobre la biología de *Z. subfasciatus*, al igual que en las tablas de fecundidad la variación en los parámetros demográficos permitieron detectar que tan afectados se vieron los tratamientos con los adultos provenientes del genotipo resistente, es decir aquel que provoca antibiosis en los primeros instares. Como se observa en el Cuadro 7, en el caso de las tablas de vida completas fueron calculados todos los parámetros demográficos, incluidos el tiempo medio generacional (T) y el tiempo de doblaje de la población (Dt)

Tasa reproductiva neta (R_o)

Este parámetro depende de la cantidad de hijas esperadas (m_x) y del porcentaje de supervivencia de inmaduros (l_x). En el Cuadro 7 se observa que el genotipo resistente afectó la tasa reproductiva neta, como consecuencia de la alta antibiosis en los estados inmaduros.

Para las hembras provenientes de ICA-Pijao se observaron valores mayores en (R_o) que los obtenidos en los tratamientos donde las hembras provinieron de RAZ 36. Esto puede explicarse por la alta supervivencia que tuvieron los inmaduros en el genotipo susceptible (85.3 – 94 %), además que los valores de (m_x) fueron altos. De manera contrastante, las hembras provenientes de RAZ 36 tuvieron una disminución drástica en este parámetro, como consecuencia de la supervivencia baja de los estados inmaduros (5.6 – 6.1 %). Las pocas hembras que lograron sobrevivir a la antibiosis pusieron un número insuficiente de huevos que no logran hacer un reemplazo significativo de hembras en la siguiente generación.

Esto quiere decir que el genotipo resistente provocó un efecto adverso desde los primeros instares larvales y por ende, los adultos manifestaron efectos subletales sobre su biología reproductiva.

Cuadro 7. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. vulgaris* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, **S** (ICA-Pijao) y **R** (RAZ 36).

Tratamiento	Ro	T	rm	λ	Dt
S-S	14.6 ± 0.45 b	27.5 ± 0.1 d	0.097 ± 0.001 a	1.102 ± 0.001 a	7.1 ± 0.1 b
S-R	17.7 ± 0.52 a	32.0 ± 0.1 c	0.089 ± 0.001 b	1.094 ± 0.001 b	7.7 ± 0.1 a
R-S	0.6 ± 0.03 c	63.4 ± 0.5 a	-0.008 ± 0.001 c	0.993 ± 0.001 c	-
R-R	0.7 ± 0.03 c	61.9 ± 0.5 b	-0.006 ± 0.001 c	0.994 ± 0.001 c	-

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple

Tiempo medio generacional (T)

El tiempo medio generacional (T) es el tiempo que transcurre entre una generación y otra, medido como el tiempo que pasa entre el nacimiento de las madres y el nacimiento de las hijas. En el Cuadro 7 se observan los valores del tiempo medio generacional de las hembras provenientes del genotipo resistente, comparados con los valores de las hembras provenientes del genotipo susceptible.

Las hembras que provienen de ICA-Pijao presentaron un tiempo medio generacional significativamente menor que el de las hembras provenientes de RAZ 36. Esto se debe a que la antibiosis provocada por este genotipo en los estados inmaduros se tradujo en la prolongación del tiempo de desarrollo de los primeros instares, razón por la cual la emergencia y oviposición de las hembras tardó mas tiempo.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

La tasa intrínseca de crecimiento depende en forma directa de la tasa reproductiva neta (R_o) y de una forma inversa del tiempo medio generacional (T). Es decir, que el crecimiento innato de la población va a ser mayor en la medida que (R_o) sea alta y (T) sea bajo. Debe tenerse en cuenta que este parámetro se calcula para condiciones ambientales especificas, para una especie determinada y no puede generalizarse a otras poblaciones en otras condiciones. En el Cuadro 7 pueden observarse los valores obtenidos en la tasa intrínseca de crecimiento, en cada uno de los tratamientos.

Las hembras provenientes de ICA-Pijao presentaron valores más altos en la tasa intrínseca de crecimiento, comparado con las provenientes de RAZ 36, esto se debe a que el porcentaje de supervivencia de inmaduros fue mayor (85.3 – 94 %) y por ende la capacidad innata de crecimiento fue mayor, esto quiere decir que hubo una mayor cantidad de hembras que pudieron reproducirse en un tiempo determinado. En los tratamientos donde las hembras provinieron de RAZ 36, este parámetro tuvo valores negativos, es decir que este genotipo afectó drásticamente la capacidad innata de crecimiento de la población de *Z. subfasciatus* debido a que el porcentaje de

supervivencia de inmaduros fue demasiado bajo (5.6 – 6.1 %), además la tasa reproductiva neta fue muy baja y el tiempo medio generacional muy prolongado, lo que causó una importante disminución en la capacidad innata de crecimiento de la población. Estos valores negativos significan que el poco número de hembras no van a poder reemplazar la población menos aun si el tiempo generacional es tan prolongado. En otras palabras, la población tiende a desaparecer debido a efectos subletales.

Tasa finita de crecimiento (λ)

La tasa finita de crecimiento mide el incremento semanal de la población. Al igual que la tasa intrínseca de crecimiento, este parámetro también se vio afectado por la tasa reproductiva neta y el tiempo medio generacional. El Cuadro 7 muestra los valores obtenidos en los diferentes tratamientos.

Cuando el valor de la tasa finita de crecimiento se acerca a 1.0, el crecimiento finito de la población se mantendrá estable, tal como sucede en los insectos que provienen de genotipos resistentes. El valor que debe tenerse en cuenta para leer la tasa finita de crecimiento es la parte decimal, ya que este corresponde al crecimiento semanal de la población. Las hembras que fueron criadas en ICA-Pijao, presentaron un crecimiento semanal de aproximadamente el 10%, comparado con las provenientes de RAZ 36, donde la población permanece estable, pero no se evidencia un crecimiento.

Tiempo de doblaje (Dt)

Este es el tiempo necesario para que la población del insecto sea el doble de la población inicial. En el Cuadro 7 se observan los valores para los tratamientos.

Las hembras provenientes de ICA-Pijao tienen un tiempo de doblaje alto en comparación con las hembras de RAZ 36, cuyos valores no aparecen debido a que fueron negativos y biológicamente esto no tiene ningún significado, por lo tanto se asume que no hay tiempo de doblaje o que es igual a cero. Este comportamiento se debe a que la tasa intrínseca de crecimiento también tuvo valores negativos, lo que quiere decir que la población tiende a

desaparecer y por lo tanto no habrá tiempo de doblaje. Estos resultados obtenidos para el tiempo de doblaje son consecuencia de los valores bajos en la supervivencia de inmaduros que afectó la tasa intrínseca de crecimiento y además el tiempo medio generacional fue mas prolongado, por lo tanto se afectó drásticamente la biología y la demografía de la población, producto de la alta antibiosis del genotipo RAZ 36.

6.1.3 Tablas de fecundidad para *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. acutifolius.*

Como ya se ha mencionado anteriormente, el porcentaje de emergencia de inmaduros es un parámetro que debe tenerse en cuenta para la construcción de tablas de vida.

La Figura 7 representa el porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* en los dos genotipos de *P. acutifolius* utilizados en la cría. La supervivencia de inmaduros en el genotipo resistente G 40199 se redujo significativamente, si se compara con el testigo susceptible G40168.

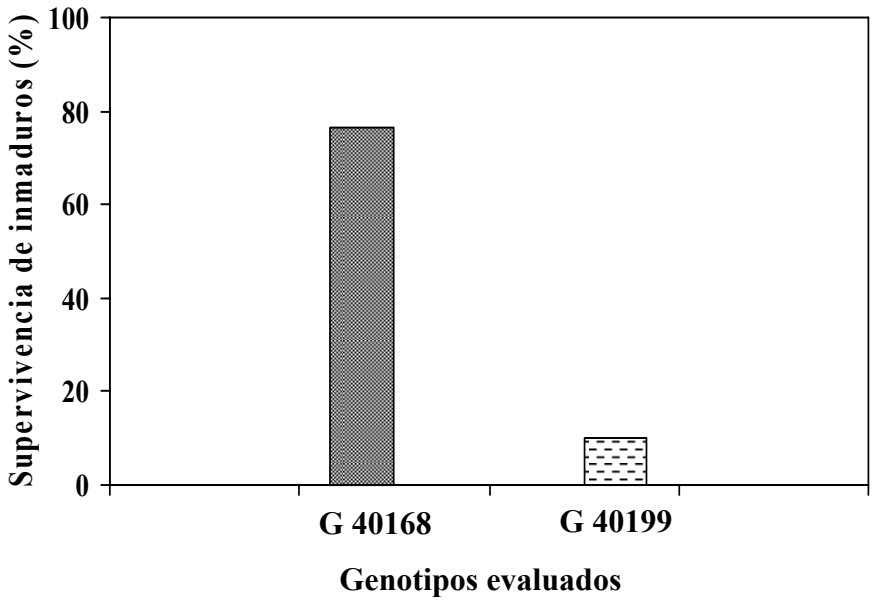


Figura 7. Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente).

Estos resultados coinciden con las evaluaciones hechas en 1998, para *Z. subfasciatus* donde el genotipo G 40199, fue catalogado como resistente, debido a que el porcentaje de emergencia de inmaduros fue menor a 30% (CIAT, 1998). Así mismo, trabajos realizados por Cardona et al. (1989) mencionaron que la resistencia mostrada en fríjol silvestre al ataque de *Z. subfasciatus* se expresa en: alta mortalidad de larvas de primer y segundo instar, un prolongado primer estadio y una baja fecundidad de las hembras.

6.1.3.1 Anovas

Una vez conocido el efecto de los genotipos sobre *Z. subfasciatus* se hicieron las crías de inmaduros en cada uno de los materiales (G 40199 y G 40168). Posteriormente se construyeron cuatro tablas de vida producto de la combinación de los dos genotipos para la cría de inmaduros y oviposición durante el estado adulto (ver Materiales y Métodos). Mediante estos tratamientos se determinaron los efectos subletales sobre la biología reproductiva de *Z. subfasciatus.*

Las variables estudiadas para cada una de las crías realizadas se encuentran registradas en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Variables medidas a partir de las crías de *Z. subfasciatus* sobre los genotipos de *P.acutifolius* evaluados: G 40199 (resistente) y G 40168 (susceptible).

Larvas criadas sobre	Peso de machos (g x 10^{-3})	Peso de hembras (g x 10^{-3})	Porcentaje de huevos fertiles	Porcentaje de hembras	Dias a emergencia de adultos
Susceptible	0.61 **a**	1.11 **a**	84.6 **a**	47.8 **a**	36.9 **b**
Resistente	0.35 **b**	0.51 **b**	81.1 **a**	50.8 **a**	66.8 **a**

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes (prueba de diferencia mínima significativa al 5 %)

Peso seco de hembras y machos

El peso seco de hembras y machos presentó una disminución drástica cuando los estados inmaduros fueron alimentados en el genotipo resistente (Cuadro 8). Sin embargo, las hembras tuvieron peso mayor que los machos sin importar donde fueron alimentados durante su estado inmaduro. Este resultado se debe al dimorfismo sexual que presenta esta especie, donde la hembra es de mayor tamaño que el macho (Vélez, 1997).

Esta disminución en el peso se debe a un efecto antibiótico que afecta la alimentación de las larvas y por ende, los adultos que logran sobrevivir vienen mal alimentados. Esto puede definirse como un efecto alimenticio adverso sobre la biología de *Z. subfasciatus.*

Porcentaje de fertilidad de huevos

En este parámetro no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el genotipo susceptible y el resistente, como lo muestra el cuadro 8. Como ya se mencionó anteriormente, los insectos que se usaron en las infestaciones de las crías fueron tomados de la cría mantenida en el laboratorio, para la cual se emplea semilla susceptible. Adicionalmente hay que tener en cuenta que los insectos en estado adulto no se alimentan, razón por la cual la fertilidad de los huevos no se vio afectada, y por tanto no hubo un efecto antixenótico.

Porcentaje de hembras

Este parámetro no se vio afectado significativamente (Cuadro 8) como consecuencia del efecto antibiótico del genotipo resistente, conservando así la proporción de sexos observada (1:1) en la variedad susceptible. Por tanto, la alimentación de los estados inmaduros en el genotipo resistente no ocasiona ningún tipo de alteración sobre la proporción de machos y hembras que alcanzan el estado adulto.

Duración del estado larval

La duración promedio del estado larval se duplicó cuando el insecto se alimentó en el genotipo resistente durante sus estados inmaduros (Cuadro 8). Así, mientras que las larvas criadas en el genotipo susceptible tardaron 37 días en completar su desarrollo, en el genotipo resistente requirieron cerca de 67 días para alcanzar el estado adulto. Lo anterior es consecuencia del efecto antibiótico de G 40199, el cual ocasiona un retraso importante en el desarrollo del insecto.

6.1.3.2 Tiempo medio de duración de adultos.

El Cuadro 9 muestra que el tiempo medio de duración de hembras y machos fue significativamente diferente ($P<0.05$) para dos de los cuatro tratamientos evaluados.

Cuadro 9. Tiempo medio de duración de hembras y machos de *Z. subfasciatus* criados y trasladados a los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente).

Inmaduro alimentándose sobre	Adulto ovipositando sobre	Sexo	Tiempo medio de duración (rango)	C[1]	P[1]
Susceptible	Susceptible	Hembras	10 (9-11)	-3.6	0.0003**
		Machos	12 (11-13)		
Susceptible	Resistente	Hembras	11 (10-11)	-1.9	0.047*
		Machos	12 (11-13)		
Resistente	Susceptible	Hembras	10 (10-11)	-1.46	0.14 NS
		Machos	11 (10-12)		
Resistente	Resistente	Hembras	13 (12-14)	1.2	0.22 NS
		Machos	12 (12-14)		

[1] Coeficientes y probabilidades obtenidos por medio de la prueba de supervivencia media de Cox-Mantel. NS = No significativo, * significativo al 5%, ** significativo al 1%.

Los insectos provenientes del genotipo resistente no presentaron diferencia significativa en el tiempo de duración de hembras y machos, sin importar el genotipo en el que fueron puestos a ovipositar. En el caso de insectos criados en el material susceptible, los machos tuvieron la tendencia a vivir en promedio 1-2 días más que las hembras (Cuadro 9).

6.1.3.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x)

En la Figura 8 se encuentran graficadas las curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) para cada uno de los intervalos de edad en los cuatro tratamientos evaluados.
La supervivencia media de las hembras provenientes de la cría en el material susceptible tuvo un decrecimiento rápido, donde la mitad de la población se encontraba viva entre los días 9 y 11 de después de la emergencia de adultos.

Por otro lado, la mitad de la población de hembras provenientes del material resistente se encontraba viva entre los días 10 y 14, lo cual se debe posiblemente a la prolongación del tiempo requerido para la oviposición y a la disminución de su actividad.

Con respecto a la fecundidad (m_x), las hembras provenientes del material susceptible presentaron curvas de posturas que reflejan una alta fecundidad, independiente del material donde fueron puestas a ovipositar. En estos casos se observa un comportamiento sincronizado en la postura, aunque en el tratamiento S-R se pueden observar dos picos bastante diferenciados.

Por otra parte, las hembras provenientes del genotipo resistente presentaron una disminución importante de la cantidad de huevos puestos a lo largo de su período reproductivo (tratamientos R-S y R-R), lo cual puede catalogarse como un efecto subletal provocado por la antibiosis a la que estuvieron expuestos los estados inmaduros. Dicho efecto ocasiona una disminución sustancial del crecimiento poblacional, debido a que las hembras no alcanzan a ovipositar suficientes huevos que permitan su reemplazo en la siguiente generación

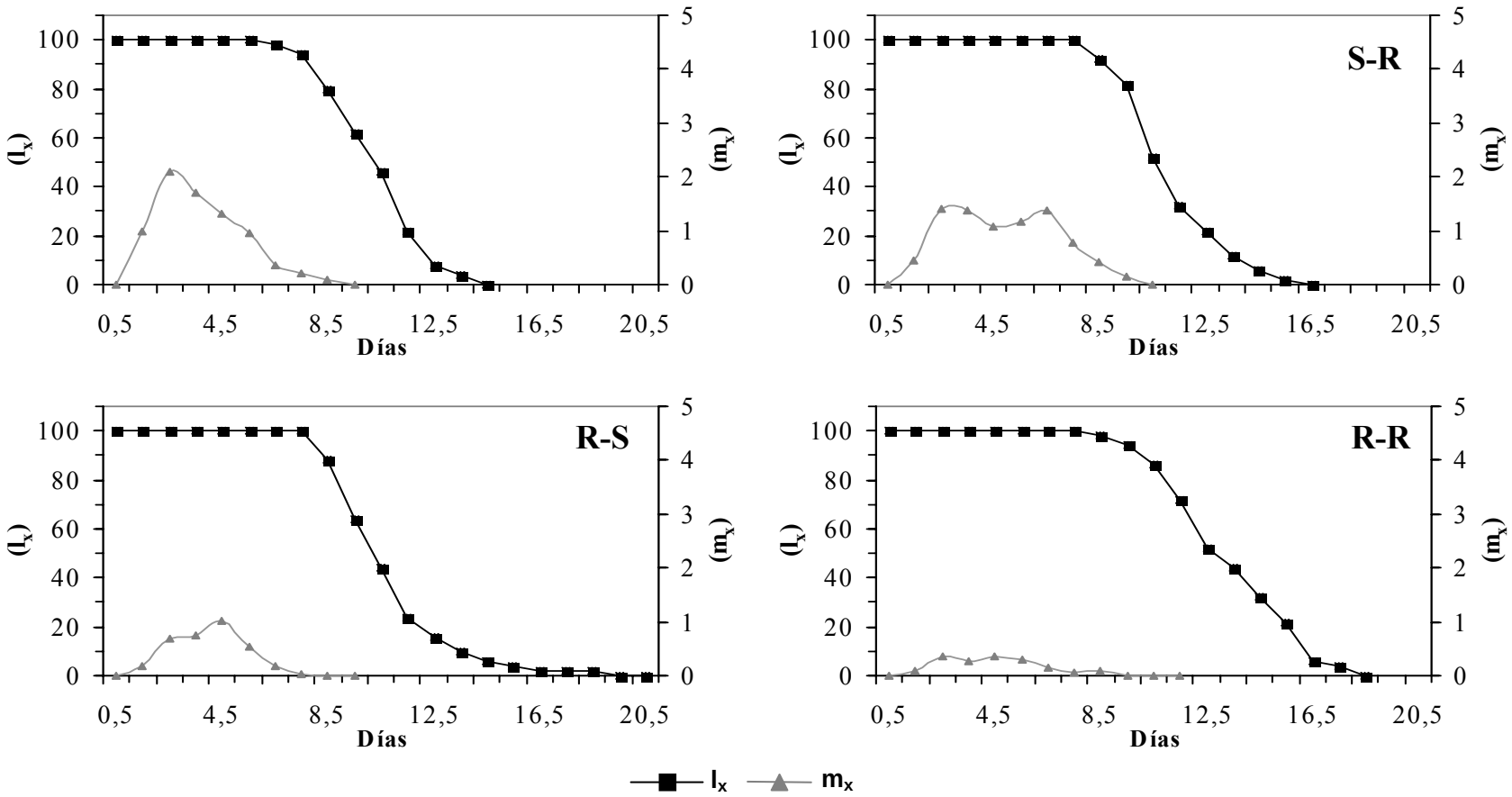


Figura 8. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de Z. *subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G40168 (**S**) y G40199 (**R**). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad.

6.1.3.4 Efectos subletales en la biología reproductiva de adultos de *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. acutifolius.*

Las tablas de vida de fecundidad sirvieron para establecer si el genotipo resistente G 40199 provocó un efecto subletal sobre los adultos de *Z. subfasciatus* que lograron sobrevivir, comparado con los adultos provenientes del genotipo susceptible G 40168. Al igual que en las tablas construidas para esta especie en *P. vulgaris*, se asumió un porcentaje de supervivencia de inmaduros del 100% y la edad inicial del insecto adulto expresada como X= 0 + 0.5 (factor de corrección).

Como se observa en el Cuadro 10, se evaluaron los mismos parámetros demográficos que se usaron en las tablas de vida construidas sobre los genotipos de *P. vulgaris* y bajo los mismos criterios.

Cuadro 10. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición, siendo **S** (G 40168) y **R** (G 40199).

Tratamiento	R_o	r_m	λ
S-S	7.7 ± 0.6 a	0.665 ± 0.032 a	1.943 ± 0.062 a
S-R	8.2 ± 0.6 a	0.519 ± 0.024 b	1.680 ± 0.039 b
R-S	3.4 ± 0.4 b	0.367 ± 0.032 c	1.443 ± 0.046 c
R-R	1.7 ± 0.3 c	0.144 ± 0.047 d	1.153 ± 0.054 d

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple.

Tasa reproductiva neta (R_o)

Como se puede ver en el Cuadro 10, las hembras provenientes del genotipo G 40168 presentaron valores más altos para este parámetro en comparación con las hembras provenientes de G 40199. Esta disminución en la tasa reproductiva, cercana al 60%, se considera como un efecto subletal sobre los adultos de *Z. subfasciatus* provocado por la alta antibiosis que tiene genotipo resistente sobre los estados inmaduros.

Las hembras provenientes del genotipo susceptible no presentaron diferencia significativa cuando pasaron a ovipositar en cualquiera de los dos genotipos, siendo el número de hijas descendientes entre 7 y 8 por cada hembra viva.

Por otro lado, en las hembras provenientes de G 40199 se observaron diferencias significativas cuando fueron trasladadas a ovipositar en el genotipo susceptible y resistente. El material donde fueron puestas a ovipositar las hembras tiene un efecto importante sobre este parámetro, razón por la cual en este caso puede afirmarse que existe un efecto antixenótico sobre la oviposición.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

Aunque la tasa intrínseca de crecimiento presenta diferencias estadísticas en todos los tratamientos (Cuadro 10), es importante resaltar la disminución marcada que se observa en los tratamientos donde las hembras provinieron de larvas criadas en el genotipo resistente. Este resultado se debe al efecto adverso causado por la antibiosis sobre los estados inmaduros del insecto, el cual trajo como consecuencia una supervivencia demasiado baja y una tasa neta reproductiva (R_o) reducida, si se compara con insectos provenientes de condiciones optimas de alimentación en el genotipo susceptible.

Adicionalmente, las diferencias encontradas entre los dos tratamientos resultantes de las hembras criadas en el genotipo resistente (R-S y R-R), puede deberse a un efecto

antixenótico. El efecto de no preferencia, se manifiesta en este caso afectando la oviposición y por tanto, la tasa de crecimiento poblacional.

Tasa finita de crecimiento (λ)

Al igual que la tasa intrínseca de crecimiento (r_m), este parámetro también se vio afectado por la antibiosis de G 40199. El crecimiento semanal disminuyó sustancialmente cuando la población fue alimentada en el genotipo resistente durante el estado inmaduro. Mientras que el crecimiento poblacional de las hembras provenientes de larvas alimentadas en el genotipo susceptible osciló entre 94 y 68 %, descendió a un 44 y 15 % como consecuencia de la cría del insecto en el genotipo resistente (Cuadro 10).

Es importante resaltar las diferencias encontradas entre los dos tratamientos que involucran el genotipo resistente en la cría de los estados inmaduros debido a que son bastante marcadas. Estas diferencias pueden ser consecuencia de un efecto antixenótico ocasionado por el genotipo resistente sobre la oviposición. Este efecto también se manifiesta en el tratamiento donde las hembras provenientes del material susceptible fueron trasladadas a alimentarse en el resistente. En este caso se observa una reducción importante de la tasa finita de crecimiento con respecto al resultado observado en el tratamiento testigo.

6.1.4 Tablas de vida completas para *Z. subfasciatus* sobre genotipos de *P. acutifolius*

En la Figura 9, presenta los porcentajes reales de supervivencia de inmaduros criados en cada uno de los genotipos evaluados.

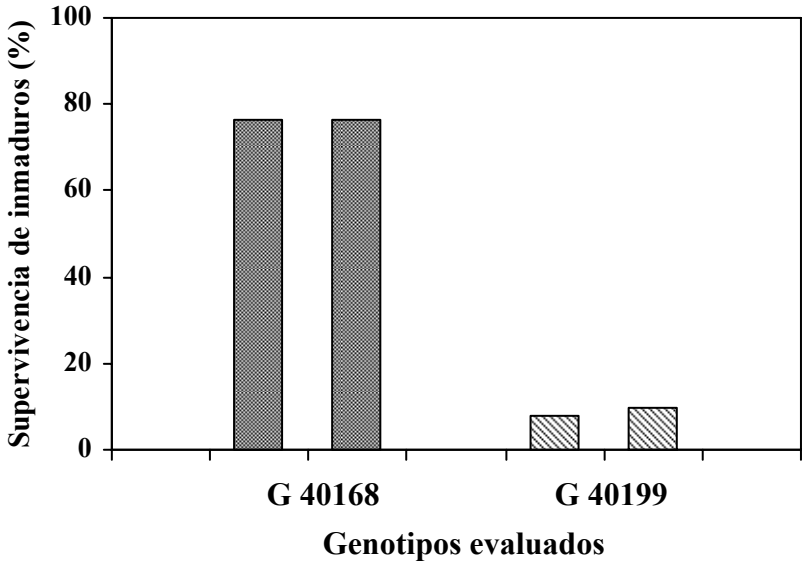


Figura 9. Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *Z. subfasciatus* criados en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente).

Como puede observarse, la tasa de supervivencia de inmaduros disminuye drásticamente cuando estos son alimentados en el genotipo resistente, como consecuencia de la antibiosis a la que están sometidos desde los primeros instares. Este resultado trae consecuencias importantes sobre la dinámica poblacional del insecto, debido a que solo un número muy reducido de individuos logran alcanzar la edad adulta y producir descendencia.

6.1.4.1 Emergencia de adultos

La Figura 10 muestra emergencia de machos y hembras a partir de larvas criadas en los dos genotipos evaluados.

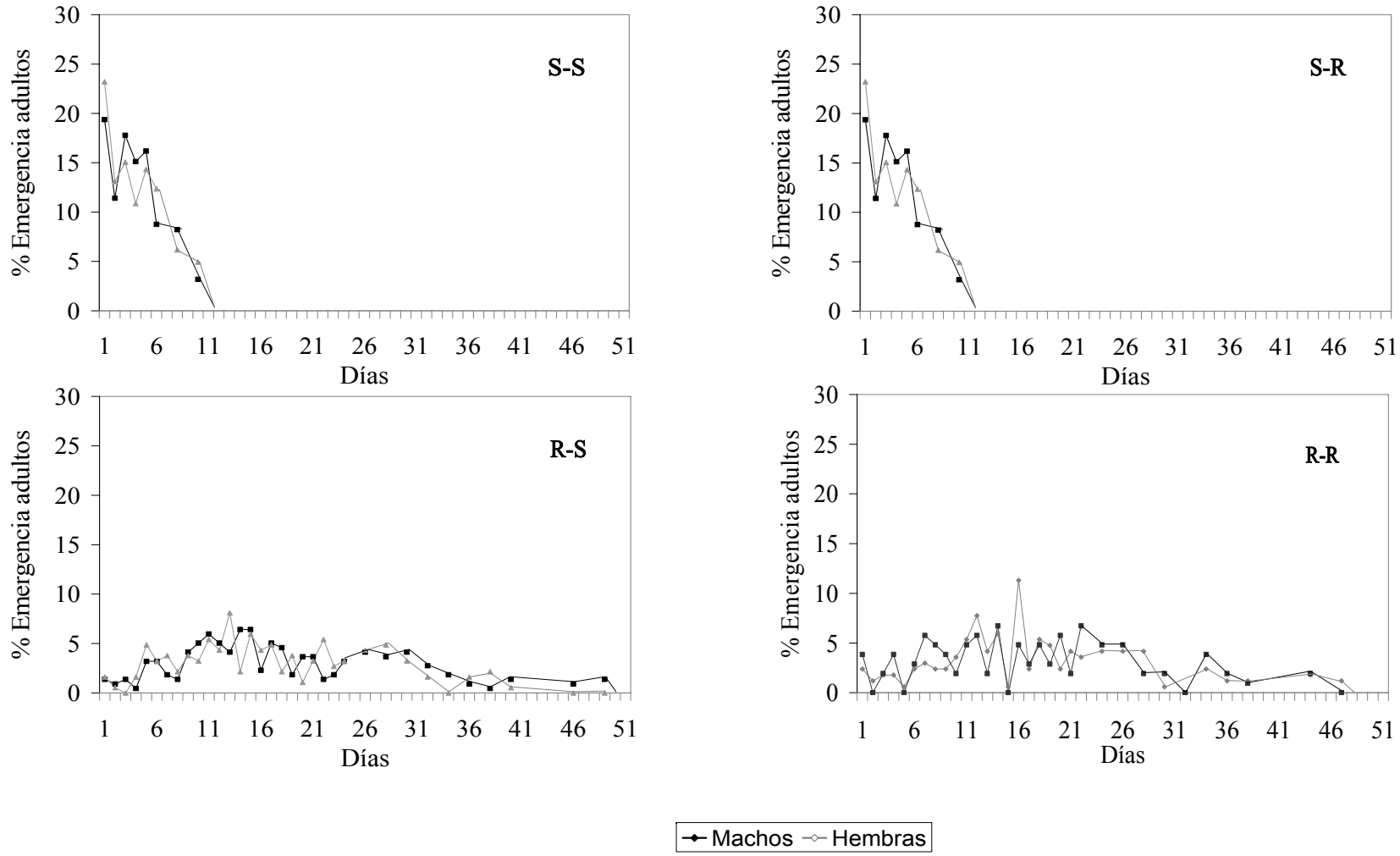


Figura 10 Emergencia de adultos de *Z. subfasciatus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y G 40199 resistente (Tratamientos R-S y R-R).

Las curvas obtenidas muestran la presencia de efectos subletales en los dos tratamientos que involucran la cría de individuos en el genotipo resistente (tratamientos R-S y R-R). La emergencia de adultos se prolonga considerablemente en estos casos, alcanzando los 50 días como consecuencia de la antibiosis a la cual se encuentran sometidos los individuos desde sus primeros estados de desarrollo. Dicha antibiosis ocasiona una prolongación sustancial del periodo de desarrollo de las larvas y la obtención de curvas que muestran un patrón irregular de emergencia.

Por el contrario, los individuos criados en el genotipo susceptible (tratamientos S-S y S-R) presentan curvas de emergencia sincrónicas, donde la población de machos y hembras tarda solamente 11 días en emerger en su totalidad. Además los porcentajes de emergencia diaria son considerablemente altos alcanzando picos que oscilan entre el 15 y 24% del total de individuos.

6.1.4.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros

En la Figura 11 se muestran las curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) para las tablas de vida completas, cuyos valores fueron utilizados para el cálculo de los parámetros demográficos y la cuantificación del impacto total ejercido por la antibiosis sobre la biología del insecto.

Debido a que los insectos criados en el genotipo susceptible presentaron un alto porcentaje de supervivencia de inmaduros (76 %), en comparación con el genotipo resistente (7.7 y 9.9 %), las curvas de supervivencia (l_x) obtenidas son considerablemente diferentes, lo cual permite visualizar la proporción reducida de individuos que alcanzan a completar el ciclo de vida reproductivo, en comparación con el tratamiento testigo. Esta diferencia tan drástica resulta de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis del genotipo resistente, la cual afecta de manera significativa la dinámica poblacional del insecto. Como consecuencia de esto la población que alcanza el estado adulto es considerablemente baja y por tanto el daño ocasionado a la semilla como resultado de la oviposición es mucho menor.

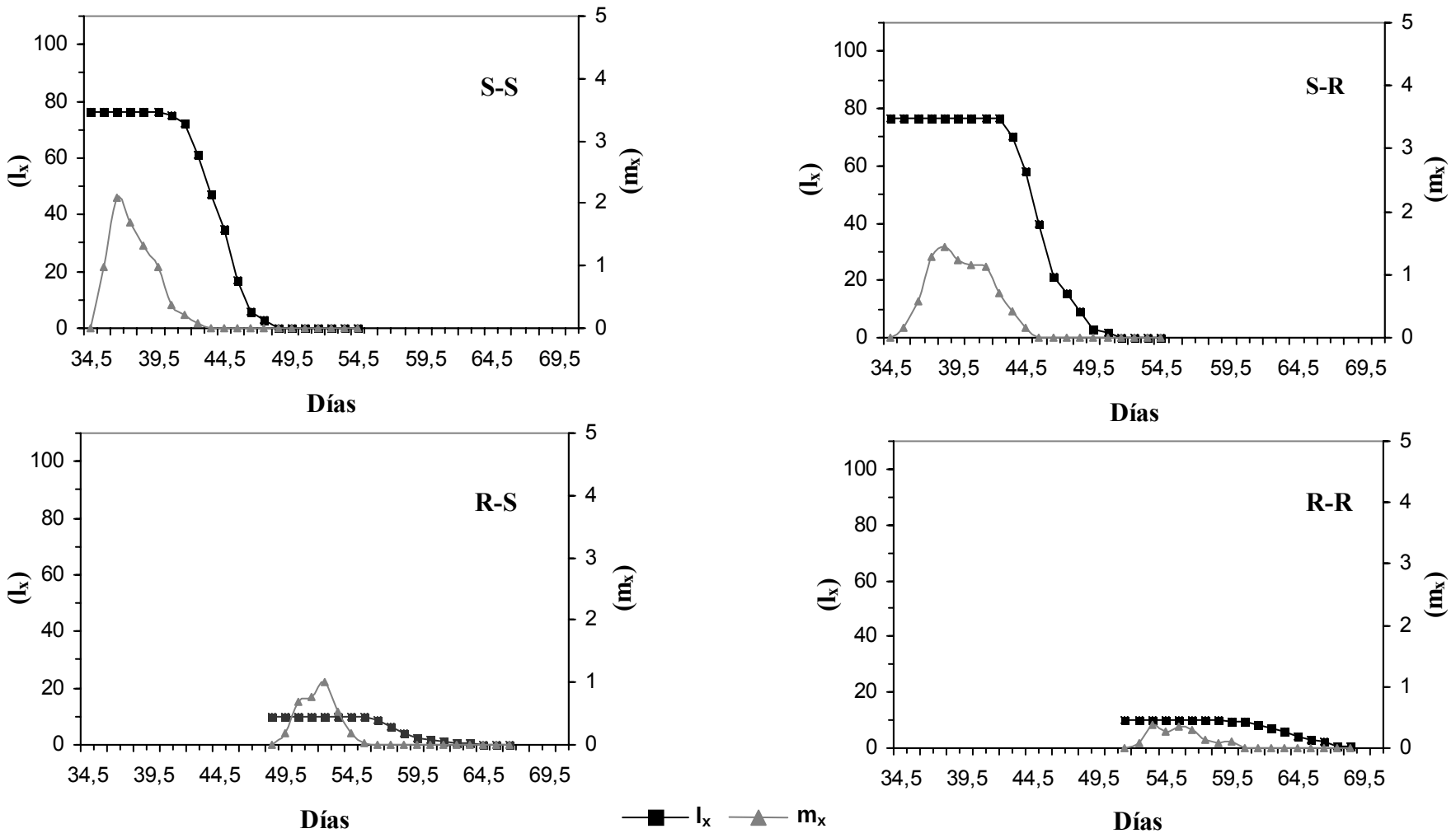


Figura 11. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 (**S**) y G 40199 (**R**). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas.

Además de esto, la antibiosis del genotipo resistente ocasionó una prolongación marcada del tiempo de desarrollo larval que trajo como consecuencia una emergencia tardía de adultos y por tanto, una mayor duración del ciclo de vida del insecto. Mientras que en los tratamientos resultantes de la utilización del genotipo susceptible en la cría de inmaduros se observa que el ciclo de vida se completa en aproximadamente 55 días, en los tratamientos R-S y R-R este alcanza entre 67 y 69 días, como consecuencia de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis a larvas.

Los valores de (mx) representados en las tablas completas son equivalentes a los obtenidos en las tablas de fecundidad.

6.1.4.3 Efectos totales sobre la biología de *Z. subfasciatus* en los genotipos de *P. acutifolius*

Se determinó el impacto total ocasionado por la antibiosis del genotipo resistente desde los primeros instares sobre el ciclo de vida y dinámica poblacional de *Z. subfasciatus*.
En el Cuadro 11 se puede observar el registro de todos los parámetros demográficos evaluados, incluidos el tiempo medio generacional (T) y el tiempo de doblaje de la población (Dt)

Tasa reproductiva neta (R_o)

Este parámetro demográfico se ve afectado de manera significativa como resultado de la cría de los estados inmaduros en el genotipo resistente (Cuadro 11).
Mientras que las hembras provenientes de larvas criadas en el genotipo susceptible producen una descendencia promedio de seis hijas por hembra, las hembras que estuvieron sometidas a los efectos de la antibiosis durante su desarrollo larval produjeron en promedio menos de una hija por hembra sin importar el material utilizado como sustrato de oviposición. Esto permite afirmar que el efecto subletal ocasionado por el genotipo resistente sobre las hembras es bastante dramático e interfiere directamente en la capacidad de crecimiento de la población.

Cuadro 11. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *Z. subfasciatus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, **S** (G 40168) y **R** (G 40199).

Tratamiento	Ro	T	rm	λ	Dt
S-S	5.88 ± 0.44 a	31.4 ± 0.1 c	0.056 ± 0.002 a	1.058 ± 0.003 a	12.2 ± 0.5 a
S-R	6.26 ± 0.49 a	33.1 ± 0.2 b	0.056 ± 0.002 a	1.057 ± 0.003 a	12.4 ± 0.5 a
R-S	0.34 ± 0.04 b	72.6 ± 0.7 a	-0.015 ± 0.001 b	0.985 ± 0.001 b	-
R-R	0.16 ± 0.03 c	75.0 ± 1.0 a	-0.024 ± 0.002 c	0.977 ± 0.002 c	-

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple

Tiempo medio generacional (T)

El tiempo medio generacional (T) se duplicó cuando las hembras resultaron de larvas criadas en el genotipo resistente, sin importar el material utilizado como sustrato de oviposición.

Cuando la cría de larvas fue realizada en material susceptible, la generación tuvo una duración promedio entre 31 y 33 días, mientras que en el material resistente el ciclo de vida alcanzó los 73-75 días como consecuencia de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis (Cuadro 11). Dichos efectos provocaron una prolongación importante del tiempo requerido para el desarrollo de los estados inmaduros del insecto y la duración promedio del estado adulto, lo cual provoca efectos adversos sobre la dinámica poblacional.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional se ve seriamente afectada en los tratamientos en los cuales las hembras provienen de larvas criadas en el genotipo resistente.

En el Cuadro 11 puede observarse la obtención de valores negativos en estos casos (tratamientos R-S y R-R), este resultado es de esperarse debido a que la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) depende directamente de la tasa reproductiva neta (R_o) e inversamente del tiempo medio generacional (T). Debido a que se produjo una tasa de reemplazo de menos de una hija por hembra en un tiempo generacional bastante prolongado, la población quedó imposibilitada para obtener una tasa de crecimiento que le permita incrementar su número en la siguiente generación.

A diferencia de esto, en el caso de las hembras provenientes del material susceptible, el crecimiento poblacional se mantiene permitiendo que la población incremente su tamaño en la siguiente generación.

Con esto queda confirmado que la antibiosis ejercida por el G 40199 sobre el desarrollo de los estados inmaduros del insecto ocasiona un efecto devastador sobre la biología reproductiva de las hembras y por ende, sobre el crecimiento poblacional.

Tasa finita de crecimiento (λ)

La tasa finita de incremento tuvo un comportamiento similar al observado en el parámetro demográfico anterior.

En los tratamientos resultantes de la cría del insecto en material susceptible, se observa un crecimiento poblacional que se mantiene cercano al 6 %. Por el contrario, las hembras provenientes de larvas alimentadas en el genotipo resistente no registran un crecimiento poblacional, debido a que la tasa finita de incremento (λ) resulta por debajo de 1 (Cuadro 11). Lo anterior significa que la población no consigue incrementar su tamaño a lo largo del tiempo sino que por el contrario, tiende a reducirse en la siguiente generación como consecuencia del efecto antibiótico ocasionado por el genotipo resistente sobre el desarrollo de los estados inmaduros. Este resultado explica la obtención de un valor negativo en la tasa intrínseca de crecimiento (r_m).

Tiempo de doblaje (Dt)

Como era de esperarse después de analizar los parámetros demográficos anteriores, el tiempo de doblaje de la población proveniente de la cría en el genotipo resistente da como resultado valores negativos, debido al signo obtenido para la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) en estos tratamientos. Estos valores no aparecen tabulados en el Cuadro 11 debido a que biológicamente no tienen ningún significado.

Por tanto se puede afirmar que en estos tratamientos no existe un tiempo medio de doblaje de la población debido a que no se presenta ningún tipo de incremento demográfico, sino que por el contrario tiende a reducirse sin importar el hospedero utilizado durante el estado adulto para la oviposición.

Por el contrario, en el caso de las hembras resultantes de la cría en el genotipo susceptible, el tiempo medio requerido para el doblaje de la población alcanza los 12 días, lo cual significa que en este caso el crecimiento demográfico permite que la población se duplique en menos de dos semanas.

6.2 RESULTADOS OBTENIDOS PARA *A. obtectus*.

6.2.1 Tablas de fecundidad para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. lunatus.*

La Figura 12 representa el porcentaje de supervivencia promedio de inmaduros de *A. obtectus* en los dos genotipos de *P. lunatus* evaluados. En el genotipo resistente G 25042 la supervivencia de estados inmaduros se redujo significativamente con respecto a los valores obtenidos en el genotipo susceptible G 25410. Mientras las larvas criadas en este genotipo presentaron una supervivencia cercana al 95%, los individuos sometidos a los efectos de la antibiosis solo alcanzan una supervivencia del 32%, aunque este último valor es bajo comparado con el material susceptible, se sale de los parámetros que caracterizan un genotipo resistente (es decir con porcentajes de emergencia < al 30%), quedando catalogado como un genotipo intermedio, para este caso especifico.

Es posible que se haya alterado el valor de la supervivencia de inmaduros en el genotipo G 25042 debido a que el material tuvo que ser multiplicado en campo y no en invernadero como tradicionalmente debe hacerse, sin embargo no se puede afirmar que esta sea la causa.

A pesar de esto los resultados sugieren que la alimentación del insecto en el genotipo resistente desde los primeros instares de desarrollo trae como consecuencia una disminución de cerca del 50% de la población que alcanza el estado adulto, debido al efecto antibiótico de este material. Lo anterior confirma los resultados obtenidos hace algunos años cuando fueron evaluados diferentes genotipos de *P. lunatus* con esta misma especie de insecto (CIAT 1999).

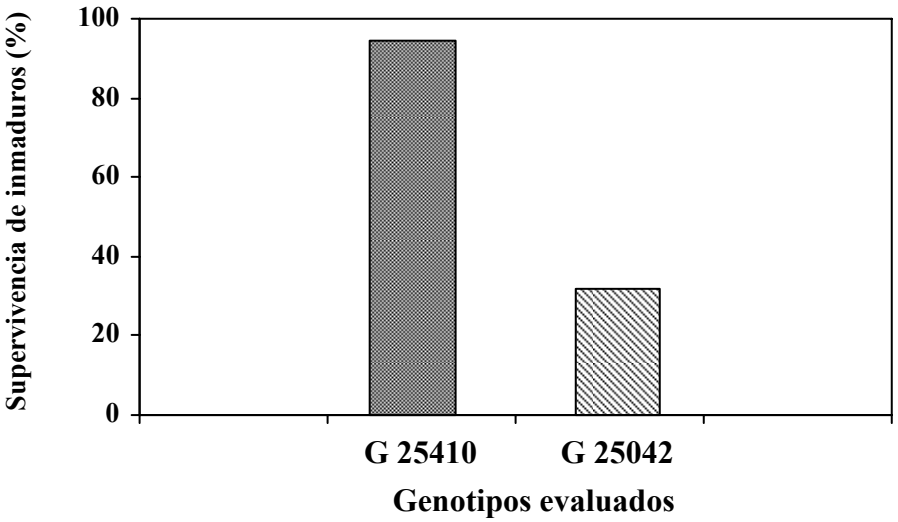


Figura 12. Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* en los genotipos evaluados de *P. lunatus:* G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente).

6.2.1.1 Anovas

Mediante la combinación de los dos genotipos de *P. lunatus* como sustratos para cría de inmaduros y oviposición de adultos, se construyeron tablas de vida (ver Materiales y Métodos), para la determinación de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis sobre la biología reproductiva de *A. obtectus.*

En el Cuadro 12 se presentan las variables más significativas cuantificadas en adultos en los diferentes tratamientos realizados

Cuadro 12. Variables medidas a partir de la cría de *A. obtectus* sobre los genotipos evaluados de *P. lunatus:* G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente).

Larvas criadas sobre	Peso de machos (g x 10^{-3})	Peso de hembras (g x 10^{-3})	Porcentaje de huevos fértiles	Porcentaje de hembras	Días a emergencia de adultos
Susceptible	1.11 a	1.23 a	89.4 a	45.8 a	50.3 b
Resistente	0.96 b	1.16 b	91.8 a	47.6 a	78.6 a

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes (prueba de diferencia mínima significativa al 5 %)

Peso seco de hembras y machos

De acuerdo con el Cuadro 12, el peso seco promedio tanto de hembras como de machos presentó una disminución significativa cuando fueron alimentados en el genotipo resistente durante el desarrollo de los inmaduros. Esta disminución se debe a que los adultos sobrevivientes tuvieron una mala alimentación como resultado de la antibiosis a la que estuvieron sometidos.

Por otro lado, se observa una diferencia entre el peso de hembras con respecto al registrado en machos sin importar donde fueron alimentados los estados inmaduros. Como consecuencia de esto se puede afirmar que el dimorfismo sexual de la especie en este caso esta determinado por un peso seco mayor en las hembras, lo cual refleja las diferencias en el tamaño registradas en la literatura (Vélez, 1997).

Porcentaje de fertilidad de huevos

El Cuadro 12 muestra que no existen diferencias estadísticas entre la fertilidad promedio de las hembras criadas el genotipo susceptible y resistente. Por tanto, se puede afirmar que G 25042 no ejerce ningún efecto sobre el porcentaje de huevos fértiles producido por

las hembras a lo largo de su ciclo reproductivo, el cual oscila alrededor del 90%. Además hay que tener en cuenta que estos insectos no se alimentan en estado adulto por tanto, puede afirmarse que en este caso tampoco hay un efecto antixenótico.

Porcentaje de hembras

Este parámetro no presenta diferencias estadísticamente significativas como se observa en el Cuadro 12. Así, tanto en el genotipo resistente como en el susceptible se conserva la proporción de sexos esperada para la población (1:1). Por tanto, la antibiosis ejercida por G 25042 no provocó efecto alguno sobre la proporción de machos y hembras que alcanzan el estado adulto.

Duración del estado larval

En el Cuadro 12 se puede ver que la duración promedio del estado larval se prolongó significativamente cuando el insecto fue criado en el genotipo resistente. Por tanto, el tiempo requerido por el insecto para culminar su desarrollo y emerger en estado adulto sufrió una prolongación cercana a un mes con respecto a la duración promedio de las larvas en el genotipo susceptible. Esta diferencia tan marcada se debe a la acción antibiótica ejercida por G 25042 sobre el ciclo de vida del insecto, la cual ocasiona un retraso sustancial en su desarrollo.

6.2.1.2 Tiempo medio de duración de adultos

El tiempo medio de duración de hembras y machos fue estadísticamente igual para todos los tratamientos, como se observa en el Cuadro 13. Por tanto, el genotipo resistente no ocasionó efecto alguno sobre la duración promedio de las hembras con respecto a los machos, la cual osciló entre los 15 y 17 días en todos los tratamientos.

Cuadro 13. Tiempo medio de duración de hembras y machos de *A. obtectus* criados y trasladados a los genotipos de *P. lunatus* evaluados: G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente).

Inmaduro alimentándose sobre	Adulto ovipositando sobre	Sexo	Tiempo medio de duración (rango)	C[1]	P[1]
Susceptible	Susceptible	Hembras	15 (14-17)	0.28	0.77 NS
		Machos	16 (14-17)		
Susceptible	Resistente	Hembras	15 (15-17)	0.82	0.41 NS
		Machos	15 (14-17)		
Resistente	Susceptible	Hembras	17 (17-18)	1.11	0.26 NS
		Machos	16 (15-19)		
Resistente	Resistente	Hembras	16 (15-17)	-0.06	0.95 NS
		Machos	16 (15-18)		

[1] Coeficientes y probabilidades obtenidos por medio de la prueba de supervivencia media de Cox-Mantel. NS = No significativo, * significativo al 5%, ** significativo al 1%.

6.2.1.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x)

En la Figura 13 se encuentran registradas las curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) para cada uno los tratamientos evaluados.

La supervivencia de las hembras es semejante en todas las curvas (l_x), donde se observa que la mitad de la población se encuentra viva entre los días 15 y 16. Además, en los cuatro tratamientos las curvas se extienden hasta el día 24 demostrando que la antibiosis del genotipo resistente no ocasiona efectos subletales sobre la supervivencia media de las hembras, sin importar el genotipo en el que fueron trasladadas a ovipositar.

En cuanto a la fecundidad (m_x), las hembras del tratamiento testigo presentaron una curva de postura que alcanzó un valor máximo de cerca de 4 huevos por hembra en el día 4, contrario a lo observado en las hembras provenientes del genotipo resistente donde este parámetro se ve afectado, observándose una disminución de la cantidad de huevos

puestos en promedio por las hembra. Lo anterior ocurre como resultado de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis ejercida sobre los estados inmaduros, la cual ocasiona una disminución significativa de la fecundidad media de las hembras.

Además, cuando las hembras provenientes de larvas criadas en el genotipo susceptible fueron trasladadas a ovipositar en el material resistente, presentaron una disminución sustancial de la postura, reflejada en una curva (m_x) que alcanzó un pico máximo similar a los tratamientos resultantes de la cría en el material resistente. Este resultado puede ser consecuencia de un fuerte efecto antixenótico producido por el sustrato de oviposición sobre la tasa de postura.

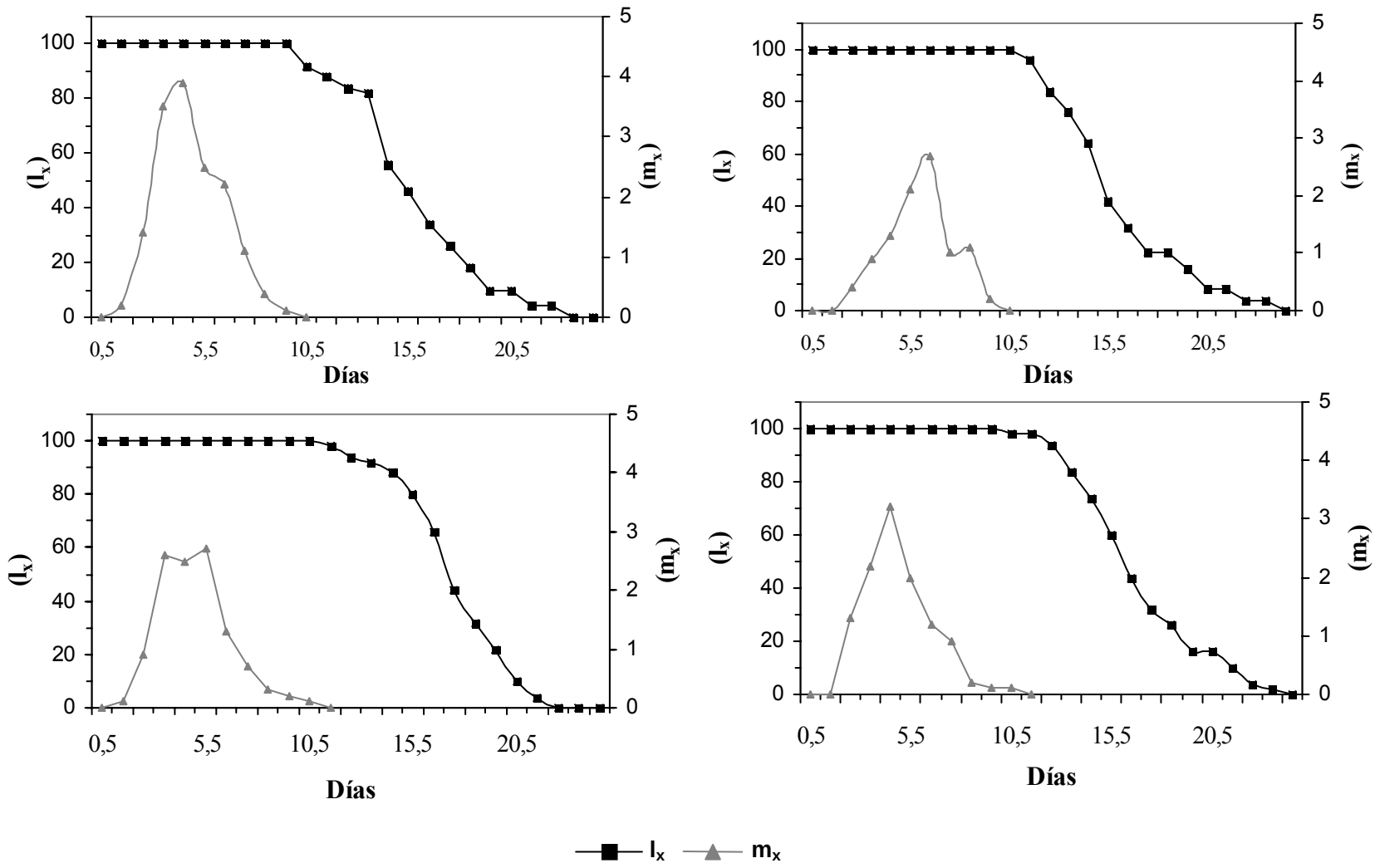


Figura 13. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. lunatus* evaluados G 25410 (**S**) y G 25042 (**R**).La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion deinmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad.

6.2.1.4 Efectos subletales en la biología reproductiva de adultos de *A. obtectus* sobre genotipos de *P. lunatus.*

La evaluación de los efectos subletales ocasionados por G 25042 sobre los adultos sobrevivientes al efecto antibiótico producido por este genotipo, se realizó mediante la construcción de tablas de fecundidad. Se asumió un porcentaje de supervivencia de inmaduros del 100% y la edad del insecto adulto a partir de x = 0 + 0.5 (factor de corrección), al igual que en *Z. subfasciatus.*

Los valores obtenidos en los diferentes parámetros demográficos evaluados para las tablas de fecundidad se muestran en el Cuadro 14. El tiempo medio generacional (T) y el tiempo de doblaje (Dt) no son considerados en este caso debido a que se debe considerar la edad total de la hembra desde el estado de huevo para la evaluación de estos dos parámetros.

Cuadro 14. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A. obtectus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. lunatus* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, **S** (G 25410) y **R** (G 25042).

Tratamiento	R_o	r_m	λ
S-S	15.3 ± 0.6 a	0.671 ± 0.016 a	1.957 ± 0.033 a
S-R	9.7 ± 0.5 c	0.456 ± 0.019 c	1.578 ± 0.030 c
R-S	11.3 ± 0.6 b	0.588 ± 0.019 b	1.799 ± 0.035 b
R-R	11.2 ± 0.4 b	0.599 ± 0.015 b	1.819 ± 0.028 b

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple.

Tasa reproductiva neta (R_o)

La tasa neta reproductiva obtenida a partir de larvas criadas en G 25042 presentó diferencias significativas ($P < 0.05$) con respecto a la obtenida a partir de la cría de larvas y posterior oviposición en G 25410 (Cuadro 14). Además, las hembras provenientes de larvas alimentadas en el genotipo resistente no presentaron ningún efecto sobre este parámetro cuando fueron trasladadas a los diferentes sustratos de oviposición. Por tanto, en ambos casos las hembras producen una tasa de reemplazo promedio de 11 hijas en la siguiente generación.

Sin embargo, las hembras criadas en el genotipo susceptible y posteriormente trasladadas a ovipositar en el genotipo resistente, presentaron valores bajos en la tasa reproductiva neta, incluso por debajo del valor obtenido en hembras criadas en el genotipo resistente durante su desarrollo larval. Este resultado puede ser consecuencia de un efecto antixenótico ejercido por el genotipo resistente sobre la oviposición de las hembras.

Por su parte, el efecto que tuvo el material resistente sobre los adultos que lograron sobrevivir a la antibiosis se considera como un efecto subletal, debido a la disminución significativa del promedio de descendientes hembras con respecto a los resultados obtenidos en el tratamiento testigo, donde las hembras completaron todo su ciclo de vida en el genotipo susceptible, produciendo en promedio 15 hijas por hebra. Este efecto trae como consecuencia la disminución del crecimiento de la población criada en el material resistente, la cual se refleja en una menor cantidad de hembras que potencialmente podrán contribuir al incremento demográfico en la siguiente generación.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

En la tasa intrínseca de crecimiento se observa claramente los efectos subletales ejercidos por el genotipo resistente, debido a que el crecimiento de la población es menor al del tratamiento testigo (Cuadro 14). Además, no se observan diferencias significativas

cuando las hembras criadas en el genotipo resistente son trasladadas a ovipositar a cualquiera de los dos sustratos.

Sin embargo se observó una diferencia estadística marcada entre el tratamiento S-S Vs S-R, debido a que en este último se obtuvo una tasa de crecimiento poblacional inferior a la obtenida en los tratamientos que involucraron el genotipo resistente en la cría de los estados inmaduros. Este valor considerablemente bajo puede deberse a un efecto antixenótico producido por el genotipo resistente sobre la oviposición de la población, lo cual también fue evidente cuando se analizó el resultado obtenido en la tasa reproductiva neta (R_o).

Tasa finita de crecimiento (λ)

Como se ve en el cuadro 14 la tasa finita de crecimiento (λ) tuvo un comportamiento muy similar al parámetro anterior. Mientras las hembras resultantes de la cría del insecto en el material susceptible presentaron un crecimiento semanal del 57.8% cuando fueron trasladadas a ovipositar en el material resistente, las hembras provenientes de la cría en el material resistente alcanzaron un crecimiento de 80-82% sin importar el genotipo utilizado como sustrato de oviposición.

Como consecuencia del resultado obtenido en esta ocasión con el porcentaje de emergencia de adultos en el genotipo G 25042 (32%), los parámetros demográficos analizados, presentan resultados que posiblemente no reflejen el comportamiento real del material G 25042 y además no permiten visualizar con claridad los efectos subletales .

6.2.2 Tablas de vida completas para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. lunatus*

En la Figura 14, se observan los porcentajes reales de supervivencia de inmaduros en cada uno de los genotipos evaluados. Este valor se redujo cerca del 50% cuando la cría de estados inmaduros fue realizada en el genotipo resistente, con respecto al valor registrado para la alimentación en el genotipo susceptible.

Estos resultados se deben a los efectos subletales ocasionados por la antibiosis ejercida sobre los primeros estados de desarrollo del insecto. Debido a esto, el número de insectos que alcanzan el estado reproductivo es considerablemente menor, y por tanto el potencial de crecimiento de la población se ve reducido.

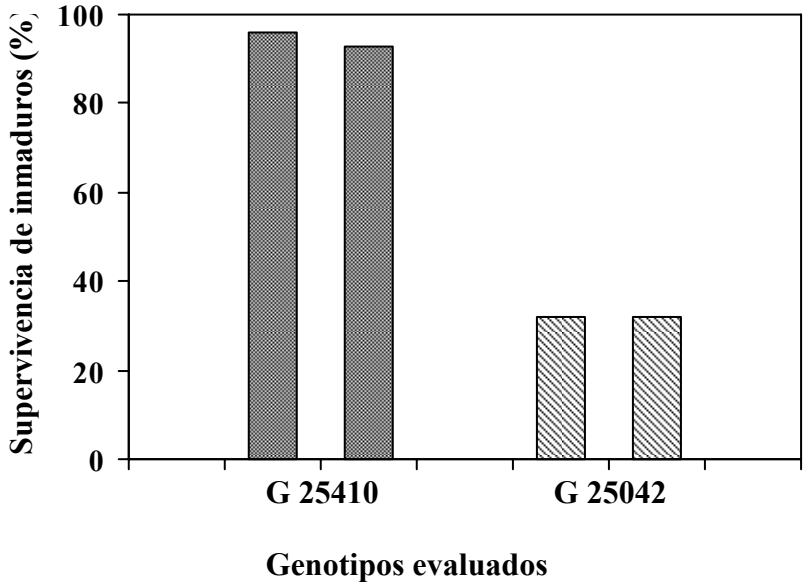


Figura 14. Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* criados en los genotipos de *P. lunatus* evaluados: G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente).

6.2.2.1 Emergencia de adultos

En las curvas registradas la cría de larvas en el genotipo susceptible (tratamientos S-S y S-R) se puede diferenciar durante los primeros días que las hembras emergieron en mayor proporción con respecto a los machos, como se observa en la Figura 15. Posteriormente, la emergencia disminuye de manera paulatina hasta finalizar después de transcurrido un poco más de un mes.

Por el contrario, la emergencia registrada a partir de la cría realizada en el genotipo resistente (tratamientos R-S y R-R) fue mucho mas lenta y se observan una serie de picos que se prolongan a lo largo de un poco mas de dos meses.

Además, los picos máximos de emergencia registrados para ambos sexos son menores y más tardíos en el genotipo resistente con respecto a los observados en las graficas correspondientes a la cría de inmaduros en el genotipo susceptible. De esta manera, mientras que en G 25410 el pico que representa el 14 y 15 % del total de los adultos emergidos ocurre en el día seis después de iniciada la emergencia, en el caso de G 25042 el porcentaje máximo alcanza el 10-11 % hacia el día 24, como consecuencia de la prolongación del tiempo de desarrollo larval debida a la antibiosis ejercida por el genotipo resistente.

De esta manera queda establecido que el efecto antibiótico al que se encuentran expuestas las larvas desde sus primeros estados de vida trae como consecuencia una prolongación significativa del tiempo requerido para completar su desarrollo. Esto retrasa el inicio del ciclo reproductivo del insecto y por tanto altera el crecimiento demográfico de la población.

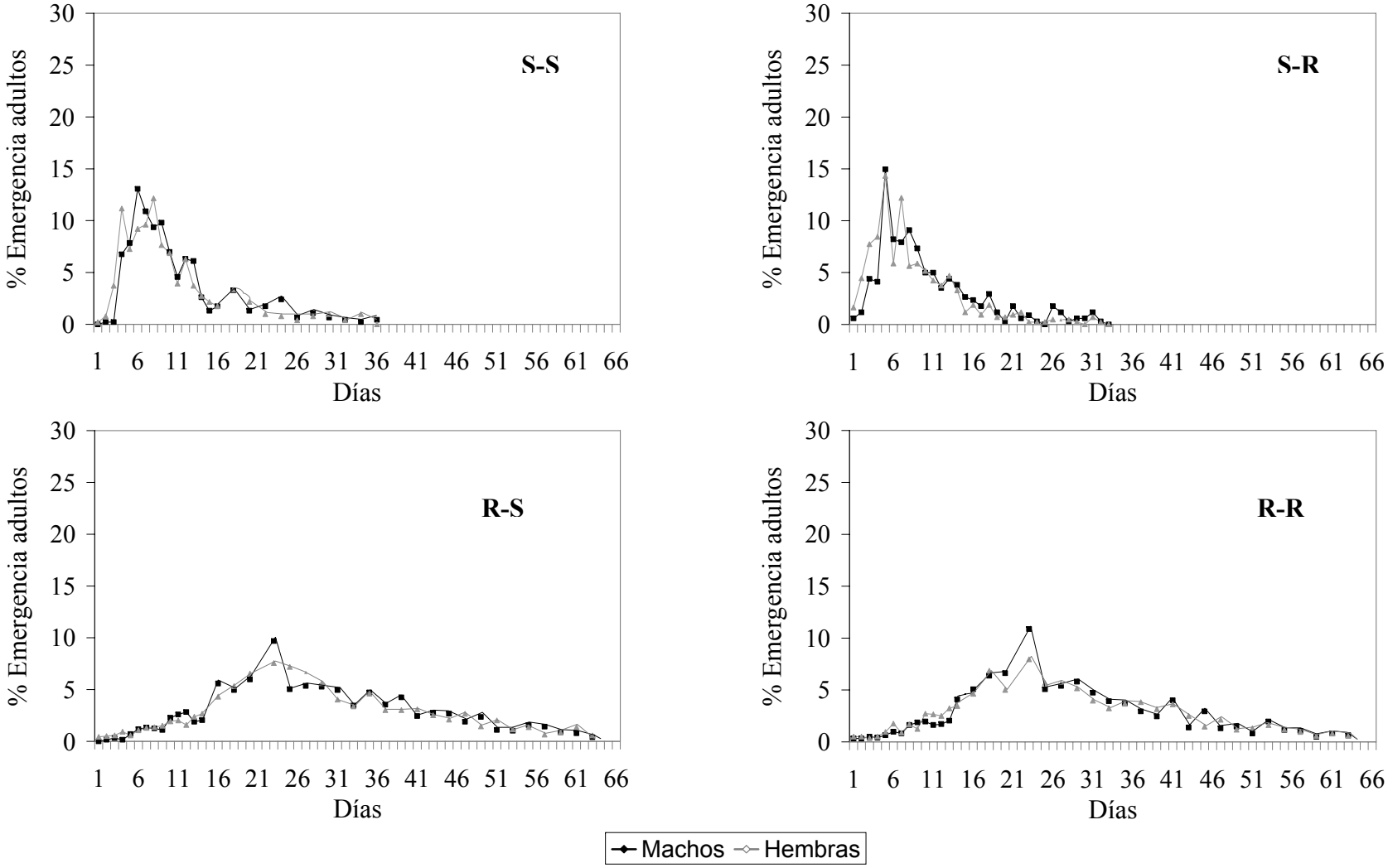


Figura 15. Emergencia de adultos de *A. obtectus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. lunatus* evaluados: G 25410 susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y G 25042 resistente (Tratamientos R-S y R-R).

6.2.2.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros

En la Figura 16 se encuentran representadas las curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x), cuyos valores fueron utilizados para la determinación del impacto total de la antibiosis del genotipo resistente de *P. lunatus* sobre la biología de esta especie.

Los insectos provenientes del genotipo susceptible presentaron un porcentaje de supervivencia de inmaduros superior al 93%, en comparación con el genotipo resistente donde solamente el 32% de la población alcanzó un desarrollo completo. Esta diferencia afectó de manera significativa todos los parámetros demográficos.

Además, las hembras provenientes de la cría efectuada en el genotipo resistente presentaron una emergencia tardía que se inicio hacia el día 53, por lo cual iniciaron su proceso reproductivo tardío, si se comparan con las hembras resultantes de larvas alimentadas en el material susceptible. Estas últimas iniciaron su emergencia entre los días 44 y 46, permitiendo completar su proceso reproductivo de manera más temprana.

Los valores de (m_x) para las tablas completas son los mismos obtenidos en las tablas de vida de fecundidad.

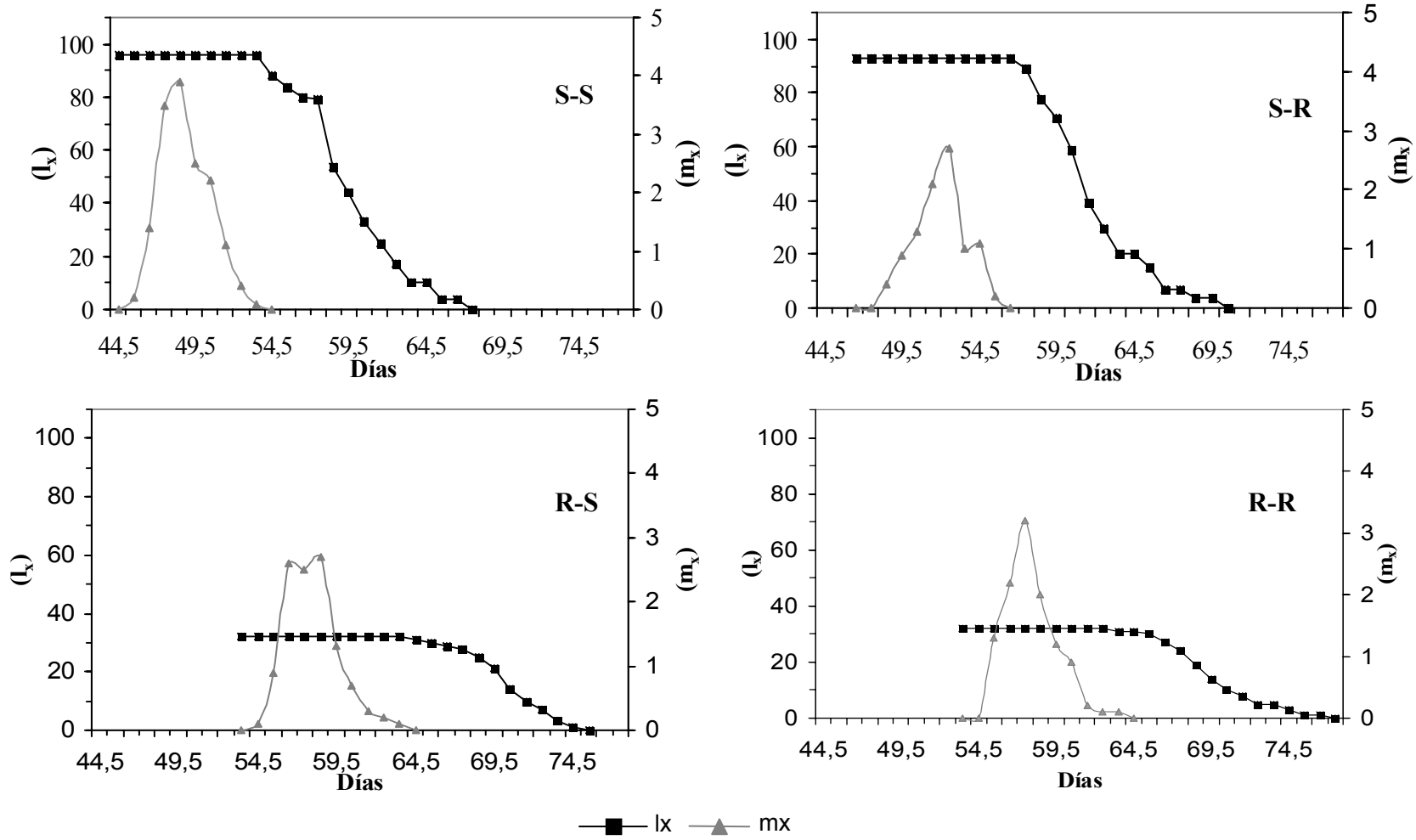


Figura 16. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. lunatus* evaluados G 25410 (susceptible) y G 25042 (resistente). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion deinmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas.

6.2.2.3 Efectos totales sobre la biología de *A. obtectus* en los genotipos de *P. lunatus*

Las tablas de vida completas midieron el impacto total que provoca la antibiosis a la que se encuentran sometidos los estados inmaduros sobre la biología de *A. obtectus*, como se observa en el Cuadro 15**,** en el caso de tablas de vida completas se registraron todos los parámetros demográficos, incluidos el tiempo medio generacional (T) y el tiempo de doblaje de la población (Dt)

Tasa reproductiva neta (R_o)

Este parámetro depende de la cantidad de hijas esperadas (m_x) y del porcentaje de supervivencia de inmaduros (l_x). En el Cuadro 15 se observa que el genotipo resistente afectó la tasa reproductiva neta, como consecuencia de la alta antibiosis en los estados inmaduros.

Las hembras sometidas al tratamiento testigo S-S obtuvieron una tasa promedio de reemplazo de cerca de 15 hijas por hembra. De manera contrastante, las hembras provenientes de G 25410 tuvieron una drástica disminución en este parámetro cuando ovipositaron en G 25042, como consecuencia de un posible efecto atixenótico.

Por otro lado, las pocas hembras que lograron sobrevivir a la antibiosis alcanzaron a poner un número reducido de huevos que no lograrán hacer un reemplazo significativo de hembras en la siguiente generación. Esto quiere decir que el genotipo resistente provocó un efecto adverso desde los primeros instares larvales y por ende, los adultos manifestaron efectos subletales sobre su biología reproductiva. Como consecuencia de esto la tasa de reemplazo alcanza un valor promedio de solo cuatro hijas esperadas por hembra en la siguiente generación.

Cuadro 15. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A. obtectus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. lunatus* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, (**S**) G 25410 y (**R**)G 25042.

Tratamiento	Ro	T	rm	λ	Dt
S-S	14.7 ± 0.6 a	41.0 ± 0.1 c	0.065 ± 0.001 a	1.068 ± 0.001 a	10.6 ± 0.2 c
S-R	9.0 ± 0.5 b	43.3 ± 0.1 b	0.051 ± 0.001 b	1.052 ± 0.001 b	13.6 ± 0.3 b
R-S	3.6 ± 0.2 c	51.4 ± 0.3 a	0.025 ± 0.001 c	1.025 ± 0.001 c	27.7 ± 1.2 a
R-R	3.6 ± 0.1 c	50.9 ± 0.3 a	0.025 ± 0.001 c	1.025 ± 0.001 c	27.6 ± 0.9 a

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple

Tiempo medio generacional (T)

En el Cuadro 15 se observan los valores registrados para el tiempo medio generacional de las hembras provenientes del genotipo susceptible, comparados con los valores obtenidos en las hembras resultantes de la cría de larvas en el genotipo resistente.

Las hembras provenientes de G 25410 presentaron un tiempo medio generacional significativamente menor (41-43 días), con respecto a las hembras provenientes de G 25042 (51 días). Este resultado es consecuencia de la antibiosis provocada por este genotipo en los estados inmaduros del insecto, la cual produce la prolongación del tiempo requerido para el desarrollo de las larvas, razón por la cual la emergencia tardó más tiempo, prolongándose aproximadamente 10 días.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

En el Cuadro 15 se encuentran representados los valores obtenidos para la tasa intrínseca de crecimiento en cada uno de los tratamientos.

Las hembras provenientes del genotipo susceptible presentaron valores más altos en la tasa intrínseca de crecimiento, comparado con las provenientes de G 25042. Esto se debe a que en el primer caso, la tasa promedio de reemplazo de hembras (Ro) fue alta y por ende la capacidad innata de crecimiento fue mayor, lo cual quiere decir que hubo una mayor cantidad de hembras que pudieron reproducirse en un tiempo generacional (T) relativamente corto.

Por otro lado, es importante destacar que las hembras provenientes de la cría en el material susceptible presentaron diferencias significativas con respecto a la capacidad de incremento poblacional cuando fueron trasladadas a ovipositar en los dos genotipos contrastantes. La disminución de este parámetro cuando las hembras ovipositaron en el genotipo resistente puede deberse a la existencia del efecto antixenótico anteriormente mencionado, el cual afecta la oviposición regular de las hembras.

Tasa finita de crecimiento (λ)

Como se puede observar en el Cuadro 15, este parámetro demográfico tuvo un comportamiento similar al anterior en los diferentes tratamientos.

Aunque en los tratamientos resultantes de la cría de los estados inmaduros en el genotipo resistente se observó una disminución significativa de este parámetro, la población continua creciendo, solo que a una tasa inferior a la observada en el tratamiento testigo. Por tanto, la población pasa de tener un crecimiento semanal del 68% en el genotipo susceptible a crecer a razón del 25% como consecuencia de la cría en el genotipo resistente. Esta reducción de más del 50% del crecimiento poblacional semanal se ve reflejada en un incremento lento de la población a lo largo del tiempo, como consecuencia de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis de G 25042.

Tiempo de doblaje (Dt)

El tiempo medio de doblaje de la población se incrementó sustancialmente cuando la cría se realizó en el genotipo resistente (Cuadro 15). Mientras que la población duplica su tamaño en 11 días cuando el insecto completa su ciclo de vida en el material susceptible, la población tarda 28 días en el caso contrario.

Estos resultados se deben a la disminución observada la tasa intrínseca de crecimiento, sumada a la prolongación de tiempo medio generacional, razón por la cual se ve afectado la dinámica poblacional del insecto producto de la antibiosis del genotipo G25042.

6.2.3 Tablas de fecundidad para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. acutifolius*

La Figura 17 muestra el porcentaje de supervivencia media de inmaduros de *A. obtectus* en los dos genotipos utilizados para la cría. La supervivencia de inmaduros se redujo

significativamente en el genotipo resistente G 40199 en comparación con el testigo susceptible G40168.

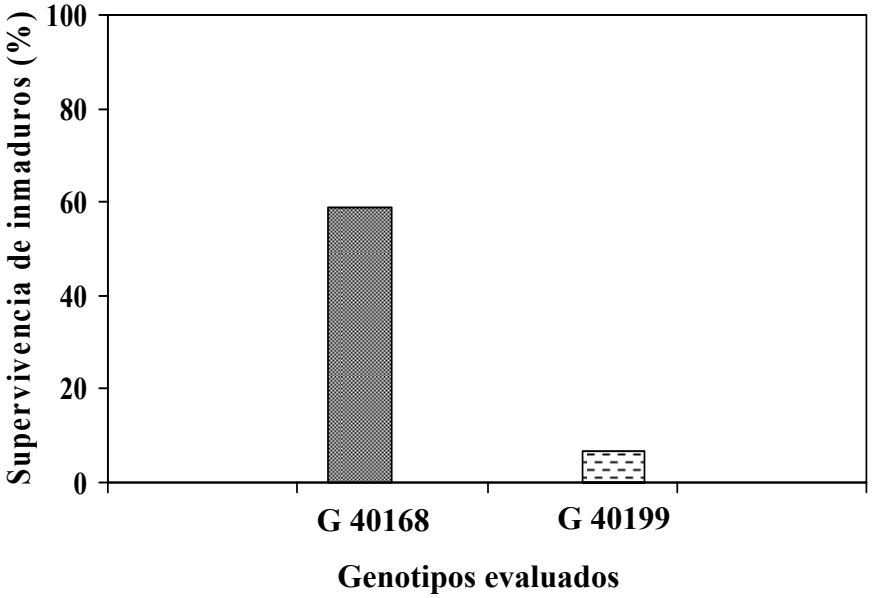


Figura 17. Porcentaje promedio de supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* en los genotipos evaluados de *P. acutifolius*: G40168 (susceptible) y G40199 (resistente).

Mientras que la población criada en el genotipo susceptible tiene una supervivencia promedio de cerca del 60%, la cría del insecto en el material resistente da como resultado una supervivencia de inmaduros inferior al 7%. Lo anterior es consecuencia de los efectos subletales ocasionados por la antibiosis del genotipo resistente desde los primeros estados de desarrollo. Como consecuencia de esto, la densidad poblacional que alcanza el estado adulto es considerablemente baja, y por tanto, el daño ocasionado en la semilla como consecuencia de la oviposición será mucho menor.

6.2.3.1 Anovas

Se construyeron las tablas de vida producto de la combinación de los dos genotipos de *P. acutifolius*, generando cuatro combinaciones (ver Materiales y Métodos) con el fin de determinar los efectos subletales ocasionados sobre la biología reproductiva del insecto.

De cada una de las crías se estudiaron las variables más relevantes, y se obtuvieron los resultados presentados en el Cuadro 16.

Cuadro 16. Variables medidas a partir para las crías de *A. obtectus* sobre los genotipos evaluados de *P.acutifolius* G40199 (resistente) y G40168 (susceptible).

Larvas criadas sobre	Peso de machos (g x 10^{-3})	Peso de hembras (g x 10^{-3})	Porcentaje de huevos fértiles	Porcentaje de hembras	Días a emergencia de adultos
Susceptible	0.88 **a**	1.1 **a**	85.1 **b**	47.2 **a**	48.4 **b**
Resistente	0.60 **b**	0.6 **b**	93.1 **a**	54.3 **a**	74.2 **a**

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes (prueba de diferencia mínima significativa al 5 %)

Peso seco de hembras y machos

El peso seco de hembras y machos presentó una disminución significativa cuando fueron alimentados en el genotipo resistente durante su desarrollo larval, si se compara con los valores obtenidos para la cría en el genotipo susceptible (Cuadro 16). Lo anterior es consecuencia directa de la deficiente alimentación a la que estuvieron sometidos los insectos criados G 40168, debido al efecto antibiótico ocasionado por este genotipo desde los primeros instares.

Además el peso seco promedio de hembras y machos tuvo valores estadísticamente diferentes sin importar el sustrato donde fueron alimentados los estados inmaduros, esto corrobora el dimorfismo sexual reportado en la literatura (Vélez, 1997).

Porcentaje de fertilidad de huevos

Como se observa en el Cuadro 16, en este parámetro se encontraron diferencias significativas entre el genotipo susceptible y el resistente, pero biológicamente siguen siendo dos valores altos que no alteran demasiado el comportamiento reproductivo de la

especie, la diferencia puede deberse mas a la sensibilidad de la prueba estadística que a un efecto adverso provocado por el sustrato de oviposición. El porcentaje de fertilidad de los huevos puestos por las hembras criadas en el material susceptible fue menor al encontrado para las hembras resultantes de la cría de larvas en el material resistente, contrario a lo esperado.

Porcentaje de hembras

Este parámetro no presentó alteraciones significativas como resultado del efecto antibiótico de G 40199, conservando así la proporción de sexos observada (1:1) en la variedad susceptible (Cuadro 16). Por tanto, el genotipo resistente no ocasiona efecto alguno sobre la proporción de machos y hembras que alcanzan el estado adulto.

Duración del estado larval

El tiempo medio requerido para el desarrollo de las larvas se prolongó significativamente cuando fueron alimentadas en el genotipo resistente, como se observa en el Cuadro 16. Mientras que el desarrollo de los estados inmaduros se completa en aproximadamente 48 días en G 40168, este se prolonga hasta 74 días en G 40199. Lo anterior significa que el efecto antibiótico ocasionado por el material resistente desde los primeros instares altera el tiempo de desarrollo normal de las larvas a punto que tardan un promedio de 26 días más en alcanzar el estado adulto.

6.2.3.2 Tiempo medio de duración adultos.

El Cuadro 17 muestra que el tiempo medio de duración de hembras y machos no presentó diferencias en ninguno de los cuatro tratamientos, razón por la cual se puede afirmar que en este caso no existe ningún efecto subletal ocasionado por G 40199 sobre la supervivencia media de los machos y hembras del insecto. Por tanto, los adultos de ambos sexos viven en promedio el mismo número de días, sin importar el genotipo en el

que hayan sido criados durante sus estados inmaduros. Dicho promedio de supervivencia alcanza entre 12 y 14 días después de la emergencia de los adultos.

Cuadro 17. Tiempo medio de duración para hembras y machos de *A. obtectus* criados y trasladados a los genotipos de *P. acutifolius* G40168 (susceptible) y G40199 (resistente).

Inmaduro alimentándose sobre	Adulto ovipositando sobre	Sexo	Tiempo medio de duración (rango)	C[1]	P[1]
Susceptible	Susceptible	Hembras	12 (12-13)	-1.2	0.24 NS
		Machos	14 (13-15)		
Susceptible	Resistente	Hembras	13 (13-14)	-0.82	0.41 NS
		Machos	14 (13-15)		
Resistente	Susceptible	Hembras	12.5 (12-15)	0.72	0.47 NS
		Machos	13 (11-14)		
Resistente	Resistente	Hembras	13 (12-15)	0.02	0.98 NS
		Machos	14 (13-15)		

[1] Coeficientes y probabilidades obtenidos por medio de la prueba de supervivencia media de Cox-Mantel. NS = No significativo, * significativo al 5%, ** significativo al 1%.

6.2.3.3 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x)

En la Figura 18 aparecen los datos de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) en cada uno de los intervalos de edad de los tratamientos evaluados.

Las curvas de supervivencia media de hembras (l_x) tuvieron un comportamiento similar en los cuatro tratamientos, debido a que en todos se observa que los últimos individuos mueren entre los días 18 y 22 después de la emergencia de adultos.

Además, en todos los casos la mitad de la población permanece viva entre los días 12 y 13, lo cual demuestra que la antibiosis de G 40199 no ocasiona efectos subletales sobre la supervivencia media de las hembras que alcanzan el estado adulto, sin importar el sustrato utilizado para la oviposición. Este resultado confirma el obtenido anteriormente con respecto al tiempo medio de duración de los adultos

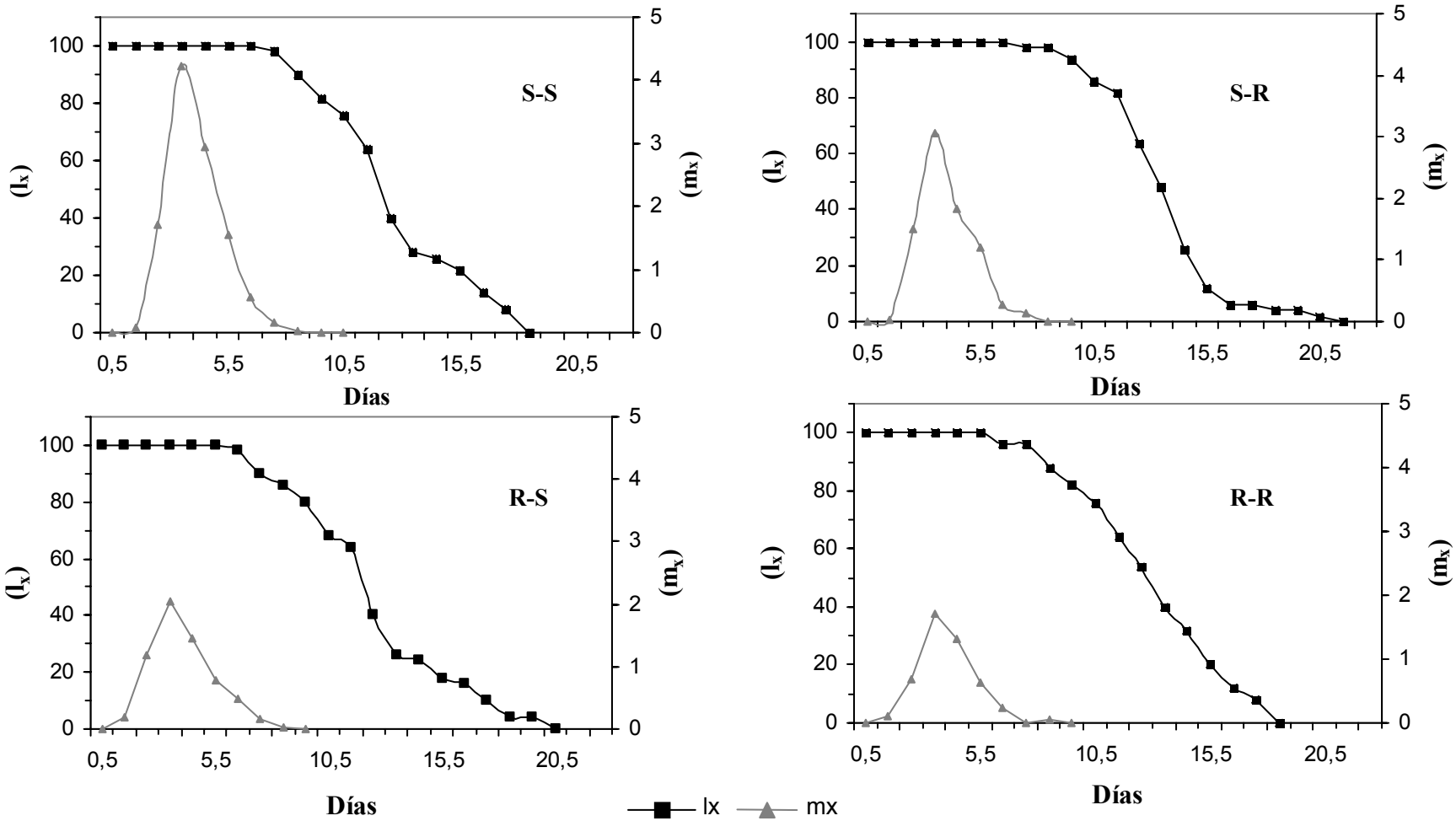


Figura 18. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados G40168 (S) y G40199 (R).La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion de inmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas de fecundidad

Con respecto a las curvas de fecundidad (m_x), las hembras que completaron todo su ciclo de vida en el material susceptible (tratamiento S-S) presentaron curvas de posturas que reflejan una alta fecundidad. Además, hubo un comportamiento sincrónico de la oviposición, debido a que se observa un solo pico de postura que alcanza un promedio de cuatro huevos por hembra tres días después de la emergencia de adultos.

Por otro lado, las hembras resultantes de la cría en el material susceptible, cuando fueron puestas a ovipositar en el genotipo resistente presentaron una curva con valores inferiores a los obtenidos en el tratamiento testigo. Como consecuencia de esto, la curva alcanzó un valor máximo de tres huevos por hembra que refleja posiblemente la presencia de un efecto antixenótico ocasionado por G 40199 sobre la oviposición de las hembras. Dicho efecto altera de manera significativa el promedio de postura alcanzado por la población de hembras a lo largo de la generación.

Las hembras provenientes de la cría efectuada en el genotipo resistente (tratamientos R-S y R-R), presentan una disminución evidente de la cantidad de posturas, lo cual puede catalogarse como un efecto subletal provocado por la alta antibiosis en los estados inmaduros. De esta manera se observa que el pico máximo de postura alcanza solamente el valor promedio de dos huevos por hembra, sin perder la sincronía de la oviposición.

En resumen, existen efectos subletales importantes ocasionados por G 40199 sobre la fecundidad media de las hembras que logran sobrevivir a la antibiosis y alcanzar su madurez reproductiva.

6.2.3.4 Efectos subletales sobre la biología reproductiva de adultos de *A. obtectus* sobre genotipos de *P. acutifolius*

La construcción de tablas de fecundidad permitió establecer la presencia de efectos subletales ocasionados por G 40199 sobre diferentes parámetros demográficos calculados a partir de los datos de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) analizados anteriormente.

Para esto, se asumió un porcentaje de supervivencia de inmaduros del 100% y la edad del insecto adulto a partir de X= 0 + 0.5 (factor de corrección).

En el Cuadro 18 se encuentran registrados los valores obtenidos para los diferentes parámetros demográficos evaluados. En este caso se utilizaron los mismos criterios de evaluación establecidos para esta misma especie frente a los dos genotipos de *P. lunatus*.

Cuadro 18. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A. obtectus* mediante tablas de fecundidad. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, **S** (G 40168) y **R** (G 40199).

Tratamiento	R_o	r_m	λ
S-S	11.3 ± 0.8 a	0.710 ± 0.024 a	2.033 ± 0.048 a
S-R	8.1 ± 0.6 b	0.624 ± 0.024 b	1.865 ± 0.044 b
R-S	6.3 ± 0.8 bc	0.543 ± 0.041 bc	1.720 ± 0.070 bc
R-R	4.7 ± 0.7 c	0.463 ± 0.044 c	1.587 ± 0.069 c

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple.

Tasa reproductiva neta (R_o)

Las hembras provenientes del genotipo G 40168 presentaron los valores más altos para este parámetro cuando fueron trasladadas a ovipositar en este mismo genotipo. En este caso, se produjo una tasa de reemplazo equivalente a 11 hijas esperadas por hembra en la siguiente generación (Cuadro 18). De manera contrastante, todos los tratamientos que

involucraron el genotipo G 40199 presentaron una disminución significativa de este parámetro.

En el caso de las hembras que pasaron a ovipositar en el genotipo resistente después de haber sido alimentadas en el susceptible, la tasa neta de reemplazo alcanzó un valor de ocho hijas esperadas por hembra, el cual se mantuvo cercano al obtenido en hembras criadas en el genotipo resistente y trasladadas a ovipositar en el material susceptible. En este ultimo caso, el promedio de hijas esperadas fue de seis. Por tanto, es evidente la presencia de un efecto antixenótico ejercido por G 40199 sobre la tasa de oviposición de las hembras, al igual que el efecto subletal ocasionado por este mismo genotipo sobre dicho parámetro.

Por otra parte, las hembras que completaron su ciclo de vida en el material resistente presentaron el valor mas bajo para la tasa reproductiva neta (R_o), el cual obtuvo un promedio de apenas cinco hijas esperadas por hembra. Esto es el resultado de la suma de los efectos subletales ocasionados a lo largo del desarrollo de las larvas y el efecto antixenótico ejercido sobre la oviposición de las hembras sobrevivientes. Por tanto, la población presenta un crecimiento demográfico mucho menor al observado en G 40168.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

Este parámetro demográfico se ve fuertemente afectado como consecuencia de la presencia del genotipo resistente en la cría de los estados inmaduros del insecto y como sustrato de oviposición de los adultos (cuadro 18). Mientras que en el tratamiento testigo la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) alcanza un valor bastante elevado (71%), en los tratamientos que implican la utilización de G 40199 en algún estado de desarrollo del insecto, disminuye de manera significativa oscilando entre 46 y 54%.

Para el tratamiento resultante de la cría del insecto en el material susceptible y posterior oviposición el genotipo resistente, el valor disminuye ya que la tasa promedio de

reemplazo de hembras (R_o) fue mas baja y por ende la capacidad innata de crecimiento fue menor.

Tasa finita de crecimiento (λ)

La tasa finita de crecimiento (λ) presenta un comportamiento similar al observado en parámetro anterior (Cuadro 18). En el tratamiento testigo, la población presenta una tasa de crecimiento considerablemente alta, que supera el 100%, lo cual refleja una alimentación óptima del insecto.

Sin embargo, este parámetro se ve afectado en todos los tratamientos que involucran el genotipo resistente debido al efecto adverso provocado por la antibiosis sobre los estados inmaduros del insecto y sobre la tasa de oviposición en adultos. Por un lado, el crecimiento alcanza una tasa del 87% cuando las larvas son alimentadas en el genotipo susceptible y los adultos pasan a ovipositar en el resistente. Sin embargo, cuando ocurre el caso contrario y las hembras criadas en el genotipo resistente son trasladadas al susceptible durante el estado adulto, el incremento promedio alcanza el 72%. Finalmente, cuando el insecto completa el ciclo de vida en el genotipo resistente, la tasa de crecimiento diario disminuye sustancialmente alcanzando apenas el 59%.

Por tanto, el genotipo G 40199 ocasiona efectos subletales sobre la tasa de crecimiento poblacional como consecuencia de la disminución de la supervivencia de individuos que alcanzan el estado adulto y la disminución de la fecundidad media de las hembras. Además, este genotipo ocasiona un efecto antixenótico sobre las hembras, el cual se ve reflejado en la no preferencia de este material como sustrato de oviposición. La suma de estos dos efectos ocasiona una disminución sustancial del crecimiento poblacional, la cual trae consecuencias positivas para el control de esta plaga.

6.2.4 Tablas de vida completas para *A. obtectus* sobre genotipos de *P. acutifolius*

En la Figura 19, se observan los porcentajes reales de supervivencia de inmaduros en cada uno de los genotipos evaluados.

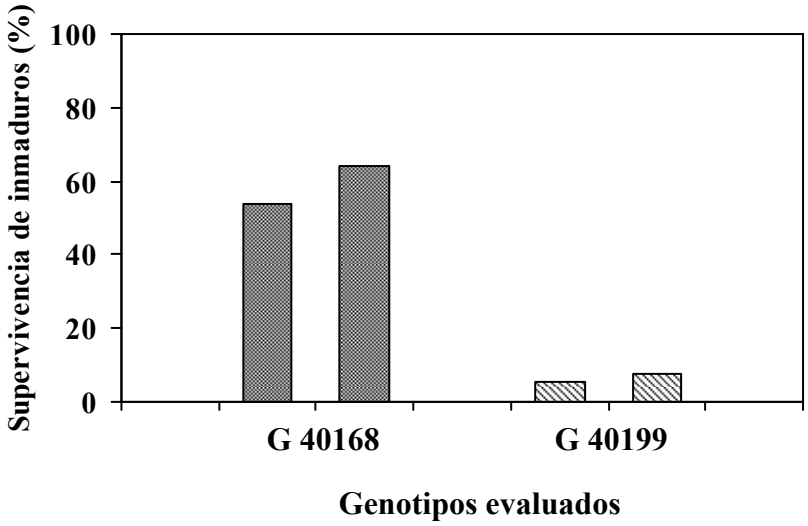


Figura 19. Porcentajes reales se supervivencia de inmaduros de *A. obtectus* criados en los genotipos de *P. acutifolius* G 40168 (susceptible) y G 40199 (resistente).

Como se puede ver en la Figura 18, la tasa de supervivencia de inmaduros disminuye sustancialmente cuando son criados en el genotipo resistente de *P. acutifolius*. Este resultado trajo consecuencias importantes sobre la dinámica poblacional del insecto, ya que son muy pocos los individuos que alcanzan la edad adulta y por tanto logran producir descendencia.

6.2.4.1 Emergencia de adultos

La emergencia de adultos registrada después de la alimentación de los estados inmaduros en G 40168 es considerablemente rápida si se compara con la obtenida a partir de la cría efectuada en el material resistente (Figura 20).

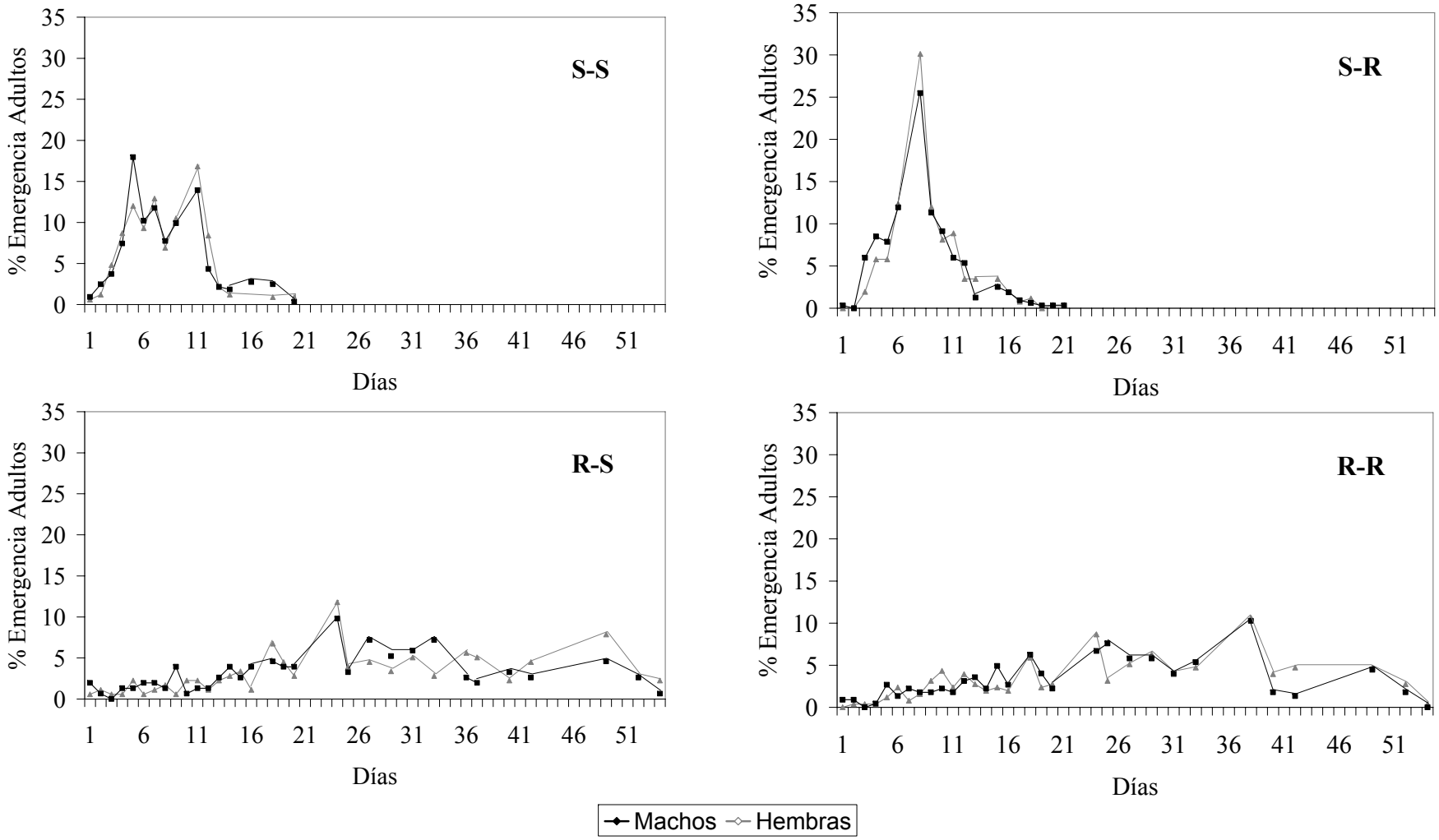


Figura 20 Emergencia de adultos de *A. obtectus* a partir de la cría de estados inmaduros en dos genotipos de *P. acutifolius* evaluados: G 40168 susceptible (Tratamientos S-S y S-R) y G 40199 resistente (Tratamientos R-S y R-R).

Mientras que la curva de emergencia obtenida para los tratamientos S-S y S-R se completó en un tiempo aproximado de 20 días, esta alcanza 55 días después de completarse el desarrollo de las larvas en el genotipo resistente (tratamientos R-S y R-R). Debido a esto, el ciclo de vida del insecto presenta un retraso sustancial como consecuencia de la antibiosis a que están expuestos los individuos desde los primeros estados de desarrollo.

Por otro lado, los picos de emergencia de machos y hembras registrados para la cría en el material susceptible alcanzan valores considerablemente altos, en especial en el tratamiento S-R, donde se observa que oscila entre el 25 y 30% del total de adultos emergidos hacia el día ocho. De manera contrastante, la emergencia registrada para los individuos que estuvieron expuestos a la antibiosis durante su desarrollo presenta picos mucho menores y más dispersos, que alcanzan un valor máximo de 11% entre los días 24 y 38 después de iniciado el proceso de emergencia.

6.2.4.2 Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas según los valores reales de supervivencia de inmaduros

La Figura 21 representa las curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) obtenidas en cada tratamiento, las cuales fueron utilizadas para el cálculo de los diferentes parámetros demográficos evaluados para las tablas de vida completas.

Las curvas de supervivencia (l_x) muestran que la mortalidad alta de los estados inmaduros en el genotipo resistente trajo como consecuencia la disminución sustancial de la población que alcanza el estado adulto. Mientras que los adultos resultantes de la cría de insectos en el material susceptible corresponden a un 59 % de la población inicial (tratamientos S-S y S-R) en el caso del material resistente, este alcanza solo un valor promedio inferior al 8% (tratamientos R-S y R-R). Como consecuencia de esto, las curvas observadas en la Figura 21 son considerablemente diferentes y el comportamiento poblacional se ve afectado de manera significativa, ocasionando efectos subletales sobre la dinámica poblacional de las hembras.

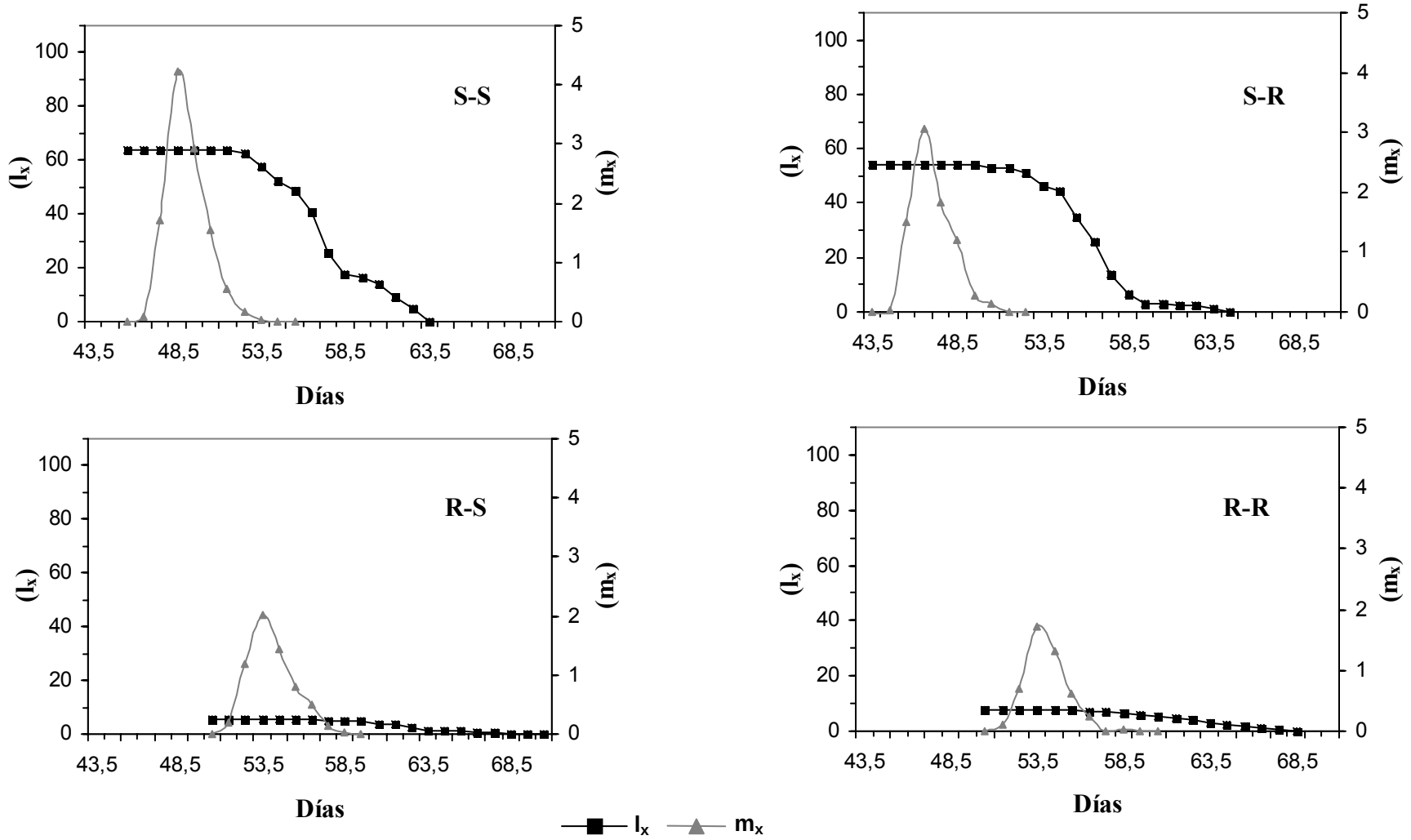


Figura 21. Curvas de supervivencia (l_x) e hijas esperadas (m_x) de *A. obtectus* en los genotipos de *P. acutifolius* evaluados G 40168 (S) y G 40199 (R). La primera sigla corresponde al sustrato de alimentacion deinmaduros y la segunda al sustrato de oviposicion de los adultos. Tablas completas.

Además del efecto observado sobre la supervivencia media de inmaduros, la antibiosis del genotipo resistente provoca también una prolongación significativa del tiempo de desarrollo larval, la cual ocasiona una emergencia tardía de adultos y por tanto, una prolongación considerable del ciclo de vida del insecto. Mientras que en los tratamientos que involucran el genotipo susceptible en la alimentación de las larvas se observa que el ciclo de vida del insecto se completa en aproximadamente 65 días, en los tratamientos resultantes de la cría efectuada en el genotipo resistente este se prolonga hasta alcanzar un número aproximado de 70 días. Esta prolongación significativa del tiempo de duración del ciclo de vida es consecuencia directa de la antibiosis resultante de la alimentación del insecto en G 40199 desde sus primeros estados de desarrollo.

Por otro lado, los valores de (m_x) para las tablas completas son los mismos que se obtuvieron en las tablas de fecundidad, la única diferencia que presentan en estas graficas es su ubicación en el eje del tiempo.

6.2.4.3 Efectos totales sobre la biología de *A. obtectus* en los genotipos de *P. acutifolius*

Mediante la construcción de tablas de vida completas se determinó el impacto total ocasionado por la antibiosis del genotipo resistente de *P. acutifolius* sobre la dinámica poblacional de *A. obtectus*.

Como se observa en el Cuadro 19**,** en el caso de tablas de vida completas se registraron todos los parámetros demográficos, incluidos el tiempo medio generacional (T) y el tiempo de doblaje de la población (Dt).

Cuadro 19. Valores obtenidos para los parámetros demográficos (media ± EEM) en hembras de *A.obtectus* mediante tablas de vida completas. La primera letra de cada tratamiento corresponde a la genotipo de de *P. acutifolius* utilizado para la cría de los estados inmaduros y la segunda, al sustrato utilizado posteriormente para la oviposición de la hembra, **S** (G 40168) y **R** (G 40199).

Tratamiento	Ro	T	rm	λ	Dt
S-S	7.23 ± 0.52 a	41.4 ± 0.1 c	0.048 ± 0.002 a	1.049 ± 0.002 a	14.5 ± 0.5 b
S-R	4.35 ± 0.31 b	40.6 ± 0.2 d	0.036 ± 0.002 b	1.037 ± 0.002 b	19.1 ± 0.9a
R-S	0.36 ± 0.05 c	80.3 ± 1.0 a	-0.013 ± 0.001 c	0.987 ± 0.002 c	-
R-R	0.35 ± 0.05 c	75.9 ± 0.8 b	-0.014 ± 0.002 c	0.986 ± 0.002 c	-

Los valores de cada columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes al 5 % para cada comparación múltiple

Tasa reproductiva neta (R_o)

Este parámetro demográfico presentó una disminución dramática en los tratamientos que involucran la cría de los estados inmaduros del insecto en el genotipo resistente. Como se observa en el Cuadro 19, cuando las hembras completan su ciclo de vida utilizando el genotipo G 40168 como sustrato de alimentación y de oviposición, la tasa de reemplazo alcanza un promedio de 7 hijas esperadas en la siguiente generación. Por otro lado, este valor disminuye a cuatro hijas esperadas en las hembras que fueron trasladadas a ovipositar en el genotipo resistente. En este caso se puede hablar de la presencia de un efecto antixenótico ocasionado por G40199 sobre la tasa de oviposición.

Sin embargo, la disminución más drástica de este parámetro se observa en hembras provenientes de la cría de inmaduros en el genotipo resistente. En ambos casos, tanto para la oviposición en el material susceptible como en el resistente, se observa una tasa promedio de reemplazo de menos de una hija esperada por hembra a lo largo de su ciclo de vida reproductivo. En otras palabras, las hembras sobrevivientes a la antibiosis del material resistente no logran producir una descendencia que permita mantener el nivel demográfico de la población.

Tiempo medio generacional (T)

Como se puede observar en el Cuadro 19, el tiempo medio generacional de la población (T) es significativamente diferente en los cuatro tratamientos evaluados.

Sin embargo, las diferencias más marcadas que se observan en este parámetro corresponden a los tratamientos resultantes de la cría de estados inmaduros en el genotipo resistente (tratamientos R-S y R-R). En estos casos, el tiempo medio requerido para la culminación del ciclo de vida del insecto alcanza un valor promedio que se mantiene entre 76 y 80 días. Este valor es el resultado de la prolongación significativa del tiempo de desarrollo de las larvas desde sus primeros instares como consecuencia del efecto

antibiótico de G 40199. Por tanto, la población tarda mucho más tiempo en crecer y producir individuos que los reemplacen en la siguiente generación. Este efecto es bastante desfavorable para el insecto debido a que producirá una menor cantidad de generaciones a lo largo del tiempo.

Con respecto a los tratamientos correspondientes a la cría en el material susceptible, el tiempo generacional alcanza un valor promedio de 41 días, independiente del genotipo utilizado para la oviposición. Sin embargo, las diferencias observadas en el Cuadro 19 entre las hembras criadas en el material susceptible y que ovipositaron en el G 40168 y G 40199 se deben a la alta sensibilidad del programa estadístico, más que a un efecto antixenótico provocado por el material resistente sobre este parámetro. Por tanto, el tiempo medio generacional se mantiene estable en ambos casos, sin importar el genotipo utilizado como sustrato de oviposición.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

Este parámetro demográfico presenta una alteración sustancial, debido a que obtiene valores negativos en los tratamientos resultantes de la cría del insecto en el genotipo resistente (Cuadro 19).

En el caso de las hembras resultantes de la cría de los estados inmaduros en el genotipo susceptible, el crecimiento poblacional se mantiene a pesar de que presenta una disminución considerable cuando las hembras que fueron trasladadas a ovipositar en el material resistente.

Sin embargo, la disminución mas marcada en este parámetro se observa en las hembras provenientes de la cría en G 40199, donde no se observa un crecimiento poblacional, independiente del material utilizado como sustrato de oviposición. En otras palabras, las hembras sobrevivientes a la antibiosis ejercida sobre los estados inmaduros son tan pocas que no alcanzan a poner un numero de huevos considerable que les permita mantener un crecimiento poblacional estable en la siguiente generación. Esto sumado a la

prolongación sustancial del tiempo medio generacional ocasiona que la población presente una caída en su crecimiento demográfico.

Tasa finita de crecimiento (λ)

Este parámetro demográfico permite visualizar el crecimiento de la población a lo largo de los diferentes intervalos de edad. En este caso, presenta un comportamiento similar al observado en el parámetro anteriormente mencionado.

Como puede observarse en el Cuadro 19, los tratamientos resultantes de la cría del insecto en el genotipo susceptible muestra un crecimiento poblacional evidente. Sin embargo, este crecimiento presenta diferencias sustanciales entre las hembras que iniciaron su oviposición en los dos genotipos evaluados. En el caso de las hembras que culminaron su ciclo de vida ovipositando en el material susceptible, la tasa de crecimiento semanal poblacional alcanzó el 49%. Por otro lado, las hembras que fueron trasladadas a ovipositar en el material resistente presentaron un crecimiento poblacional menor que alcanzó un valor promedio de 37%. Este resultado es consecuencia del efecto antixenótico ocasionado por G 40199 sobre la tasa de oviposición de las hembras. Dicho efecto, provocó una disminución sustancial del promedio de hijas esperadas por hembra y por tanto, de la tasa media de crecimiento poblacional.

Por otro lado, en los tratamientos resultantes de la cría de larvas en el material resistente, la tasa de crecimiento poblacional presentó valores por debajo de cero, lo cual refleja que la población no consigue incrementar su tamaño, independiente del sustrato de oviposición utilizado. En otras palabras, en estos casos no existe un crecimiento semanal poblacional, razón por la cual la población no consigue incrementar su número en la siguiente generación. Este resultado confirma los valores negativos obtenidos para la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) en estos tratamientos, los cuales son consecuencia directa de la antibiosis ejercida por G 40199 desde los primeros estados de desarrollo del insecto.

Tiempo de doblaje (Dt)

En el Cuadro 19 se encuentran registrados los resultados obtenidos para el tiempo medio de doblaje de la población en los diferentes tratamientos evaluados.

Como era de esperarse de acuerdo con los resultados obtenidos en los otros parámetros demográficos evaluados, el tiempo medio de doblaje de la población se incrementa sustancialmente cuando las hembras provenientes de la cría realizada en G 40168 son trasladadas a ovipositar en G 40199. Mientras que las hembras que completaron oviposición en el material susceptible presentaron un tiempo de doblaje promedio de 14 días, las hembras que fueron trasladas a ovipositar en el material resistente requirieron de un promedio de 19 días para obtener el doble de la población inicial. Esta prolongación significativa del tiempo de doblaje de la población se debe al efecto antixenótico ejercido por G 40199 sobre la tasa de oviposición de las hembras, el cual produjo efectos negativos sobre la tasa promedio de reemplazo y el tiempo medio generacional. Como consecuencia de esto, la población requiere de mucho más tiempo para doblar su tamaño y por tanto tarda más en alcanzar niveles demográficos considerables.

Por otro lado, no se presentan los valores obtenidos en los tratamientos resultantes de la cría del insecto en el genotipo resistente, debido a que se obtuvieron registros negativos que no tienen ningún significado desde el punto de vista biológico. Por tanto, en estos tratamientos no se presenta un tiempo medio de doblaje de la población debido a que no se registra un crecimiento demográfico que permita que la población consiga en algún momento incrementar su tamaño. Por tanto, el efecto antibiótico de G 40199 demasiado desfavorable, razón por la cual, las poblaciones de insectos resultantes de la cría de estados inmaduros en este genotipo tienen a disminuir.

7. CONCLUSIONES

Las hembras provenientes del genotipo resistente de *P. acutifolius* presentaron efectos subletales y totales marcados que afectaron el potencial reproductivo y biológico de *Z. subfasciatus.* Mientras que aquellas provenientes del genotipo resistente de *P. vulgaris* no presentaron efectos subletales tan marcados pero si hubo un fuerte impacto antibiótico en estados inmaduros, como era de esperarse en ninguno de los tratamientos donde estuvo involucrado el genotipo susceptible causó efectos adversos sobre la biología reproductiva de dichas hembras

Para las hembras de *A. obtectus* hubo un fuerte efecto antibiótico y subletal producido por el genotipo resistente de *P. acutifolius* que se vio reflejado en la disminución de crecimiento poblacional. Para aquellas que estuvieron sometidas al genotipo resistente de *P. lunatus* hubo un efecto subletal a pesar que el porcentaje de supervivencia de inmaduros fue mas alto de lo que se esperaba, sin embargo la antibiosis fue mayor sobre los inmaduros

Los resultados de este trabajo permiten visualizar que una de las mejores fuentes de resistencia para ambos insectos lo constituyen los genotipos provenientes de *P. acutifolius,* debido a que tuvo el mayor efecto sobre el potencial biótico de ambas especies, reflejado en la disminución de la población y por ende del impacto económico

Es de destacar que en todos los tratamientos de esta investigación siempre hubo una fuerte antibiosis sobre los estados inmaduros de ambas especies de brúchidos ocasionado por el genotipo resistente de cada una de las especies de *Phaseolus* al cual estuvieron sometidos

Además el efecto antibiótico producido por los genotipos resistentes en los estados inmaduros observado a lo largo de este trabajo sumado al efecto subletal en los adultos reducirá notablemente el crecimiento de la población de *Z. subfasciatus* y *A. obtectus,* convirtiéndose así en una de las mejores estrategias de manejo para dichas especies

La resistencia varietal constituye una de las mejores alternativas para el control de insectos de granos almacenados, debido al peligro que representa el uso de insecticidas en un producto que ya esta listo para el consumo humano.

Las tablas de vida son una herramienta muy útil para cuantificar el crecimiento poblacional de insectos plagas, en este caso particular sirvió para reflejar muy bien el efecto negativo que puede tener un genotipo con un nivel alto de antibiosis sobre los parámetro demográficos de estas especies de brúchidos

8. RECOMENDACIONES

Se hace necesario la implementación de un estudio con otros genotipos de *P. vulgaris* y *P. lunatus*, ya que los que se evaluaron en este caso no mostraron efectos muy claros sobre los adultos, a pesar de haber sido muy antibióticos sobre los estados inmaduros

Continuar concentrándose el esfuerzo en trabajos de mejoramiento genético con *P. acutifolius* para la resistencia a *Z. subfasciatus* y *A. obtectus*

Es necesario involucrar varias prácticas para un buen manejo de plagas y no centrarse en uno solo, en este caso no solo el uso de variedades resistentes debe ser la única solución ante un problema de granos almacenados, ante todo debe concertarse un mayor esfuerzo a prácticas de prevención

BIBLIOGRAFÍA

Alonso, A., D. Peña, and J. Romo. 2002. Una revisión de los métodos de remuestreo en series temporales. Estadística Española, 44(150):133-159

Analytical Software. 2000. Statistix 7 user's manual. Analytical software, Tallase, Florida (EEUU).

Andrewartha, H. G. and Birch, L. C. 1954. The Distribution and Abundante of Animals. The University of Chicago Press, Chicago. 782 p.

Birch, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population, J. Anim. Ecol., 17: 15-26.

Birch, L. C. 1953a. Experimental background to the study of the distribution and abundante of insect. I. The influence of temperatura, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles, Ecology, 34: 698-711.

Birch, L. C. 1953b. Experimental background to the study of the distribution and abundante of insect. II. The relation between innate capacity for increase in numbers and the abundante of three grain beetles in experimental populations, *ibid* 34: 712-726.

Bliss, F.A.; Brown, J.W. 1983. Breeding common bean for improved quantity and quality of seed protein. *In*: Janick, J. Plant Breeding Reviews. Avi publisher Co. Inc; Wesport. 1: 59-102.

Borror,D.J., CH.A. Triplehorn, and N. F. Jonson. 1992. An Introduction to the study of insect**.** Harcourt Brace College Publishers.. Sixt ed. Philadelphia, Pa. (USA). 875 p.

Brücher, H. 1988. The wild ancestor *Phaseolus vulgari*s in South America *In*: Gepts, P (eds). 1988. Genetics Resources of *Phaseolus* beans, Their Mantenance, Domestications, Evolution and Utilizations. Kluwer Academic Publisher. 185-214 p.

Cardona, C.; Posso, C.E. 1987. Bean varietal resistance to stored grain weevils: sources, mechanisms, and factors of resistance. In: Bean Newsletter. Vol 9 No. 2 pp 11

Cardona, C.; Posso, C.E.; Kornegay, J.; Valor, J.; Serrano, M. 1989. Antibiosis effects of wild dry bean accesions on the mexican bean weevil and the bean weevil (Coleoptera: Bruchidae). J. Econ. Entomol. 82: 310-315.

Cardona, C.; Kornegay, J.; Posso, C.; Morales, F.; Ramirez, H. 1990. Comparative value of four arcelin variants in the development of dry bean lines resistant to the Mexican bean weevil. Entomol. Exp. Appl. 56: 197-206.

Cardona, C. 1994. Insectos y otras plagas invertebradas en fríjol en América Latina. Insectos de grano almacenados. *In*: Pastor-Corrales, M y Schwartz, H.F (eds). 1994. Problemas de Producción del Fríjol en los Trópicos. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali- CO.734 p.

Cardona, C. 1997. Resistencia Varietal a Insectos. Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. Palmira, CO. 86 p.

Cardona, C. and J. Kornegay. 1989. Use of wild *Phaseolus vulgaris* to improve beans for resistance to bruchids. In: S. Beebe (Ed), Current Topics in Breeding of Common Beans, pp.90-98. Proc. of the Internacional Bean Breeding Workshop, 7-12 November, 1988. CIAT, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, Working Document No.47.

Cardona, C. and J. Kornegay. 1999. Bean germoplasm resources for insect resistance. *In*: Clement, S.; Quisenberry, S. (eds). 1999. Global Plant Genetic Resources for Insect-resistant Crops. CRC Press LLC. Florida, UE.

CIAT. 1987. Annual Report 1987. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 38: 120-130 p.

CIAT. 1988. Annual Report 1988. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 39: 131-152 p.

CIAT. 1989. Annual Report 1989. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document. No. 68: 107-126 p.

CIAT. 1991. Annual Report 1991. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 159: 121-138 p.

CIAT. 1994. Annual Report 1994. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 162: 50-52 p.

CIAT. 1995. Annual Report 1995. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 163: 26-27 p.

CIAT. 1996. Annual Report 1996. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 176: 5-7 p.

CIAT. 1997. Annual Report 1997. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 177: 40-43 p.

CIAT. 1998. Annual Report 1998. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 179: 44-45 p.

CIAT. 1999. Annual Report 1999. Bean Program. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Working Document No. 180: 42-44 p.

Costa Lima, A. da 1955. Familia Bruchidae. En: Insetos do Brasil. T. IX: Coleopteros (parte 3). Esc. Nal. Agron. pp. 242-247

Credland, P.F.; Dendy, J. 1992. Comparison of seed consumption and the practical use of insect weight in determining effect of host seed on the Mexican bean weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Boheman). J. Stored. Prod. Res. 28. (4): 225-234.

De la Cruz, R.A. 1988. Efecto de variedades de fríjol, *Phaseolus vulgaris* L., en la ecología de poblaciones de los brúchidos *Acanthoscelides obtectus* (Say) and *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae). Tesis. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Palmira. Colombia 82 p.

Decheco, A.; Moncada, B.; Ortiz, M. 1986. Desarrollo de *Zabrotes subfasciatus* sobre seis variedades de frijol en Lima. Rev. per. Ent. 29:77-79

Deevey, E.S. 1947 . Life tables for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol. 22: 283-314

Dendy, J.; Credland P.F. 1991. Development, fecundity and egg dispersion of *Zabrotes subfasciatus.* Entomol. Exp. Appl. 59: 9-17.

Diaz, O. A.; Vera, G.J; Domínguez, R.B. 1996. Life and fertility tables of *Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) for three consecutive generations in lines and cultivars of dry bean. In: Agrociencia 30(1): 103-109.

Dobie, P. , Dendy, J. , Sherman, C. , Padgham, J. , Wood, A. , Gatehouse, A. M. R. 1990. New sources of resistance to *Acanthoscelides obtectus* (Say) and *Zabrotes subfasciatus* Boheman (Coleoptera: Bruchidae) in mature seeds of five species of *Phaseolus*. Journal of Stored Products Research, Vol. 26, No. 4, pp. 177-186.

Dublín, L. I., and Lotka, A. J. 1925. On the true rate of increase as exemplified by the population of the United States, 1920, J. Am. Status. A., 20: 305-309

Evans, F. C., and Smith, F. E. 1952. The intrinsic rate of natural increase for the human louse *pediculus humanis* L., Am. Nat., 86: 299-310.

Fraussen, C.J.H. 1962. The bionomics and control of the bean beetle (*Acanthoscelides obtectus*) Res. en Rev. Appl. Entomol. 52:5

Frei, A., HaiNan Gu, J.M. Bueno, C. Cardona and S. Dorn. 2003. Antixenosis and antibiosis of common beans to *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). Journal of Economic Entomology 96 (5):1577-1584.

Gatehouse, A.M.R., P. Dobie, R.J. Hodges, J. Meik, A. Putszai and D. Boulter. 1987. Role of carbohydrates in insect resistance in *Phaseolus vulgaris* L. J. Insect Physiol. 33:843-850.

Gepts, P.; Debouck, D. 1991. Origin, domestication, and evolution of the common bean *Phaseolus vulgaris* L. *In*: Schoonhoven, A.; Voysest, O. 1991.Common bean research for crop improvement. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali- CO. 980 p.

González, V.; Roche, M. R.; Simanca, M. E.; Plascencia A. 1986. valoración de los daños causados por *Zabrotes subfasciatus* en granos de fríjol almacenados. Ciencias de la agricultura 27: 71-76.

Guevara, C.J. 1957. El desarrollo y uso de variedades de fríjol resistentes a ciertas plagas de las leguminosas. Chapingo. Nos. 62-66. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Edo. de Mexico. 61 p.

Harcourt D.G. 1969. The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Ann. Rev. Entomol. 14:175-196.

Harmsen, R.; Bliss, F.A.; Cardona, C.; Posso, C.E. and Osborn, T.C. 1987. Transfering genes for arcelin protein from wild to cultivate beans: implications for bruchid resistance. *In*: Bean Improvement Cooperative BIC. Annual report. 31: 54-55.

Hidalgo, R. 1984. Catalogo de Germoplasma de Fríjol Común *Phaseolus vulgaris* L. Unidad de Recursos Genéticos. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali – CO.450 p..

Hogue, C. L. 1993. Beetles. Seed beetles. Latin America insects and entomology. University of California Press. Los Angeles, UE.536p.

Horn, D .J. 1988. Ecological Approach to Pest Management. Neww Cork, pp 285.

Howe, R. W. 1953a. Studies on beetles of the family Ptinidae. VIII. The intrinsec rate of increase of some ptinid beetles, Ann. Appl. Biol., 40: 121-34.

Howe, R. W. 1953b. The rapid determination of the intrinsec rate of increase of an insect population, *ibid.*, pp. 134-51.

Howe, R.W. and J.E. Currie. 1964. Some laboratory observations on the rates of development, mortality and oviposition of several species of Bruchidae breeding in stored pulses. Bull. Entomol. Res. 55:437-477.

Ives W.G.H. 1964. Problems encountered in the development of life tables for insect. Proc. Entomol. Soc. Manitota 20: 34-44.

Kapila, R. 1988. Ecological status of the host range in *Zabrotes subfasciatus* (Boheman). Indian J. Ent. 50 (4): 503-512.

Kogan, M. 1986. Natural chemicals in plant resistance to insect. Iowa State. J. Res. 60: 501-527.

Kornegay, J, Cardona, C. 1991a. Breeding for insect resistance in Beans. Resistance to bruchid. *In*: Schoonhoven, A and Voysest, O (eds). 1991. Common Beans Research for Crop Improvement. CAB International and CIAT. Oxon, UK. 980 p.

Kornegay, J, Cardona, C. 1991b. Inheritance of resistance to *Acanthoscelides obtectus* in a wild common bean accession crossed to commercial bean cultivars. Euphytica, 52:103-111.

Leslie, P. H. and Park, T. 1949. The intrinsec rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst, Ecology, 30: 469-477.

Leslie, P. H. and Ranson, R. M. 1940. The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory, J. Anim. Ecol., 9: 27-52.

Lotka, A.J. 1925. Elements of physical biology. Baltimore: Williams & Wilkins. pp. 414.

Maia, A. de H. N.; Luiz, A. J. B. and Campanhola C. 2000. Statistical inference on associated fertility life parameters using Jackknife technique: computational aspects. In: Jour. Econ. Entomol. 93(2):511-518

Madrigal , A.; Morales, G. 1978. Gorgojos del frijol: Variedades susceptibles y distribución en Antioquia. Inedito. U.Nal., Fac. cienc. (Medellin), 34 pp.

Menéndez, A. E. 1977. El uso de variedades resistentes de frijol como una alternativa para evitar el daño causado por gorgojos en el frijol almacenado. En: Memorias del V Simposio Nacional de Parasitologia Agrícola. Mexico, D.F. del 29 de Nov. al 2 de Dic. pp: 25-29.

Osborn, T.C., D.C. Alexander, M.S. Sun, C. Cardona, and F.A. Bliss, 1988a. Insecticidal activity and lectin homology of arcelin seed protein, Science, 240:207-210.

Osborn, T.C.; Burow, M.; Bliss, F. 1988b. Purification and characterization of arcelin seed protein from common bean. Plant Physiol. 86: 399-405.

Pachico, D. 1994. Trends in world common bean productions. Páginas 1 – 8 *In*: SCHAWARTZ H.F. y Pastor – Corrales, M.A. Beans productions problems in the tropic 3nd edition. Ciat Cali – Colombia.

Padgham, J.; Pike, V.; Cardona, C. 1992. Resistance of a common bean *Phaseolus vulgaris* L.cultivar to post-harvest infestation by *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Col: Bruchidae). I Laboratory test. Tropical pest management. 38 (2) 167-172.

Painter, R. H. 1951. Insect Resistance in Crop Plants. University of Kansas Press., Lawrence. 540 p.

Pabon, R. I.A.; Aguirre, C.J.; Reyes, J.A. 1976. Resistencia de 17 variedades comerciales de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en almacenamiento al ataque del gorgojo pintado de los granos *Zabrotes subfasciatus* Boh. Acta Agronomica. Serie 2G: 39-47.

Posso, C.; Cardona, C.; Valor, J.; Morales, H. 1989. Caracterización de una nueva proteína como factor responsable de la resistencia de *Phaseolus vulgaris* L a *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera : Bruchidae). Rev. Col. Ento. Vol 15. No. 2. 3-9 p.

Price, P.W. 1984. Insect Ecology. 2nd ed. A Wiley Interscience Publication. John Wiley & Sons. U.S.A.. pp 45-46.

Richards O.W. 1961. The theoretical and practical study of natural insect populations. Ann. Rev. Entomol. 6: 147-162.

Romero-Andreas, J.; Yandell, B.; Bliss, F. 1986. Bean Arcelin Part 1. Inherintace of a novel seed protein of *Phaseolus vulgaris* L. and it effect on seed composition. Theor. Appl. Genet. 72: 123-128.

Rü, B. P. le and Mitsipa. 2000. Comparative life table Statistics of *Exochomus flavventris* reared on the cassava mealybug, *Phenacoccus manihot,* fed on tour oct plants. Insect Science and its Application 22(3):175-182.

Salas, L. y Rupel, R. F. 1959. Efectividad de insecticidas aplicados en polvo para controlar las principales plagas del frijol y del maiz almacenados en Colombia. Agricultura Tropical (Colombia), V. 15 No 2, p. 93-108.

SAS Institute. 1990a. SAS language: reference. Version 6. 3ra ed., SAS Institute, Cary. NC.

SAS Institute. 1990b. SAS/GRAPH Software: reference. Version 6. 1st ed., Vol. 1 SAS Institute, Cary. NC.

SAS Institute. 1990c. SAS/GRAPH Software: reference. Version 6. 1st ed., Vol. 2 SAS Institute, Cary. NC.

SAS Institute. 1990d. SAS User's guide to macro processing, Version 6. 2nd ed., Vol. 2 SAS Institute, Cary. NC.

SAS Institute. 1990e. SAS User's Procedures guide, Version 6. 4th ed., SAS Institute, Cary. NC.

SAS Institute. 1991. SAS/GRAPH Software: usage. Version 6. 1st ed., Vol. 1 SAS Institute, Cary. NC.

Schoonhoven, A. V. 1978. Use of vegetable Oliz to protect stored beans from bruchid attack. Journal of Economic Entomology (Estados Unidos) V. 71 No 2, 254-256.

Schoonhoven, A.; 1976. Pests of stored beans and their economic importance in Latin America. *In*: Proc. Symp. Trop. Stored Prod. Entomol .pp. 691 – 698. 15 th . Int. Congr. Entomol. 824 pp

Schoonhoven, A,; Cardona, C. 1980. Insects and other bean pest in Latin America. Storage insects. *In*: SCHWARTZ, F. and Gálvez, G. Bean production problems. 1980. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali- CO.424p.

Schoonhoven, A,; Cardona, C. 1982. Low levels of resistance to the Mexican bean weevil in dry beans. Jour. Econ. Entom. 75 (4): 567-569.

Schoonhoven, A. V. y Dam, W. V. 1982. Control of Zabrotes subfasciatus (Boh.) (Coleoptera: Bruchidae) with seed protectant fungicides. Journal of Stored Produts Research (Inglaterra) V. 18, p. 143-146

Schoonhoven, A.; Cardona C.; Valor, J.F. 1981. Niveles de resistencia al gorgojo pintado *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) en fríjoles cultivados y silvestres. Rev. Col. Entomol. 7(1 y 2): 41-45.

Schoonhoven, A.; Cardona C.; Valor J. 1983. Resistance to the bean weevil and the mexican bean weevil (Coleoptera: Bruchidae) in noncultivated common bean accesions. J. Econ. Entomol. 76: 1255-1259.

Schoonhoven, A; Cardona C; García J.E. 1988. Principales Insectos que Atacan el Grano de Fríjol Almacenado y su Control. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali, CO. 46 p.

Serrano, M.; Schoonhoven, A.; Valor, J.; Cardona, C. 1983. Fuentes de resistencia en materiales silvestres de fríjol al ataque del gorgojo común de fríjol *Acanthoscelides obtectus* (Say). Revista Colombiana de Entomología. Vol 9. No. 1,2,3 y 4 p. 13-18.

Shade R.E.; Prats R.C.; Pomeroy M.A. 1987. Development and mortality of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae), on mature seeds of tepary beans, *Phaseolus acutifolius,* and common beans, *Phaseolus vulgaris***.** Environ. Entomol, Vol. 16**,** No. 5**,** pp. 1067-1070.

Silveira Neto, S., O. Nakano, D. Barbin. 1976. Manual de ecologia dos insetos. São Paulo: Ceres, 419 p.

Smith, M.C. 1989. Plant Resistance to insect: A Fundamental Approach. John Wiley and Sons, New Cork. 286 p.

Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1995. Biometry. Third edition. New York: W.H. Freeman and Company. 887 p.

Southgate, B.J. 1979. Biology of the Bruchid. Annual Review Entomology. 24: 449 – 473.

Vélez, A. R.. 1997. Plagas Agrícolas de Impacto Económico en Colombia: Bionomía y Manejo Integrado. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín, CO.480 p.

Voysest, O. 1983.Variedades de Fríjol en América Latina y su Origen. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Cali – CO. 87p.