

Superparasitismo y competencia intraespecífica entre larvas del parasitoide *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Díptera: Tachinidae)

Gerardo Liljesthrtöm

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

Resumen. *La competencia intraespecífica entre larvas del parasitoide *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) fue estudiada en condiciones de campo. Adultos parasitados de *Nezara viridula* (L.) fueron colectados en la huerta experimental de la Facultad de Agronomía de La Plata durante Noviembre 1986 - Febrero 1987, y mantenidos en cautiverio hasta su muerte. Cada hospedador (n=660) fue disecado, contando el número inicial de larvas/hospedados, así como 1) el número medio de larvas que sobreviven llegando al estado de adulto, y 2) la longitud media de cada adulto (pupa). En el 66.04 % de los hospedadores se encontró 1 parasitoide adulto, en el 4.02 % se encontraron 2 (el número máximo), mientras que en el resto de los hospedadores no se obtuvo pupa alguna. El análisis de rectas de regresión, revela la inexistencia de una densidad inicial crítica de larvas/hospedados a partir de la cual tanto la supervivencia como el tamaño medio pupal sean nulos. Un incremento en la densidad inicial de larvas/hospedados de 1 a 20, redujo en aproximadamente el 45% la supervivencia promedio. Estos resultados sugieren una competencia intraespecífica cecana al tipo contest, en la que aproximadamente se obtiene 0.762 parasitoides adultos/hospedados, con un tamaño pupal medio de 8.25 mm, independientemente del número inicial de larvas/hospedados. La presencia en algunos casos de larvas con signos de haber sido desgarradas, así como larvas muertas en el punto de entrada al hospedador o muy cerca de él sin signos aparentes de haber sido desgarradas, sugieren que el canibalismo y la alelopátía, serían mecanismos por los cuales las larvas dominantes eliminan al resto.*

Abstract. *Intraspecific competition among parasitoid larvae of *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) was studied underfield conditions. Parasitized adult hosts, *Nezara viridula* (L.), were collected during November 1986 - February 1987 in the experimental field of the Faculty of Agronomy of La Plata, and kept in captivity until death. Every host (n= 660) was then dissected, and the initial number of larvae/host computed. The mean number of parasitoids/host that reached adult stage and the mean pupal length were calculated. The maximum number of adult parasitoid/host was 2 (4.02 % of all cases) while 1 adult parasitoid/host was found in 66.04% of hosts. No pupae was obtained from the remaining hosts. Regression analysis indicated that an increase in the initial larval density from 1 to 20, caused a reduction in survivorship of about 45%. These results suggest a contest-like larval competition, where a mean number of 0.762 survivors/host and a mean pupal length of 8.25 mm were obtained independently of the initial number of larvae/host. Furthermore, observations of lacerated small larvae and dead larvae at or near the point of entrance into the host without signs of attack, suggest cannibalism and/or allelopathy as mechanisms used by dominant larvae to eliminate competitors.*

Introducción

En la competencia intraespecífica dos o más individuos de la misma especie ejercen un efecto adverso los unos sobre los otros cuando la oferta de un recurso limitado no alcanza a satisfacer sus demandas inmediatas (Solomon 1949, Andrewartha y Birch 1954). Los efectos adversos provocan, entre otras

posibles consecuencias, una reducción de la supervivencia y/o la fecundidad, y su intensidad depende del número de competidores y de la forma en que el recurso es repartido.

Al respecto Nicholson (1954) reconoce dos casos extremos: *contest* y *scramble*. En el primer caso existe un individuo dominante que, independientemente del número de competidores por unidad de recurso, es capaz de monopolizar el mismo y eliminar al resto de los competidores (Nicholson 1954). En el segundo caso, la monopolización del recurso es imposible y el mismo se divide entre todos los competidores en partes exactamente iguales. Cuando la densidad de individuos está por debajo de la capacidad de carga, todos sobreviven, pero alcanzado el nivel crítico en que la cantidad del recurso resulta insuficiente para sobrevivir la mortalidad abruptamente alcanza a 100% (Nicholson 1954).

Lomncki (1988) considera una situación intermedia en la que si bien la monopolización del recurso es imposible, existe una jerarquía entre los competidores según su capacidad competitiva, que determina a su vez un reparto desigual del recurso. De esta manera, si bien el número máximo de sobrevivientes es menor que en el caso estrictamente *scramble*, permite que aún con una densidad inicial superior al nivel crítico anterior, haya algunos sobrevivientes (Lomncki 1988, Korona y Lomncki 1988).

Desde el punto de vista de los mecanismos a nivel del individuo, la monopolización del recurso (característica de la competencia tipo *contest*) se consigue en general por interferencia directa, como por ejemplo alelopatía o canibalismo, y más raramente por supresión fisiológica debido a inanición, una característica más asociada a la competencia tipo *scramble* (Fisher 1961, Miller 1967). De lo anterior surge que la forma más conveniente de caracterizar el tipo de competencia intraespecífica se basa en el análisis del número de sobrevivientes en función del número inicial de competidores, y de la manera en que el recurso es repartido entre los competidores, complementándose con la observación de los mecanismos que a nivel individual se ponen en juego en la competencia (Toquenaga y Fujii 1990).

Trichopoda giacomellii (Blanchard) es un parasitoide prácticamente específico de *Nezara viridula* (L.) y ataca ninfas del 4° y 5° estadio y, más intensamente adultos, pegándoles huevos en el cuerpo. La larva del 1° estadio penetra al interior del hospedador perforando el tegumento, y migra hacia uno de los dos troncos traqueales del mismo (vecino al estigma), donde, alcanzado el 2° estadio, fija su extremo posterior a través de un tubo respiratorio quitinoso, con su región cefálica orientada hacia la zona caudal del hospedador. Permanece en dicha posición alimentándose de diversos tejidos del hospedador, y una vez alcanzado el 3° estadio, lo abandona para empupar en el suelo (Liljeström 1981, 1991).

En este trabajo, a partir de colectas quincenales de hospedadores parasitados, y a lo largo de tres generaciones de *N. viridula*, se caracteriza el tipo de competencia intraespecífica entre las larvas del parasitoide en términos del número de sobrevivientes y la utilización del recurso, y se discuten los posibles mecanismos a través de los cuales se desarrolla la competencia.

Materiales y Métodos

Un total de 668 hospedadores adultos parasitados fueron colectados a intervalos quincenales durante el período Noviembre 1986 - Febrero 1987 en plantaciones hortícolas y de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) del campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrícolas y forestales de La Plata (provincia de Buenos Aires), y mantenidos en jaula hasta su muerte. Las jaulas eran cilíndricas (30 cm de altura x 11 cm de diámetro) cubiertas con una malla de algodón de 2 x 2 mm, y arena húmeda en los 5 cm de la base. Se mantenían hasta 12 individuos por jaula alimentados con frutos de porotos (*Phaseolus vulgaris* L.) y ricino (*Ricinus communis* L.). Las jaulas se revisaron diariamente retirando los hospedadores muertos y las pupas de *T. giacomellii*, que se midieron en sentido longitudinal. Los hospedadores muertos fueron aclarados durante 48 h en hidrato de cloral y se disecaron bajo lupa de 80 aumentos, contando el número de larvas muertas en los distintos estadios de desarrollo.

El número inicial (i) de larvas/hospedador se determinó sumando al número de larvas muertas, el de pupas. El número de huevos pegados en el hospedador adulto no siempre era igual al número

Tabla 1. Número de hospedadores, supervivencia del parasitoide y longitud pupal según el número inicial (i) de larvas/hospedador. Las categorías con $i=6.5, 9, 13,$ y 20 representan promedios ponderados de hospedadores con $i=6-7; 8-10; 11-15;$ y $20-35,$ respectivamente.

Table 1. Number of hosts, mean parasitoid survival and pupal length according to the initial (i) number of larvae/host. The categories $i=6.5; 9; 13;$ and 20 represent weighed averages of hosts with $i=6-7, 8-10, 11-15,$ and $20-35,$ respectively.

| Nº inicial (i) larvas/hosped. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6.5 | 9 | 13 | 20 |
|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Réplicas | 171 | 132 | 78 | 45 | 44 | 54 | 48 | 50 | 46 |
| Número de hospedadores con 0 sobreviv. | 32 | 30 | 13 | 15 | 14 | 13 | 13 | 25 | 25 |
| con 1 sobreviv. | 139 | 96 | 63 | 27 | 27 | 39 | 33 | 23 | 23 |
| con 2 sobreviv. | - | 6 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| S_i | 0.81 | 0.82 | 0.86 | 0.73 | 0.75 | 0.80 | 0.77 | 0.54 | 0.50 |
| s^2 | 0.15 | 0.24 | 0.17 | 0.33 | 0.32 | 0.24 | 0.26 | 0.33 | 0.26 |
| Largo pupal R_i (mm) | 8.85 | 8.66 | 8.54 | 8.57 | 8.02 | 8.59 | 7.13 | 8.15 | 7.52 |
| s^2 | 0.51 | 1.08 | 1.40 | 1.31 | 1.00 | 1.27 | 3.33 | 2.68 | 2.05 |

S^2 : varianza.

de larvas dentro del mismo: había huevos infértiles de *T. giacomellii*, o el hospedador fue exitosamente parasitado en el estado de ninfa y luego en el de adulto. La totalidad de los hospedadores colectados, fueron luego reagrupados en 9 categorías según el número inicial (i) de larvas/hospedador (Tabla 1).

Estimación del número de parasitoides sobrevivientes/hospedador, S_p , y forma de repartirse el recurso entre los competidores, R_p , en función de su densidad inicial (i)

El número medio de sobrevivientes/hospedador correspondientes a cada densidad inicial de larvas, S_p , se calculó como el cociente entre el número total de adultos de *T. giacomellii* que emergieron y el número de hospedadores que tenían esa intensidad de larvas. Respecto de la manera en que el recurso es repartido entre los competidores, R_p , el largo pupal promedio se considera una estimación de la cantidad de recurso acumulado por cada sobreviviente. Se usó la transformación logarítmica de R_p para mejorar la normalidad y homocedasticidad (Sokal y Rohlf 1979).

Para caracterizar el tipo de competencia se compararon las pendientes de las rectas de regresión entre el número de sobrevivientes, S_p , y la cantidad media de recurso acumulado por cada sobreviviente, R_p , (como variables y), en función de la densidad inicial (i) de competidores (variable x). En el caso de una competencia tipo *scramble*, el número de sobrevivientes debería crecer hasta cierto valor crítico de x a partir del cual debería decrecer más o menos abruptamente hasta hacerse nulo. Respecto de la manera en que el recurso es repartido, R_p debería disminuir progresiva y marcadamente hasta el valor crítico de x a partir del cual S_p se hace cero. En el caso de una competencia estrictamente *contest* el número de sobrevivientes y R_p deberían ser constantes, (independientes de la densidad inicial (i) de competidores).

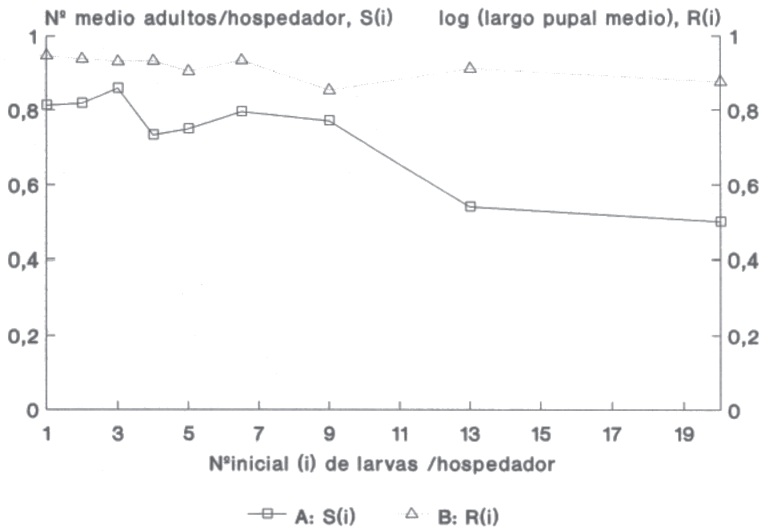


Figura 1. Relación entre el número inicial (i) de larvas/hospedador (variable x), y A) el número medio de sobrevivientes/hospedador, S(i) y B) la cantidad media de recurso obtenido por cada pupa de *T. giacomellii* (variables y). A: $y = 0.818 - 0.018 x$; $r^2 = 0.823$, ($P < 0.001$). B: $y = 0.938 - 0.0036 x$; $r^2 = 0.476$, ($P < 0.05$).

Figure 1. Relationship equations between the initial number (i) of larvae/host (x variable), and A) the mean number of survivors/host, S(i) and B) the mean amount of food gathered by each *T. giacomellii* pupa (y variables). A: $y = 0.818 - 0.018 x$; $r^2 = 0.823$, ($P < 0.001$). B: $y = 0.938 - 0.0036 x$; $r^2 = 0.476$, ($P < 0.05$).

Resultados y Discusión

Cada hospedador permitió el desarrollo de un número máximo de 2 parasitoides adultos, siendo más común el desarrollo de sólo 1 adulto/hospedador (4.02% y 66.04%). El promedio general de parasitoides adultos/hospedador fue $S = 0.763$ (Tabla 1).

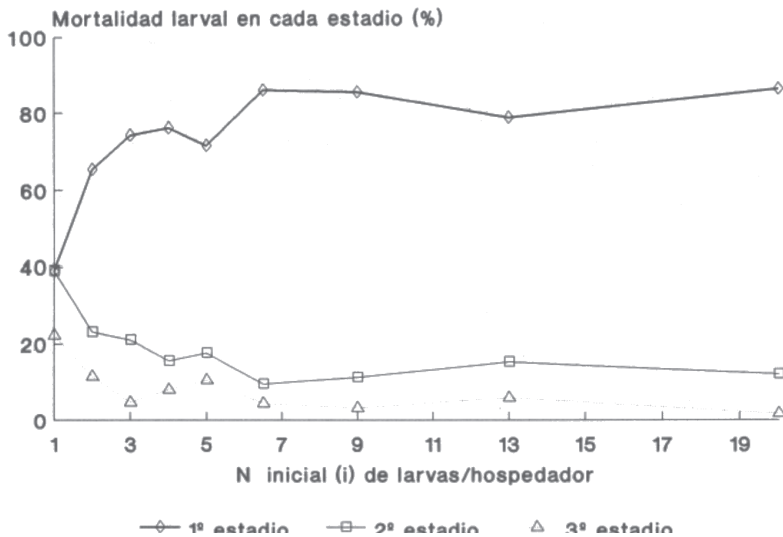


Figura 2. Efecto del número inicial (i) de larvas/hospedador en la proporción de larvas que mueren en el 1º, 2º, ó 3º estadio.

Figure 2. Effect of the initial (i) number of larvae/host on the proportion of larvae dying in the 1st, 2nd, or 3rd instar.

La pendiente de la recta de regresión entre S_i y el número inicial (i) de larvas/hospedador fue significativamente diferente de 0 (Figura 1). Sin embargo, su valor absoluto fue relativamente

pequeño, ya que ante un aumento del número inicial (i) de larvas/hospedador de 1 a 20, el número promedio de sobrevivientes, S_i , disminuyó sólo en aproximadamente 45%, de 0.824 a 0.445. Además, no se observó una densidad inicial crítica (i) a partir de la cual S_i se anule. Respecto de la longitud de pupa, la cual indica la cantidad de recurso acumulada por cada pupa sobreviviente, el promedio general fue 8.25 mm (el máximo valor observado fue 12.2 mm). En general se observó un tamaño pequeño (5.3 mm) sólo en casos en que se desarrollaron 2 parasitoides adultos/hospedador o en los en que se desarrolló 1 sólo junto a un número elevado de larvas que llegaron hasta el 2° ó 3° estadio. La longitud pupal media de cada categoría, R_i , exhibió una pendiente negativa, significativamente diferente de 0 aunque de muy pequeño valor absoluto, de manera tal que un incremento en la densidad inicial de 1 a 20 larvas/hospedador, sólo redujo R_i en 14.5% (Figura 1). Tampoco se observó una densidad crítica a partir de la cual la cantidad de recurso sea insuficiente para sobrevivir. Por lo tanto parece razonable caracterizar a la competencia intraespecífica entre las larvas de *T. giacomellii* como un tipo cercano al estrictamente *contest*.

Es interesante considerar qué mecanismos permiten la monopolización del recurso por el o los 2 individuos dominantes que sobreviven hasta el estado de pupa. La presencia en varios casos de restos de larvas desgarradas, o larvas del 1° estadio muertas muy cerca del lugar de entrada al hospedador sin signos aparentes de haber sido atacadas por otras larvas, sugieren que el canibalismo y la alelopatía, respectivamente, serían de importancia. Estos mecanismos afectarían fundamentalmente a las larvas en el 1° o 2° estadio. En efecto, la mortalidad en dicho estadio representa 79.8% de todas las muertes cuando la densidad inicial de larvas es igual o mayor que 2 (14.7% y 5.4% mueren en el 2° y 3° estadio, respectivamente), siendo además significativamente más elevado que en hospedadores con 1 sola larva: 38.9%; 38.9%; y 22.22% mueren en el 1°, 2° y 3° estadio, respectivamente (Figura 2).

Estos mecanismos a su vez, resultarían modificados por el sexo del hospedador, su estado fisiológico y la cronología de los ataques, entre otras posibles causas. En efecto, el número de casos en que se obtuvieron 2 pupas/hospedador hembra resultó significativamente más elevado que el correspondiente a los machos (Liljesthrom 1991). En este caso, como los hospedadores hembra son más voluminosos que los machos, posiblemente disminuyen la intensidad de la competencia para una misma densidad inicial de larvas. A pesar de que las hembras ofrecen una mayor cantidad de recurso, parecen tener también una mayor capacidad de encapsular y eliminar larvas del parasitoide que los machos (Liljesthrom 1991).

Cuando la primera larva logra fijar su tubo respiratorio al tronco traqueal del hospedador, y desarrollarse hasta un estadio avanzado, podría eliminar por alelopatía o inanición debido al uso del recurso, a las restantes larvas que ingresan al interior del hospedador suficientemente tarde. Experiencias con otros parasitoides muestran que no siempre la primera larva que penetra al hospedador es la que sobrevivirá, ya que ésta una vez fija y voluminosa, puede ser muerta por larvas más pequeñas y móviles que ingresaron más tarde y que disponen aún de recurso suficiente para desarrollarse y sobrevivir (Wat y Fujii 1990). Adultos de *N. viridula* atacados el mismo día por *Trichopoda pennipes* (F.), muestran una proporción de hospedadores de los que se obtuvo una pupa constante (y semejante a la obtenida en el presente trabajo), hasta una densidad inicial de 5 huevos/hospedador, disminuyendo para un grado mayor de superparasitismo (Shahjahan 1968). En estos casos, tal vez ninguna larva logra monopolizar una cantidad suficiente de recurso y/o se produce la muerte temprana del hospedador.

Agradecimientos. Agradezco a dos revisores anónimos y al Dr. Martín Oesterheld cuyas críticas y sugerencias mejoraron este trabajo.

Bibliografía

- Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press. Chicago.
- Fisher, R.C. 1961. A study in insect multiparasitism. 11. The mechanism and control of competition for the possession of the host. J. Exp. Biol. 38:605-628.

- Korona, R. y A. Lomnicki. 1988. Individual differences and survival during competition: a simple theoretical model and empirical evidence for flour beetles *Tribolium castaneum* (Herbst). *Functional Ecology* 2:331-334.
- Liljeström, G. 1981. Algunas consideraciones sobre la dinámica poblacional de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) e interacciones con *Trichopoda giacomellii* (Blanchard, 1966) (Diptera: Tachinidae). *Neotropica* 27:11-16.
- Liljeström, G. 1991. Selectividad del parasitoide *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae) hacia individuos de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) que difieren en el estado de desarrollo, sexo, edad y patrones de coloración. *Ecología Austral* 1:41-49.
- Lomnicki, H. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton University Press. Princeton.
- Nicholson, A.T. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Austr. J. Zool.* 2:9-65.
- Miller, R.S. 1967. Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.* 4:1-74.
- Shahjahan, M. 1968. Superparasitization of the southern green stink bug by the tachinid parasitoid *Trichopoda pennipes pilipes* and its effect on the host and parasite survival. *J. Econ. Ent.* 61:1088-1091.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. *Biometria*, H. Blume. Madrid 832 pp.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18:1-35.
- Toquenaga, Y. y K. Fujii. 1990. Contest and scramble competition in two bruchid species; *Callosobruchus analis* and *C. phaseoli* (Coleoptera: Bruchidae). I Larval competition curves and interference mechanisms. *Res. Popul. Ecol.* 32:349-363.
- Wai, K.M. y K. Fujii. 1990. Intraspecific larval competition among wasps parasitic of bean weevil larvae. *Res. Popul. Ecol.* 32:85-98.

Recibido: 11/12/92

Aceptado: 14/7/93