

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)

Norma E. Sánchez, Patricia C. Pereyra y M. Virginia Gentile

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPA VE) - UNLP, Calle 2 N° 584 (1900) La Plata, Argentina

Resumen. *Los sitios preferidos de alimentación de las larvas de *Epinotia aporema* son los brotes (los sitios más pilosos), mientras que la mayor proporción de huevos se registra sobre los nudos (los sitios menos pilosos), y, secundariamente, sobre las hojas. Dada esta aparente contradicción, surgieron interrogantes acerca de la capacidad de desplazamiento hacia los brotes de las larvas nacidas sobre los nudos, y las consecuencias que este comportamiento de oviposición tendría sobre la descendencia en términos de supervivencia, crecimiento y fecundidad. Se simuló la eclosión de huevos sobre; nudos y sobre hojas expandidas, registrándose el destino de las larvas al cabo de 4 días. De las larvas colocadas en nudo, una mayor proporción llegó a brote en relación a las ubicadas en hoja. A su vez, las larvas alimentadas con brotes tuvieron una mayor supervivencia y alcanzaron un mayor peso pupal que aquellas alimentadas con hojas. La pubescencia parece ser un factor condicionante, al menos en parte, del comportamiento de oviposición de la hembra. Este comportamiento maximiza, a su vez, algunos componentes del "fitness", tales como la supervivencia y el crecimiento larval.*

Abstract. *The oviposition behavior of phytophagous insects is crucial in determining the probability of the progeny reaching a suitable feeding site. Thus, those habitats, individual plants, or plant parts, more adequate for growth and survival should be selected. Although the preferred feeding sites of *Epinotia aporema* larvae are soybean buds (the most pubescent part), a greater proportion of its eggs are laid mainly on nodes (the less pubescent part), and secondarily on expanded leaves. This apparent contradiction led us to ask some questions about the moving capacity of the newly emerged larvae to the buds and the benefit of this oviposition behavior in terms of survival, growth and fecundity. Egg hatching was simulated by placing newly emerged larvae on nodes and expanded leaves of soybean plants and the fate of larvae under controlled conditions was recorded after 4 days. Proportions of larvae found in each plant part within each treatment were analysed using a Chi-square test. Larval survival and pupal weight were estimated for groups of larvae fed on buds and leaves and data were analysed by ANOVA. Significant differences in the proportion of larvae found in different plant parts between the two treatments (nodes and expanded leaves) were registered. A greater proportion of larvae emerging on nodes reached the buds compared to those emerging on leaves. More than 60% of larvae emerged on leaves remained feeding on this site. Survival and pupal weight were significantly greater for the larvae fed with buds than for the larvae fed with leaves. Pubescence would determine, at least in part, the oviposition behavior of the female. Our results indicate that this behavior maximizes some "fitness" components like larval survival and larval growth.*

Introducción

La mayoría de los modelos teóricos acerca de la utilización óptima que los organismos hacen de los recursos asumen que la selección natural favorecerá a aquel comportamiento que permita

dejar mayor descendencia (Pyke et al. 1977, Pianka 1983).

El comportamiento de oviposición de la hembra de insectos fitófagos es de fundamental importancia para determinar la probabilidad de la descendencia de encontrar el alimento adecuado. Si bien Dethier (1959) señala varios ejemplos sobre la falta de precisión de las hembras de Lepidópteros en sus sitios de oviposición y Rausher (1979) no encontró coincidencia entre el habitat en el cual las hembras de dos especies de Lepidópteros ponen la mayor cantidad de huevos y aquel más propicio para el crecimiento y supervivencia de los estadios juveniles, numerosos autores sugieren que el comportamiento de oviposición de la hembra evolucionará de forma tal que serán seleccionados aquellos habitats o plantas más propicias para el crecimiento y supervivencia larval (Ehrlich et al. 1975, Jaenike 1978, Auerbach y Simberloff 1989).

La discriminación más grosera que realizan los insectos fitófagos es la selección de la especie de planta hospedadora (Jaenike 1978). Sin embargo, existen numerosos ejemplos, en especial dentro de las plagas de la agricultura, que demuestran una discriminación más fina entre plantas de una misma especie (Rausher y Papaj 1983) y entre partes de una misma planta (Nishijima 1960).

En *Epinotia aporema* existe una falta de coincidencia entre el sitio de oviposición preferido por las hembras y el sitio de alimentación de las larvas. Las hembras oviponen preferentemente sobre los nudos y en menor medida sobre las hojas (Pereyra et al. 1991), mientras que las larvas se alimentan principalmente de los brotes. A raíz de esta aparente contradicción, surgieron numerosas preguntas: ¿tiene la larva suficiente capacidad de desplazamiento como para encontrar los brotes?, ¿qué probabilidad tienen las larvas que nacen en nudo y en hoja de encontrar los brotes?, ¿cuál es el beneficio obtenido en relación a crecimiento, supervivencia y fecundidad una vez encontrado el brote? El objetivo de nuestro estudio fue tratar de dilucidar estos interrogantes a fin de evaluar en qué medida la hembra de *E. aporema* hace una selección adecuada de los sitios de oviposición, en relación al destino de su descendencia.

Materiales y Métodos

Se diseñó un experimento en laboratorio en el cual se simuló la eclosión de los huevos sobre nudos y sobre hojas expandidas de la planta de soja. Debido a la imposibilidad práctica de manejar directamente los huevos se trabajó con larvas recién emergidas.

Se seleccionaron 30 plantas de soja (Tresur 321) cultivadas individualmente en macetas y en estado vegetativo V5 (Fehr et al. 1971), el cual presenta un brote terminal bien conspicuo y brotes incipientes en los nudos inferiores. En 15 de ellas se colocaron dos larvas sobre el segundo nudo (lugar donde nace el primer par de hojas trifoliadas) de cada planta. En las otras 15, se colocaron dos larvas sobre el haz del foliolo medio de la última trifoliada (quinto nudo) de cada planta. Los sitios en que fueron colocadas las larvas (2do. nudo y última trifoliada) se eligieron arbitrariamente, teniendo en cuenta que la distancia entre cada uno de ellos y el brote terminal fuera similar (aproximadamente 12 cm).

El experimento se llevó a cabo bajo condiciones controladas de temperatura (24 °C) y fotoperíodo (14 h luz : 10 h oscuridad) durante 4 días. Se consideró que este lapso era suficiente para permitir el desplazamiento de las larvas y su instalación en el sitio de alimentación. Una vez finalizado este período, se revisaron las plantas bajo lupa y se registró el sitio en que se encontró cada larva. Las proporciones de larvas encontradas en cada sitio y en cada tratamiento (nudo y trifoliada) se compararon mediante un test de Chi cuadrado.

Se realizó otro experimento para estimar la supervivencia y el crecimiento larval de individuos alimentados con brotes y con hojas. El crecimiento se expresó a través del peso pupal de las larvas que sobrevivieron hasta el final del experimento. Para cada tratamiento se utilizaron 8 cápsulas de Petri donde se mantuvieron 10 larvas de primer estadio en cada una, hasta que empuparon. Una vez finalizado el experimento, se registró la proporción de individuos vivos y el peso de las pupas. Las diferencias en la supervivencia y en el peso pupal entre tratamientos se analizaron mediante análisis de la varianza, previa transformación arco seno de los datos de supervivencia.

Resultados

Existió una notoria diferencia en la proporción de larvas encontradas en los distintos sitios de la planta, así como en la proporción de desaparecidas entre los dos tratamientos ($X^2=16.13$; g.l.=3; $P=0.001$) (Fig. 1). De las larvas colocadas sobre los nudos, una mayor proporción de ellas alcanzó los brotes con respecto a las ubicadas sobre las hojas. Algunas llegaron al brote terminal, mientras que otras se instalaron en brotes intermedios entre el segundo nudo y el brote apical. Más del 60% de las larvas puestas sobre hojas permanecieron allí, alimentándose sobre esta parte de la planta, aunque la gran mayoría se desplazó unos centímetros dentro del mismo foliolo o hacia foliolos laterales. Una proporción muy baja de larvas fue registrada sobre nudos en ambos tratamientos. No se encontraron larvas en las restantes partes de la planta.

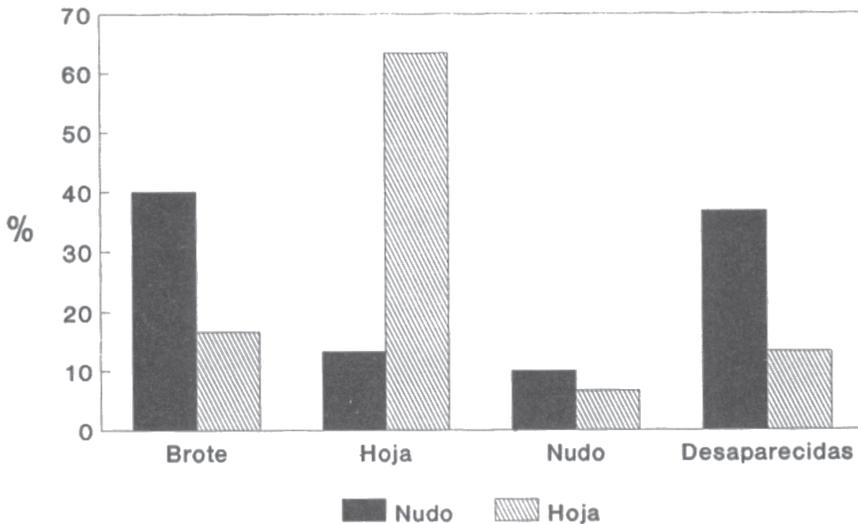


Fig. 1. Proporción de larvas de *E. aporema* encontradas en y desaparecidas de distintas partes de la planta de soja durante el experimento, cuando se simuló su nacimiento sobre los nudos y sobre las hojas.

Fig: 1. Proportion of larvae of *E. aporema* found in different parts of soybean plants and those disappeared during the experiment when egg hatching was simulated on nodes and leaves

Los resultados de este experimento indican que las larvas de *E. aporema* pueden desplazarse, al menos, hasta distancias de 18 cm. en búsqueda de sitios de alimentación. El desplazamiento promedio de las larvas colocadas sobre nudos y hojas fue de 8.63 cm y 6.61 cm, respectivamente, no siendo significativa la diferencia ($t=1.12$, $P>0.30$).

La proporción de larvas desaparecidas durante el lapso del experimento fue mayor cuando las mismas fueron colocadas sobre los nudos que cuando fueron colocadas sobre las hojas (Fig. 1). La supervivencia y el peso pupal fueron significativamente más altos cuando las larvas fueron alimentadas con brotes que con hojas (Tabla 1).

Discusión

En Lepidópteros, la preferencia por determinados sitios de oviposición está determinada por factores físicos y/o químicos (Jermy y Szentesi 1978, Chew y Robbins 1984, Singer 1986). En el

Tabla 1. Análisis de la varianza de los porcentajes de supervivencia larval, %, (media \pm D.S.) y peso pupal, mg, (media \pm D.S.) de *Epinotia aporema* alimentada con brotes y con hojas expandidas de soja.
Table 1. ANOVA of the proportion of larval survivorship, %, (mean \pm S.D.) and pupal weight, mg, (mean \pm S.D.) of *Epinotia aporema* fed with pod and expanded leaves of soybean.

	Brote	Hoja	F	g.l.	P
Superviv.	18.8 \pm 6.4	11.3 \pm 6.4	5.4	1, 14	0.036
Peso pupal	7.7 \pm 1.3	5.5 \pm 0.5	21.3	1, 22	0.0001

caso de especies con hábitos alimentarios restringidos, como son los minadores de hojas o los barrenadores de brote, la anatomía de la planta parece jugar un papel más importante que la fitoquímica en la preferencia de oviposición de las hembras (Checa y Robbins 1984).

Las hembras adultas de *E. aporema* son selectivas en cuanto a los sitios de oviposición, de igual modo que lo son las larvas en cuanto a su alimentación. En el caso de las hembras, existe un orden de preferencia: en primer lugar los nudos, y en segundo lugar las hojas. La pilosidad parece ser el factor físico determinante, al menos en parte, de esta preferencia, actuando como una barrera. Los nudos, y en especial el envés de sus estípulas, son los sitios menos pilosos de la planta y donde se registró la mayor proporción de huevos (Pereyra et al. 1991). Los brotes, por el contrario, son las partes más pilosas y donde el número de huevos hallados fue más bajo.

Es importante interpretar la discriminación entre partes de una misma planta, por sus consecuencias demográficas (Rausher y Papaj 1983). Nuestros resultados indican que las larvas nacidas sobre los nudos tuvieron una mayor probabilidad de encontrar los brotes y que estos constituyeron, a su vez, el alimento que les confirió mayor supervivencia y peso pupal. Por otra parte, existen datos, para Lepidópteros en general (Barbosa y Greenblatt 1979) y para *E. aporema* en particular (Pereyra, com. pers.), que indican una correlación positiva entre el peso pupal y la fecundidad de las hembras.

Si bien no conocemos con exactitud de qué manera el sitio de oviposición afecta la supervivencia en la etapa de huevo, los huevos puestos en nudos, especialmente en el interior de las estípulas, se encuentran mejor protegidos de enemigos y condiciones adversas. La mayor proporción de larvas desaparecidas cuando nacieron sobre nudos, debida probablemente a individuos que se cayeron de la planta durante su desplazamiento hacia los brotes, representaría una mayor mortalidad en esta etapa inicial de dispersión. No obstante, la misma podría compensarse con una mayor supervivencia en el estado de huevo y en el resto del estado larval, ya que el brote, además de ser el alimento más adecuado, brindaría a la larva mayor protección contra enemigos naturales y condiciones climáticas adversas, debido a su hábito barrenador.

De acuerdo a las suposiciones de la teoría del forrajeo óptimo, las cuales pueden extenderse al comportamiento de oviposición de las hembras (Jaenike 1978, Stanton 1982), el comportamiento actual exhibido por un animal será aquel que fue favorecido por la selección natural y es el que aumenta en mayor medida su "fitness". Nuestros resultados indican que el comportamiento discriminatorio de la hembra de *E. aporema* tiene efectos detectables sobre el crecimiento y supervivencia larval. Estos aspectos, sumados a la existencia de una correlación positiva entre peso pupal y fecundidad (Pereyra, com. pers.) constituirían evidencias parciales que apoyarían estas hipótesis.

Agradecimientos. Contribución Científica N° 199 del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) - UNLP.

Bibliografía

- Auerbach, M. y D. Simberloff. 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth. *Ecol. Entomol.* 14:131-140.
- Barbosa, P. y J. Greenblatt. 1979. Suitability, digestibility and assimilation of various host plants of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. *Occologia* 43:1(11-119).
- Chew, F.S. y R.K. Robbins. 1984. Egg-laying in butterflies. Págs 65-79. *En: R.I. Vane-Wright y P.R. Ackery* 1984.
- Dethier, V.G. 1959. Egg-laying habits of Lepidoptera in relation to available food. *Can. Ent.* 91:554-561.
- Ehrlich, P.R., R.R. White, M.C. Singer, S.W. Mc Kechnie y L.E. Gilbert. 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective. *Science* 188:221-228.
- Fehr, W.R., C.E. Caviness, D.T. Burmood y J.S. Pennington. 1971. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. *Crop. Sei.* 11:929-931.
- Jaenic, J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theor. Pop. Biol.* 14:350-356.
- Jerny, T. y A. Szentcsi. 1978. The role of inhibitory stimuli in the choice of oviposition site by phytophagous insects. *Ent. Exp. & Appl.* 34:258-271.
- Nishijima, Y. 1960. Host plant preference of the soybean pod borer, *Graptolitha glicinivorella* Matsumura (Lep., Eucosmidae). I. Oviposition site. *Entomol. Exp. Appl.* 3:38-47.
- Pereyra, P.C., N.E. Sánchez y M.V. Gentile. 1991. Distribución de los huevos de *Epinotia aporema* (Lepidoptera. Tortricidae) en la planta de soja. *Ecología Austral* 1:1-5.
- Pianka, E.R. 1983. *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York. 416 págs.
- Pyke, G.H. H.R. Pulliam, y F.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quar. Rev. Biol.* 52:137-154.
- Rausher, M.D. 1979. Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology* 60:503-511.
- Rausher, M.D. y D.R. Papaj. 1983. Demographic consequences of discrimination among conspecific host plants by *Battus philenor* butterflies. *Ecology* 64:1402-1410.
- Singer, M.C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant feeding insects. *En: "Insect-Plant Interactions"*. J.R. Miller y T.A. Miller (Compiladores), Springer Verlag, Berlin. 342 págs.
- Stanton, M.L. 1982. Searching in a patchy environment: foodplants selection by *Colias periphyle* butterflies. *Ecology* 63:839-853.
- Vane-Wright, R.I. y P.R. Ackery (Compiladores). 1984. *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London. 456 págs.