

Utilización de recursos y supervivencia larval del barrenador del brote, *Crocidosema aporema* (Lepidoptera: Tortricidae), en soja (*Glycine max*)

GERARDO G LILJESTHRÖM, GLORIA C ROJAS & PATRICIA C PEREYRA ✉

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), Calle 2 N° 584, 1900 La Plata, ARGENTINA

RESUMEN. *Crocidosema aporema* es la plaga más importante del cultivo de soja en Argentina. Sus larvas atacan brotes vegetativos y florales, encontrándose más de una larva por brote. Dado que el número de larvas puede afectar la cantidad de recursos disponibles, el objetivo del trabajo fue analizar el desempeño larval según la densidad de larvas por brote, la estrategia de desarrollo de una larva que llega a un brote ocupado y la estrategia de oviposición del adulto. Se analizó la densidad máxima y la disposición espacial de huevos y larvas, la cantidad de recursos necesarios para el desarrollo de una larva y el efecto de una densidad creciente de larvas por brote sobre la dispersión y la supervivencia. En estado fenológico V_3 , el 76.7% de las plantas contenía huevos y el 27% contenía larvas. En V_5 (2.5 huevos por planta y 5 brotes por planta) hubo hasta cinco huevos por lote y el 74.3% de las plantas contenía huevos, el 46% contenía larvas y, en todos los casos, la disposición espacial fue agregada. Los resultados sugieren que los adultos distribuyen los huevos evitando una alta densidad de larvas por brote. El consumo realizado durante los dos últimos estadios representó el 95.7% del consumo larval total. Se realizó un experimento a campo en el que se colonizaron plantas con una a cuatro larvas de primer estadio por brote (tratamientos T_1 , T_2 , T_3 y T_4 , respectivamente). La supervivencia larval mostró diferencias significativas entre T_1 y T_4 . La densidad inicial afectó la proporción de larvas que abandonaron el brote en cuarto estadio para trasladarse a otros brotes. La distancia máxima promedio recorrida aumentó con el número inicial de larvas por brote. A mayor densidad inicial de larvas por brote, mayor resultó el número de órganos de la planta afectados, pero al dividir el número promedio total de órganos afectados por el promedio de larvas sobrevivientes los valores no fueron diferentes del promedio. Una larva de primer estadio que coloniza un brote ocupado puede quedarse o buscar un nuevo brote. Si se queda, la supervivencia cambiará en función de las larvas presentes. Si busca uno nuevo, la supervivencia será menor; i.e., el producto de la supervivencia de T_1 y la probabilidad de colonizarlo. Estos valores serían aún menores en el campo, debido a la presencia de diversos predadores, por lo que sería ventajoso para una larva neonata quedarse en el mismo brote, aún si ya está ocupado.

ABSTRACT. *Resource utilization and larval survival of the bud borer, Crocidosema aporema (Lepidoptera: Tortricidae), in soybean (Glycine max):* *Crocidosema aporema* is the most important soybean pest in Argentina. Larvae feed on vegetative and floral buds, and since more than one larva is usually found in a bud, the number of larvae per bud can affect available resources. The objective of this work was to evaluate larval performance according to the larval density per bud, the development strategy of a larvae that arrives to an already occupied bud, and adult ovipositional strategy. We analyzed the maximum densities of eggs and larvae, their spatial distribution, the amount of resources needed for larvae development, and the effect of increasing larval density on dispersal and survivorship. Soybean during V_3 phenological stage showed 76.7% of the plants with eggs, and 27% with larvae. Soybean during V_5 stage (2.5 eggs per plant and 5 buds per plant) had 74.3% of the plants with eggs, and 46% of the plants with larvae. We found an aggregate spatial distribution in all cases. Results suggest that adults avoid high densities of eggs or larvae per bud during the oviposition. Consumption during the last two larval instars represents 95.7% of total larval consumption. We infested soybean plants with one to four first instar larvae per bud (T_1 , T_2 , T_3 , and T_4 treatments, respectively) in a field experiment. Larval survival showed significant differences between T_1 and T_4 . Initial density affected the proportion of larvae that left the bud in the fourth instar looking for other buds. Mean maximum distance run by larvae increased with the initial number of larvae per bud. The number of consumed organs per plant also increased with a higher number of larvae per bud; however, the ratio between mean total of consumed organs and mean surviving larvae was not significantly different from the mean. A first instar larva that colonizes an occupied bud can either remain or search for a new one. If it remains, survival will change with number of larvae; if it searches for another unoccupied bud, survival will be the product between survival of T_1 and the probability of colonize it, which means a lower value. These values would be even lower in the field, due to the occurrence of diverse predators, therefore being advantageous for a first instar larva to remain in the same bud, even if it is already occupied.

INTRODUCCIÓN

Un gran número de insectos herbívoros, entre ellos los barrenadores y los minadores, ataca las partes más vigorosas de las plantas, las de crecimiento rápido y con abundantes nutrientes (e.g., los brotes) (Price 1991). Por esta razón, las variaciones en la disponibilidad del recurso provisto por las plantas, en términos de cantidad, calidad o estado fenológico, afectarán de manera decisiva a las poblaciones de estos herbívoros. Además, el desempeño o "performance" larval de los insectos herbívoros está directamente relacionado con la disponibilidad de recursos y, a su vez, resulta una medida de la supervivencia del juvenil, de su crecimiento y de su posterior fecundidad (Thompson 1988). El establecimiento efectivo de una larva en un brote es también una medida del desempeño (Fondriest & Price 1996), ya que se trata de una fase crítica en el ciclo de vida del herbívoro (Price 1997).

El barrenador del brote, *Crociosema aporema* (Walsingham 1914), anteriormente incluido en el género *Epinotia* (Powell et al. 1995), es un tortricido neotropical que se alimenta preferentemente de los órganos en crecimiento y de los tejidos meristemáticos de numerosas especies de leguminosas. Es considerado actualmente la plaga principal del cultivo de soja, *Glycine max* Merrill, en la Argentina (Luna et al. 1996; Rojas 1998).

El adulto de *C. aporema* es un microlepidóptero de hábitos nocturnos que deposita los huevos en forma individual en los nudos, entrenudos, lámina foliar y pecíolos de la planta de soja (Correa Ferreira 1980; Pereyra et al. 1991), fundamentalmente durante el estado vegetativo y al comienzo del reproductivo (Rojas 1998). Las larvas recién emergidas miden aproximadamente 1 mm de longitud y deben desplazarse hasta el brote vegetativo o floral más cercano, ya que son éstos los sitios preferidos para la alimentación (Sánchez et al. 1991). Una vez alcanzado el brote, la larva une los folíolos o partes florales en desarrollo con hilos de seda, generando un "cartucho" donde vive protegida, y que va agrandando a medida que crece. La larva del quinto (último) estadio generalmente desciende al suelo para pupar (Rizzo 1972; Correa Ferreira 1980; Rojas 1998).

En estudios realizados a campo se encontró que la distribución de los huevos de *C. aporema* varía según el estado fenológico del cultivo de soja, pero que, en general, están concentrados en los nudos del estrato medio de la planta, donde hay mayor concentración de brotes (Pereyra et al. 1991). La aparente contradicción entre el lugar preferido de oviposición, el nudo, que es la parte menos pilosa de la planta, y el lugar de alimentación, el brote, que es muy piloso, sería producto del efecto negativo de la pilosidad de la planta sobre la hembra adulta (Khan et al. 1986; Sánchez et al. 1991; Greco et al. 1998). Por otra parte, experiencias en el laboratorio mostraron que el 40% de las larvas de primer estadio nacidas en nudos pudo instalarse en el brote más cercano, recorriendo en promedio más de 8 cm y llegando hasta un máximo de 18 cm (Sánchez et al. 1991).

Debido a que en los cultivos de soja suele encontrarse más de una larva de los primeros estadios en un mismo brote (Stante & Aragón 1988; Rojas 1998) y que el número de larvas (posiblemente determinado por el número de huevos puestos en las cercanías del mismo) podría afectar la cantidad de recursos disponibles para cada una, el objetivo de este trabajo fue investigar la densidad máxima y la distribución de huevos y larvas en el cultivo, la cantidad de recurso necesario para completar el desarrollo de una larva de *C. aporema*, y el efecto de una densidad creciente de larvas en la dispersión temprana y la supervivencia larval, a fin de definir el efecto de la densidad de larvas por brote sobre el desempeño larval, y sobre las estrategias de desarrollo de las larvas de primer estadio y las estrategias de oviposición del adulto.

MÉTODOS

Distribución de huevos y larvas en el cultivo

Se realizaron dos muestreos de plantas de soja (var. Hood) en una parcela de 300 m², en cuya cercanía no se encontraban otros lotes del cultivo. La parcela estaba situada en la Estación Experimental Agronómica "Julio Hirschhorn" (UNLP), en Los Hornos, provincia de Buenos Aires. Los muestreos coincidieron con los estados fenológicos V₅ (cinco nudos con hojas expandidas) y V₉-R₁ (nueve nudos con hojas expandidas y al menos una

flor abierta) (Fehr & Caviness 1977), en los cuales se tomaron, al azar, 30 y 35 plantas, respectivamente. Las mismas fueron llevadas al laboratorio y bajo una lupa binocular se determinó el número de huevos en cada planta, identificando la posición de cada uno, así como el número de larvas en cada brote.

Consideramos como pertenecientes a un mismo lote de huevos a todos aquellos que se encontraban a una distancia menor o igual a dos nudos de un brote y que darían origen a larvas colonizadoras del mismo brote. La distribución del número de huevos por lote, así como la distribución del número de larvas por brote, se determinaron mediante el índice

$$I_D = \frac{S^2(n-1)}{m},$$

donde n es el número de brotes revisados, m es el número promedio de huevos por lote o de larvas por brote y S^2 es la varianza respectiva. El índice se distribuye aproximadamente como una distribución X^2 con $n - 1$ grados de libertad, y valores de I_D menores, iguales o mayores a 1 sugieren una distribución uniforme, aleatoria o agregada, respectivamente (Southwood 1978).

Cantidad de recursos y desarrollo larval

El patrón de consumo larval diario se analizó en experimentos en el laboratorio, utilizando 25 larvas de *C. aporema* obtenidas de crías en el laboratorio, mantenidas individualmente en cápsulas de Petri y observadas diariamente hasta su transformación en pupas. Las larvas fueron alimentadas desde el tercer al quinto estadio con hojas tiernas de soja que se cambiaron diariamente, tomándose como indicador del consumo diario a la superficie foliar comida, que se estimó con un medidor de área foliar y se expresó en mm^2 . Las condiciones del experimento fueron: 27 ± 1 °C, $65 \pm 15\%$ (humedad relativa) y un fotoperíodo de 14-10 h (luz-oscuridad), y fue realizado en el bioterio del CEPAVE.

Efecto de la densidad sobre la dispersión y la supervivencia

Para evaluar este efecto se colonizaron artificialmente plantas de soja (var. Tijereta 2000) en estado fenológico V_9-R_1 (con un promedio de cinco brotes por planta) con larvas

de primer estadio, en el mes de diciembre. Se siguió el destino de las larvas hasta que completaron el desarrollo (quinto estadio). Las larvas fueron depositadas en el brote terminal según los siguientes tratamientos: 1) una larva por brote (T_1 ; $n = 11$ plantas o réplicas), 2) dos larvas por brote (T_2 ; $n = 11$), 3) tres larvas por brote (T_3 ; $n = 11$), y 4) cuatro larvas por brote (T_4 ; $n = 12$). Cabe aclarar que cuatro larvas por brote fue el número máximo encontrado en el campo. Las plantas correspondientes a cada tratamiento se mantuvieron en jaulas de 4 m de largo por 0.7 m de ancho y de 1 m de altura (cubiertas por una malla de nylon de 2×2 mm) en la Estación Experimental.

Cuatro horas más tarde de la colonización se realizó un primer censo para verificar la efectiva colonización de los brotes; un segundo censo fue realizado cuando las larvas mudaron al cuarto estadio y un tercer censo al finalizar el quinto estadio. En cada censo se registró la proporción de larvas vivas, el número y tipo de órganos de la planta con signos de haber sido consumidos o afectados por *C. aporema*, y el número de larvas que se dispersaron o abandonaron el brote tempranamente (en cuarto estadio). Además, se midió la distancia máxima recorrida por las larvas dentro de cada planta como el número de nudos entre el brote terminal en que fueron sembradas y el órgano afectado más alejado, situado en el tallo principal. En los casos en los cuales hubo órganos afectados sobre tallos secundarios se contó el número de nudos desde el brote terminal hasta el origen del tallo secundario, sumándose el número de nudos supuestamente recorridos desde el origen del tallo secundario hasta el órgano afectado.

Las diferencias entre pares de tratamientos respecto de la supervivencia larval se pusieron a prueba mediante la Prueba U de Mann-Whitney. La significación de las diferencias en el número de larvas que se dispersaron y en la distancia recorrida en cada planta entre tratamientos se analizó mediante la Prueba H de Kruskal-Wallis. Para complementar la información que se obtendría de los experimentos precedentes, concerniente al consumo larval diario y a la posible dispersión temprana de las larvas del brote terminal, se consideró la diferencia entre el número de órganos dañados entre tratamientos, cuya significación se analizó mediante la Prueba H de Kruskal-

Wallis, y el cociente entre el promedio de órganos afectados por larva sobreviviente (i.e., el consumo efectuado por el número promedio de larvas vivas en cada tratamiento), que se analizó mediante la Prueba D de Kolmogorov-Smirnov (Siegel 1991; Zar 1996).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución de huevos y larvas en el cultivo

La Figura 1 muestra la distribución del número de huevos por lote en dos estados vegetativos del cultivo de soja. Cuando el cultivo se encontraba en su mayor parte en estado fenológico V_5 , el 76.7% de las plantas tenía huevos de *C. aporema*. El número promedio de huevos por lote fue 0.44, la varianza fue 0.56, y el índice I_D fue 1.27 ($P < 0.005$), lo que corresponde a una distribución agregada, siendo tres el número máximo de huevos por lote. En estado fenológico V_9 (cinco brotes por planta), el 74.3% de las plantas tenía huevos; el número promedio de huevos por lote fue 2.5, la varianza fue 0.529, y el índice I_D fue 1.26 ($P < 0.005$), lo que sugiere una distribución agregada, donde cinco fue el número máximo de huevos por lote.

Respecto de las larvas, en soja de estado V_5 solo el 27% de las plantas tuvo brotes afectados. El número total de brotes revisados fue

de 74, de los cuales 89.2% no tuvo larvas, 8.1% mostró una larva por brote, 1.4% tuvo dos larvas por brote y 1.4% tres larvas por brote (Figura 2). El promedio fue 0.15 larvas por brote y la varianza 0.23, y el índice I_D fue 1.53 ($P < 0.005$), el cual sugiere una distribución agregada. En soja de estado fenológico V_9 , el 46% de las plantas tuvo brotes afectados. El número total de brotes revisados fue de 195, de los cuales 90.8% no tuvo larvas, 4.1% mostró una larva por brote, 3.6% tuvo dos larvas por brote, 0.5% tres larvas por brote y 1% cuatro larvas por brote. El promedio fue 0.22 larvas por brote y la varianza 0.35, y el índice I_D fue 1.57 ($P < 0.005$), el cual sugiere, como en el caso anterior, una distribución agregada de larvas por brote.

Cantidad de recursos y desarrollo larval

En la Figura 3 se muestra la superficie foliar total (19.17 mm²) consumida durante el período de desarrollo larval en que se midió el consumo de *C. aporema* (18 días: 2 días del tercer estadio, 3 días del cuarto y 13 días del quinto). Durante los primeros cinco días (correspondientes al desarrollo conjunto del tercer y cuarto estadio) se consumió una superficie foliar de 2.62 mm² (13.67% del consumo total), y durante los cinco primeros días de desarrollo del quinto estadio el consumo foliar fue casi

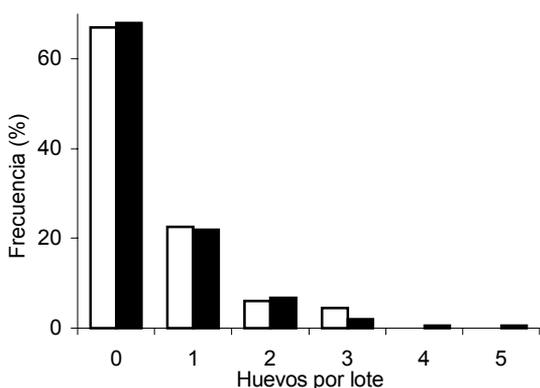


Figura 1. Distribución del número de huevos de *C. aporema* por lote en un cultivo de soja en Los Hornos, durante los estados fenológicos V_5 (barras blancas) y V_9 (barras negras).

Figure 1. Distribution of the number of eggs of *C. aporema* per batch in a soybean crop in Los Hornos, during V_5 (white bars) and V_9 (black bars) phenological stages.

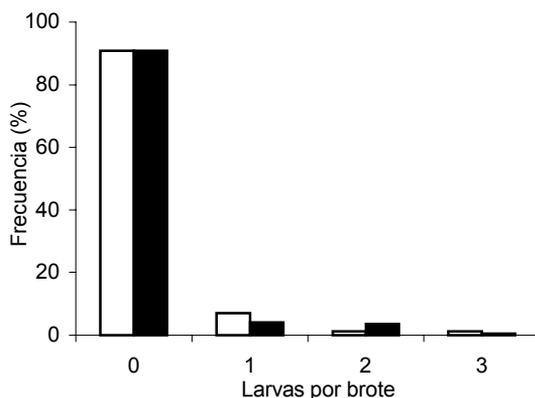


Figura 2. Distribución del número de larvas de *C. aporema* por brote en un cultivo de soja en Los Hornos, durante los estados fenológicos V_5 (barras blancas) y V_9 (barras negras).

Figure 2. Distribution of the number of larvae of *C. aporema* per bud in a soybean crop in Los Hornos, during V_5 (white bars) and V_9 (black bars) phenological stages.

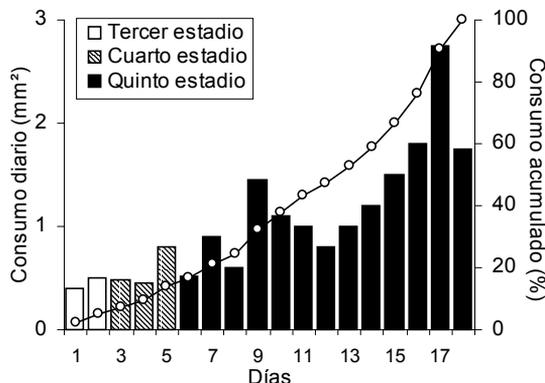


Figura 3. Consumo foliar diario (barras) y consumo acumulado (línea) realizados por una larva “promedio” de *C. aporema* desde el comienzo del tercer estadio hasta completar el desarrollo.

Figure 3. Daily (bars) and accumulated (line) foliar consumption of an “average” *C. aporema* larva from the beginning of the third instar to the end of its development.

el doble (4.54 mm²; 23.68% del total). Además, durante la primera mitad del período (9 días) se consumió 6.1 mm² de superficie foliar (31.82% del total), en tanto que recién a los 12.5 días (69.4% del tiempo total) se consumió el 50% del total (9.5 mm² de superficie foliar). Considerando el consumo realizado por cada estadio, al tercero le correspondió un consumo de 0.9 mm² (4.69% del total), al cuarto un consumo de 1.72 mm² (8.97%) y al quinto un consumo de 16.55 mm² (86.33%). En consecuencia, el consumo realizado durante los dos últimos estadios representó 95.7% del total.

Efecto de la densidad sobre la dispersión y la supervivencia

Supervivencia larval.— En todos los tratamientos se obtuvieron larvas que completaron el desarrollo, pero la proporción de sobrevivientes mostró una disminución a medida que aumentó la densidad inicial de larvas por brote (para T₁: 0.73, para T₂: 0.68, para T₃: 0.67 y para T₄: 0.48). Al comparar los tratamientos de a pares mediante la Prueba U de Mann–Whitney, se partió de la hipótesis de que la supervivencia larval está negativamente relacionada con la densidad inicial de larvas, encontrándose una diferencia significativa entre los extremos: T₁ y T₄ (Tabla 1). Expresando esta información en términos del número de larvas que sobrevivieron a cada tratamiento, se obtuvo para T₁ un valor de 0.73,

para T₂ de 1.36, para T₃ de 2.01 y para T₄ de 1.92. Se observa que cuando el brote terminal es colonizado por un número creciente de larvas del primer estadio, el número máximo de larvas que sobreviven es aproximadamente de dos. Por otra parte, tal como se muestra en la Tabla 2, la mortalidad larval se produjo mayoritariamente durante los primeros estadios, disminuyendo marcadamente en los últimos. Entre el primer y el cuarto estadios la mortalidad promedio fue de 34.1%, en tanto que una vez completado el cuarto estadio de desarrollo la mortalidad promedio fue de 3.12%.

Dispersión larval.— Solo en dos plantas, pertenecientes a T₁, las larvas completaron el desarrollo en el mismo brote. En el resto de los casos (n = 66 larvas) y para todos los tratamientos, las larvas dejaron el brote inicialmente colonizado para instalarse en brotes laterales o barrenar tallos. Sin embargo, se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas que abandonaron tempranamente el brote (durante el cuarto estadio), así como la distancia máxima promedio recorrida en la planta. El abandono temprano del brote aumentó significativamente con el número inicial de larvas por brote: para T₁ y T₂ no se registraron larvas que lo abandonaran tempranamente (todas lo hicieron durante el quinto estadio); en cambio, 80% de las larvas se movieron durante el cuarto estadio cuando hubo tres larvas por brote, y 50% lo hizo cuando hubo cuatro larvas por brote (H = 20.79, g.l. = 3, P < 0.001; Prueba de Kruskal–Wallis).

Tabla 1. Comparación estadística de la proporción de larvas sobrevivientes de *C. aporema* entre diferentes pares de tratamientos. Los tratamientos están descritos en *Métodos, Efectos de la densidad sobre la dispersión y la supervivencia*. Se muestran los valores del estadístico U de Mann–Whitney y su significación (*: P < 0.05, ns: no significativo).

Table 1. Statistical comparison of the proportion of *C. aporema* surviving larvae between different treatment pairs. Treatments are described in the text. Values of the Mann–Whitney U statistic and its significance are shown (*: P < 0.05, ns: not significant).

	T ₁	T ₂	T ₃
T ₂	51.5 ns		
T ₃	47.5 ns	60.5 ns	
T ₄	36.0 *	39.5 ns	42.0 ns

Tabla 2. Mortalidad registrada durante el desarrollo larval de *C. aporema* bajo diferentes tratamientos. Se muestran el número total registrado de larvas de primer (C_1), de cuarto (C_2) y de quinto estadio (C_3), y la mortalidad entre el primer y el cuarto estadio (C_1 - C_2) y entre el cuarto y el quinto estadio (C_2 - C_3). Los tratamientos son los mismos que en la Tabla 1.

Table 2. Mortality recorded during larval development of *C. aporema* under different treatments. Total number of first instar (C_1), fourth instar (C_2), and fifth instar (C_3) larvae, and mortality between first and fourth instar (C_1 - C_2), and between fourth and fifth instar (C_2 - C_3) are shown. Treatments are the same as in Table 1.

Tratamiento	C_1	C_2	Mortalidad C_1 - C_2 (%)	C_3	Mortalidad C_2 - C_3 (%)
T ₁	11	8	27.30	8	0.00
T ₂	22	15	31.80	15	0.00
T ₃	33	24	27.30	22	8.30
T ₄	48	24	50.00	23	4.17

También aumentó la distancia máxima promedio recorrida a medida que aumentó el número inicial en cada brote, pasando de 3.5 nudos en T₁ a 6.5 nudos en T₄ ($H = 17.76$, g.l. = 3, $P < 0.001$).

Uso de diferentes partes de la planta.— El aumento en la densidad inicial de larvas por brote produjo un aumento en el número de órganos de la planta de soja que fueron afectados. Los valores promedio totales y los de los diferentes órganos afectados se muestran en la Tabla 3. Las diferencias en el número total de órganos afectados por planta aumentó significativamente a medida que aumentó el número inicial de larvas por brote ($H = 20.13$, g.l. = 3, $P < 0.001$; Prueba de Kruskal-Wallis). Sin embargo, al dividir el número promedio total de órganos afectados por planta por el número promedio de larvas sobrevivientes por planta de cada tratamiento, los valores obtenidos (última columna de la Tabla 3) no fueron significativamente diferentes del valor promedio ($D = 0.03$, no significativo; Prueba de Kolmogorov-Smirnov). Estos valores relativamente constantes del número de órganos afectados por larva sobreviviente para todos los tratamientos indican que el consumo realizado por las mismas correspondería aproximadamente al consumo total realizado por las larvas inicialmente puestas en el brote terminal, ya que, como se mostró más arriba, el consumo realizado por las larvas pequeñas que no llegan a desarrollarse es muy bajo.

Estrategia de desarrollo larval y estrategia reproductiva del adulto.— Los dos momentos en que las larvas de *C. aporema* se encuentran fuera del brote ocurren cuando la larva

de primer estadio se traslada del lugar donde fue puesto el huevo hasta un brote, y durante el cuarto y/o quinto estadio en que dejan el brote para ubicarse en otros órganos de la planta para completar el desarrollo. En el primer caso la supervivencia larval ($p_{(t)}$) es de 0.4, y fue calculada por Sánchez et al. (1991) en función de experimentos hechos en laboratorio. En el segundo caso la supervivencia varía en función de la densidad inicial i de larvas del primer estadio por brote ($p_{(i)}$) y su contribución ya está incluida en la estimación de la supervivencia durante toda la etapa larval, con lo cual se obtiene: $p_{(1)} = 0.73$, $p_{(2)} = 0.68$, $p_{(3)} = 0.67$ y $p_{(4)} = 0.48$.

Una larva de primer estadio que llega a un brote ya ocupado tiene dos estrategias a seguir: quedarse o buscar un nuevo brote. Entonces, podría calcularse la supervivencia larval (S) correspondiente a las diferentes estrategias. Si la larva decide buscar otro brote que, en el mejor de los casos, encuentra desocupado, la supervivencia correspondiente ($S_{(irse)}$) será igual al producto entre la supervivencia de llegar a un nuevo brote ($p_{(t)}$) y la probabilidad de completar el desarrollo en el nuevo brote ($p_{(1)}$); simbólicamente: $S_{(irse)} = p_{(t)}p_{(1)} = 0.29$. Si la larva decide quedarse en un brote ocupado, la supervivencia podría variar en relación con el número de larvas que ya estaban presentes en el brote. En ese caso, si el número de larvas que ya estaban en el brote fuera $i = 3$, la supervivencia correspondiente ($S_{(quedarse, i=3)}$), podría considerarse igual a la probabilidad de completar el desarrollo cuando el brote es colonizado por cuatro larvas; simbólicamente: $S_{(quedarse, i=3)} = p_{(4)} = 0.48$. Situaciones intermedias se darían si el brote hubiera estado pre-

Tabla 3. Número promedio de cada tipo de órgano consumidos por planta por *C. aporema* bajo diferentes tratamientos. Se muestran también el total de órganos afectados, el número promedio de larvas vivas y el cociente entre éstas dos últimas variables. Los tratamientos son los mismos que en la Tabla 1.

Table 3. Mean number of each type of consumed organ per plant by *C. aporema* under different treatments. Total affected organs, mean number of live larvae, and the ratio between both variables are also shown. Treatments are the same as in Table 1.

Tratamiento	Brotos	Racimos	Tallos	Pecíolos	Total	Larvas vivas	Total/larvas vivas
T ₁	1.00	0.91	0.09	0.00	2.00	0.73	2.74
T ₂	1.36	1.91	0.36	0.18	3.81	1.36	2.80
T ₃	2.00	2.36	0.27	0.18	4.81	2.01	2.39
T ₄	2.25	2.50	0.00	0.08	4.83	1.92	2.52

viamente colonizado por $i = 1$ o por $i = 2$ larvas, en cuyo caso la supervivencia sería, respectivamente, $S_{(quedarse, i = 1)} = p_{(2)} = 0.68$ y $S_{(quedarse, i = 2)} = p_{(3)} = 0.67$. Los valores sugieren, entonces, que para una larva de primer estadio que alcanza un brote sería ventajoso quedarse en el mismo aún si ya está ocupado. En condiciones de campo, la supervivencia de larvas de primer estadio que se trasladan por la planta en busca de un brote sería menor aún a la estimada por Sánchez et al. (1991), debido a la presencia de arañas, avispas, hormigas y hemípteros del género *Orius* que predan las larvas de este lepidóptero (Liljesthröm et al. 1996; Minervino 1996; Rojas 1998).

La mayoría de las hembras de lepidópteros depositan sus huevos aisladamente y sus larvas se desarrollan en forma solitaria. El 10% de las especies, sin embargo, pone los huevos en masas (Stamp 1980; Courtney 1984), lo que da lugar a una alta agregación de larvas. Los huevos depositados aisladamente, y las larvas que de ellos emergen, suelen ser crípticos y de colores claros, como los de *C. aporema*. La ventaja de esta estrategia radica en que la presión selectiva ejercida por predadores y parasitoides favorece a los huevos crípticos y aislados (Stamp 1980). La exposición a condiciones ambientales extremas y a enemigos naturales es baja para las larvas solitarias y ocultas en diferentes órganos y tejidos de las plantas. Éstas son menos propensas a defoliar completamente una planta y buscar una nueva; y, además, se trasladan una corta distancia hasta los sitios de pupación. Las hembras que ponen huevos aislados pasan pocos segundos depositando un solo huevo y luego vuelan a otra hoja, lo que les insume un gran gasto ener-

gético. Esta exposición las hace más susceptibles a enemigos naturales y, en el caso de *C. aporema*, aumenta la probabilidad de ser capturados por las telas orbiculares de arañas nocturnas de la familia Araneidae (Minervino 1996). Por el contrario, los huevos puestos en masas, al igual que las larvas, son aposemáticos y de colores brillantes, lo que confiere ventaja frente a los enemigos naturales, una mayor eficiencia en la alimentación debido a cambios nutricionales (Clark & Faeth 1997), capacidad de termoregulación y un menor riesgo de desecación (Stamp 1980). Las larvas gregarias tienden a trasladarse grandes distancias para la pupación, debido a la competencia que hay entre ellas. Las hembras adultas, por su parte, están menos expuestas a los enemigos naturales porque vuelan menos y pasan más tiempo escondidas oviponiendo.

Dada la relativa capacidad de traslado de las larvas de primer estadio de *C. aporema*, el número de huevos situados en las cercanías de un brote determinaría el número de larvas de primer estadio que lo colonizarían. En este caso, se supone que los adultos podrían detectar la presencia de otros huevos así como la presencia de larvas en el brote, evitando oviponer en las inmediaciones. La distribución de lotes de huevos en cultivos de soja en estado V₉ (con un promedio de 2.5 huevos por planta y 5 brotes por planta) muestra que el número máximo de huevos en un lote fue cinco, y que el 74.3% de las plantas tenía huevos, lo que sugiere que los adultos podrían distribuir los huevos tratando de evitar una alta densidad de larvas por brote. Esta es la estrategia de la mayoría de los lepidópteros, que consiste en repartir el recurso mediante la

oviposición preferencial, para evitar una alta densidad de larvas; consiste en oviponer en ausencia de otros huevos, larvas, heces o sustancias emanadas por las plantas debido al daño producido por larvas de la misma especie (Rhains et al. 1996). La ventaja radica en evitar la competencia por interferencia y por explotación de los recursos (Clark & Faeth 1997), como parece ocurrir con *C. aporema*, dado que la supervivencia larval disminuyó en los brotes donde se criaron cuatro individuos.

El número apropiado de huevos a depositar en un mismo recurso y el patrón de oviposición (huevos aislados o en masas) parecen surgir como una respuesta a las características estructurales y ecológicas de las plantas hospedadoras (Stamp 1980) y a la cantidad y disponibilidad de recursos. Mientras que la táctica de depósito de huevos en masas requiere recursos muy abundantes (i.e., plantas de gran porte; Courtney 1984), los brotes de soja constituyen recursos relativamente escasos y efímeros, que probablemente condicionan a las hembras de *C. aporema* a oviponer huevos en forma aislada, determinando, en parte, su abundancia y distribución en el cultivo.

BIBLIOGRAFÍA

- CLARK, BR & SH FAETH. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecol. Entomol.* **22**:408-415.
- CORREA FERREIRA, BS. 1980. Sampling *Epinotia aporema* on soybean. Pp. 372-382 en: M Kogan & DC Herzog (eds). *Sampling methods in soybean entomology*. Springer Verlag.
- COURTNEY, SP. 1984. The evolution of egg clustering by butterflies and other insects. *Am. Nat.* **123**:276-281.
- FEHR, WR & CE CAVINESS. 1977. Stages on soybean development. *Iowa Coop. Ext. Serv. Spec. Rep.* **80**:1-12.
- FONDRIEST, SM & PW PRICE. 1996. Oviposition site resource quality and larval establishment for *Orellia occidentalis* (Diptera: Tephritidae) on *Cirsium wheeleri*. *Environ. Entomol.* **25**:321-326.
- GRECO, NM; SJ SARANDÓN & PC PEREYRA. 1998. Parasitism of *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Pyralidae) eggs by *Trichogramma exiguum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae): influence of *Zea mays* leaf pubescence. *Ecología Austral* **8**:31-35.
- KHAN, ZR; JT WARD & DM MORRIS. 1986. Role of trichomes in soybean resistance to cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Entomol. Exp. Appl.* **42**:109-117.
- LILJESTHRÖM, GG; NE SÁNCHEZ & MV GENTILE. 1996. Predación de larvas de *Epinotia aporema* (Lepidoptera: Tortricidae) por *Polybia scutellaris* (Hymenoptera: Vespidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias-INTA* **26**:45-50.
- LUNA, MG; E MINERVINO & N BERCELLINI. 1996. Diagnóstico sobre el manejo de plagas en el cultivo de soja en el partido de Chivilcoy, Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* **101**:1-6.
- MINERVINO, E. 1996. *Estudios taxonómicos y ecobiológicos de arañas predadoras en plagas de la soja*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- PEREYRA, PC; NE SÁNCHEZ & MV GENTILE. 1991. Distribución de los huevos de *Epinotia aporema* (Lepidoptera: Tortricidae) en la planta de soja. *Ecología Austral* **1**:1-5.
- POWELL, JA; J RAZOWSKI & RL BROWN. 1995. *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 2, Hyblaeoidea - Pyraloidea - Tortricoidea*. Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers. 243 pp.
- PRICE, PW. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* **62**:244-251.
- PRICE, PW. 1997. *Insect Ecology*. Wiley, New York. 874 pp.
- RHAINDS, M; G GRIES & JL MORALES. 1996. Oviposition deterrence in pineapple borer females, *Techla basilides* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ecol. Entomol.* **21**:105-106.
- RIZZO, HF. 1972. Enemigos animales del cultivo de soja. *Rev. Inst. Bolsa Cereales* **2851**:1-6.
- ROJAS, G. 1998. *Estudio de la interacción entre el "barrenador de los brotes" Epinotia aporema (Walshingam, 1914), el cultivo de soja Glycine max (Merrill) y otras leguminosas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 186 pp.
- SÁNCHEZ, NE; PC PEREYRA & MV GENTILE. 1991. Relación entre las preferencias de oviposición de las hembras y los sitios de alimentación de las larvas del barrenador del brote de la soja, *Epinotia aporema* (Lepidoptera: Tortricidae). *Ecología Austral* **1**:5-10.
- SIEGEL, S. 1991. *Estadística no paramétrica*. Editorial Trillas, México. 344 pp.
- SOUTHWOOD, TRE. 1978. *Ecological methods*. Chapman & Hall, London. 524 pp.
- STAMP, NE. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *Am. Nat.* **115**:367-380.
- STANTE, DJ & JR ARAGÓN. 1988. Efecto de la época de siembra en el ataque del barrenador de los brotes *Epinotia aporema* (Wals) sobre las variedades de soja. *Rev. A. A. S. Insectos* **24**:16-21.
- THOMPSON, JN. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preferences and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl.* **47**:3-14.
- ZAR, JH. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. 662 pp.