

## **Efecto de la edad de las hojas de soja sobre el crecimiento y reproducción de *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae)**

**Patricia C. Pereyra**

*Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPA VE), UNLP-CONICET, 2 No. 584, 1900, La Plata, Argentina*

**Resumen.** *El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la edad de las hojas de soja sobre el desempeño de larvas y adultos de la plaga defoliadora *Rachiplusia nu* (Guenée) criadas con alimento de diciembre (estado vegetativo) y febrero (estado reproductivo). Se estimaron en laboratorio las siguientes variables: contenido de agua de las hojas, índices nutricionales en larvas del último estadio (tasas de crecimiento y consumo, eficiencia bruta y neta de conversión de alimento en biomasa, digestibilidad aproximada), duración del estado larval y peso pupal. En el caso de los adultos, alimentados durante su estado larval con hojas de diciembre y febrero, se estimó: fecundidad, tasa de oviposición, duración de la vida de la hembra adulta, y períodos de preoviposición y oviposición. El contenido de agua de las hojas en diciembre fue significativamente más alto que en febrero y esto explicaría en parte, una disminución en la calidad del alimento a lo largo del ciclo del cultivo. Larvas de *R. nu* alimentadas con hojas de diciembre mostraron un crecimiento larval más rápido, una mayor eficiencia de conversión de alimento en biomasa, una menor duración del estado larval y un mayor peso pupal. Si bien no hubo diferencias significativas en la fecundidad, la tasa de oviposición fue mayor en aquellos individuos criados con hojas de diciembre. Los resultados indican que la calidad alimentaria del cultivo y su efecto sobre el comportamiento de la especie plaga, deberían tenerse en cuenta en la aplicación de medidas de control.*

**Abstract.** *The objective of this paper was to evaluate the effect of soybean leaf age on larval and adult performance of *Rachiplusia nu* (Guenée) reared on leaves of December (vegetative stage) and February (reproductive stage). The following variables were measured: leaf water content, nutritional indices of last instar larvae (growth and consumption rates, gross and net efficiency of conversion of food in biomass, approximate digestibility), duration of larval stage and pupal weight. Fecundity, oviposition rate, life span of adult females, preoviposition and ovipositors periods, were measured for two groups of females fed with soybean leaves of December and February, through their larval stage. Leaf water content was significantly higher in December than in February, and this would partially explain the decrease in food quality throughout the crop season. *R. nu* larvae had a faster growth, higher efficiency of conversion of food in biomass, a shorter larval period, and a higher pupal weight when individuals were fed with leaves of December. No significant difference was found in the fecundity of the adults but oviposition rate was higher in december. These results show that food quality and its effect on herbivore performance should be taken into account regarding pest control strategies.*

### **Introducción**

Una planta constituye para los insectos herbívoros un mosaico de recursos que varían espacial y temporalmente (Whitham 1981). El envejecimiento y los cambios en el estado fenológico de la planta, afectan la calidad del follaje, y en consecuencia, la distribución espacial y la abundancia de las poblaciones de herbívoros (Crawley 1983). Por ejemplo, los porcentajes de agua y de nitrógeno en las hojas disminuyen con la edad de las plantas (Feeny 1970, Scriber y Slansky 1981, Raupp y Denno

1983, Larsson y Ohmart 1988). También ocurren cambios en la superficie, turgencia, espesor, color, aspecto y digestibilidad de las hojas (Crawley 1983), siendo a menudo las hojas jóvenes las de mejor calidad (Feeny 1970). Estos cambios en la calidad del alimento afectan el crecimiento y la reproducción de una gran variedad de organismos, y en particular de lepidópteros (Scriber y Feeny 1979, Hoy y Shelton 1987, Raupp et al. 1988).

La oruga medidora, *Rachiplusia nu* (Guenée) es una de las plagas defoliadoras más importantes del cultivo de la soja, *Glycine max* (L.) Merrill., en la Provincia de Buenos Aires, sobre el cual desarrolla dos generaciones, coincidentes con el estado vegetativo y reproductivo (Luna, com. pers.). Aunque existen algunos estudios sobre su morfología, enemigos naturales, control químico (Parissi et al. 1979) y demografía se desconocen muchos de los aspectos básicos necesarios para un manejo eficiente de esta plaga. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del cambio en la calidad de las hojas de soja sobre el crecimiento y reproducción de *R. nu*.

## Materiales y Métodos

### *Efecto sobre el crecimiento y desarrollo larval*

Durante la temporada 1989-1990 del cultivo de soja se llevaron a cabo dos experimentos en laboratorio, uno en diciembre, durante el estado fenológico vegetativo V<sub>7</sub> (plantas con 7 nudos en el tallo principal con hojas desarrolladas), y otro en febrero, en plena fructificación V<sub>13</sub> - R<sub>4</sub> (plantas con 13 nudos con hojas desarrolladas y vainas de 2 cm de largo en los nudos superiores) (Fehr y Caviness 1977). En ellos se evaluó el desarrollo de individuos de *R. nu* alimentados durante todos los estadios larvales con soja, var. Asgrow 5308 (Gorina, partido de La Plata), mediante el análisis de los siguientes índices nutricionales (Waldbauer 1968, Scriber 1977, Slansky y Feeny 1977, Tabashnik 1983, Stamp y Bowers 1986, Williams y Bowers 1987):

Tasa de consumo relativo (TC<sub>oR</sub>)= alimento ingerido/peso promedio larval/día

Tasa de crecimiento relativo (TC<sub>rR</sub>)= biomasa ganada/peso promedio larval/día

Eficiencia bruta de conversión de alimento en biomasa (ECI) = (biomasa ganada/alimento ingerido) x 100

ECD (neta)= (biomasa ganada)/(alimento ingerido - heces) x 100

Digestibilidad aparente (DA)= (alimento ingerido - heces)/(alimento ingerido) x 100

Larvas recién mudadas al último estadio (sexto), nacidas en laboratorio y criadas con el mismo tipo de alimento que se utilizó posteriormente en cada ensayo, se pesaron y se colocaron en forma individual, con el alimento pesado, en cápsulas de Petri de 10 cm de diámetro, bajo condiciones controladas de luz (14 hs L:10 hs O) y temperatura (24 ± 1 °C). A las 48 hs, se obtuvo el peso fresco final de las larvas, heces y restos de alimentos con una balanza de precisión Mettler Mod. CH806; posteriormente se secaron en una estufa a 60°C durante 72 hs, hasta alcanzar peso seco constante. La biomasa ganada por cada individuo se calculó a partir de la diferencia entre el peso seco final e inicial de la larva, mientras que el alimento ingerido se calculó a partir de la diferencia entre el alimento seco ofrecido y el remanente al final del experimento. El peso seco inicial de las larvas y de las hojas se estimó a partir del peso fresco inicial y un factor de conversión (psi= pfi x FC). El factor de conversión se obtuvo del promedio de la relación peso seco/peso fresco de una muestra de 5 larvas y de 5 hojas similares a las utilizadas en el experimento, respectivamente. Las tasas de consumo y crecimiento relativos se expresan en relación al peso promedio larval= (peso inicial + peso final)/2. Otras variables analizadas para evaluar la calidad de los alimentos utilizados fueron: duración del estado larval (DEL) y peso pupal (PP).

En cada uno de los ensayos se midió como variable indicadora de la calidad del alimento el contenido de agua de las hojas (Scriber 1977, Scriber y Slansky 1981, Crawley 1983). Para ello se colectaron tanto en diciembre como en febrero, hojas en la misma posición (3°, 4° y 5° nudos), por lo que estas hojas se consideran jóvenes en diciembre y más viejas en febrero. De ellas se obtuvo el peso fresco y luego de 72 hs de estufa a 60°C, el peso seco constante. Se utilizó un número de hojas n= 10 en diciembre y n= 11 en febrero.

Para evaluar el efecto de los tratamientos (calidad de alimentos) sobre el crecimiento y desarrollo de las larvas de *R. nu*, se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado. Los índices y variables estimadoras de dichos efectos se evaluaron mediante un ANOVA con un nivel de significación de  $\alpha = 5\%$ . Los valores expresados como porcentajes (ECI, ECD y DA) fueron previamente transformados a arco seno (Sokal y Rohlf 1969).

#### *Efecto sobre la capacidad reproductiva de las hembras*

Se analizó el efecto de la edad de las hojas de soja sobre la capacidad reproductiva de las hembras adultas que durante su estado larval fueron alimentadas con hojas del período vegetativo ( $n=9$  hembras) y con hojas del período reproductivo ( $n=7$  hembras). Se midieron en laboratorio las siguientes variables: fecundidad, tasa reproductiva, longitud de los períodos de preoviposición y oviposición y duración del estado adulto de las hembras. Cada hembra fue colocada individualmente con un macho en un cilindro de plástico transparente de 10 cm de diámetro y 25 cm de largo cubierto interiormente con cartulina negra para favorecer la oviposición y cerrada con tul en los extremos. Las parejas fueron alimentadas con una solución de sacarosa al 20% y permanecieron bajo condiciones controladas. En cada cilindro se colocó una hoja trifoliada de soja embebida en agua. La cartulina y la hoja fueron renovadas diariamente para realizar el conteo de los huevos. Finalmente, el efecto de la calidad del alimento recibido durante el estado larval, sobre la capacidad reproductiva de los adultos de *R. nu* se evaluó mediante un ANOVA,  $\alpha = 5\%$ . A fin de comparar los patrones de oviposición, se efectuó un análisis de chi cuadrado entre la tasa de oviposición (número de huevos/hembra/día) de las hembras de diciembre y las de febrero.

## Resultados

#### *Efecto sobre el crecimiento y desarrollo larval*

El alimento del mes de diciembre permitió a las larvas de *R. nu* crecer a mayor velocidad (TCrR) y aprovechar el alimento con más eficiencia (ECI y ECD). Esta misma tendencia se refleja en una menor duración del estado larval (DEL) y un mayor peso pupal (PP) alcanzado con el alimento de ese mes. No hubo diferencias estadísticamente significativas en las tasa de consumo (TCoR) y en la digestibilidad (DA) entre los alimentos del mes de diciembre y febrero. La diferencia en el contenido de agua de las hojas de diciembre (78.36 %) y febrero (63.41 %) fue altamente significativa ( $F=191.32$ ;  $P<0.001$ ) (Tabla 1). Esto podría explicar al menos en parte, una mejor calidad nutricional de las hojas de diciembre.

#### *Efecto sobre la capacidad reproductiva de las hembras*

No existieron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos para las variables de fecundidad y duración del período de preoviposición. La duración de la vida de la hembra adulta fue menor en diciembre que en febrero, aunque la diferencia fue significativa sólo al 0.08 de P (Tabla 2). El período de oviposición fue significativamente más largo para las hembras cuyas larvas se alimentaron con hojas del mes de febrero, mientras que la tasa de oviposición es mayor para las hembras cuyas larvas se alimentaron con hojas del mes de diciembre. Esto explicaría la similitud entre ambos grupos en términos de fecundidad total.

La oviposición durante el mes de diciembre se concentró en un período más corto, y el número de huevos/hembra/día alcanzó un valor de 270, aproximadamente entre el 4° y 5° día (Figura 1). La curva del mes de febrero muestra una extensión en la actividad reproductiva a lo largo de la vida de la hembra, con un pico en el 3° día que alcanza un valor promedio de 230 huevos/hembra/día. En ambas curvas se muestra una marcada disminución en la tasa de oviposición a los 7 días de la emergencia.

Las hembras alimentadas con hojas de diciembre y febrero durante su vida larval muestran patrones de oviposición diferentes (Figura 1) (chi cuadrado= 755.781, 9 g.l.). La mayor diferencia ocurre entre los días 3 y 5 donde el número de huevos/hembra/día es mayor en las hembras de

**Tabla 1.** Desempeño de larvas de *R. nu* alimentadas con hojas de soja de diciembre y febrero (ver índices nutricionales en Materiales y Métodos). Los valores corresponden a la media  $\pm$  E.S. comparados mediante un análisis de la varianza: entre paréntesis figura el número de individuos.

**Table 1.** Performance of *R. nu* larvae fed with leaves of December and February (see nutritional indices in Materials and Methods). Values are average  $\pm$  S.E., comparisons were made by ANOVA; number of individuals in brackets.

Variable	Diciembre V <sub>7</sub>	Febrero V <sub>13</sub> R <sub>4</sub>	F	P
TCoR (mg/mg.día)	2.32 $\pm$ 0.2 (23)	2.42 $\pm$ 0.21 (12)	0.09	0.7628
TCrR (mg/mg.día)	0.31 $\pm$ 0.03 (23)	0.16 $\pm$ 0.04 (12)	8.34	0.0068
ECI (%)	15.8 $\pm$ 2.08 (23)	6.08 $\pm$ 1.49 (12)	12.78	0.0011
ECD (%)	40.99 $\pm$ 6.01 (23)	13.69 $\pm$ 3.52 (12)	11.55	0.0018
DA (%)	42.55 $\pm$ 2.69 (23)	45.12 $\pm$ 3.08 (12)	0.39	0.5396
DEL (días)	17.08 $\pm$ 0.16 (35)	19.91 $\pm$ 0.26 (34)	74.35	0.001
PP (mg)	150.85 $\pm$ 5.27 (20)	128.33 $\pm$ 4.99 (18)	9.50	0.01

**Tabla 2.** Desempeño de las hembras adultas de *R. nu* alimentadas con dos tipos de alimentos: diciembre (V<sub>7</sub>) (n hembras= 9) y febrero (V<sub>13</sub> R<sub>4</sub>) (n hembras= 7) durante su estado larval. Los valores corresponden a la media  $\pm$  E.S. comparados mediante un análisis de la varianza.

**Table 2.** Performance of adult females of *R. nu* fed with different foods: december (n females= 9) and february (n females= 7) during their larval stages. Values are average  $\pm$  S. E., comparisons were made by ANOVA.

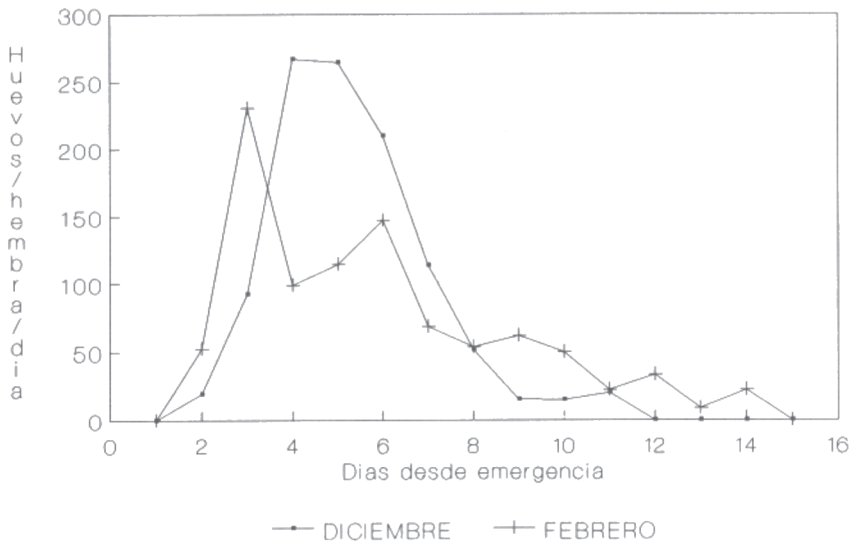
Variable	Diciembre V <sub>7</sub>	Febrero V <sub>13</sub> R <sub>4</sub>	F	P
Fecundidad (n° huevos/hembra)	869.9 $\pm$ 137.6	823.6 $\pm$ 125.8	0.102	0.75
Tasa de oviposición (n° huevos/hembra.día)	139.2 $\pm$ 23	70.9 $\pm$ 5.7	6.51	0.02
Duración período preoviposición (días)	1.8 $\pm$ 0.1	1.8 $\pm$ 0.3	0.079	0.78
Duración período oviposición (días)	4.8 $\pm$ 0.6	8.6 $\pm$ 1.3	7.536	0.01
Duración de la vida de la hembra adulta (días)	7.4 $\pm$ 1	10.7 $\pm$ 1.5	3.355	0.08

diciembre, y a partir del día 9, donde las hembras de febrero oviponen más.

## Discusión

La eficacia biológica de la mayoría de los herbívoros depende en forma crítica de la sincronización entre la reproducción y la disponibilidad de alimento de alta calidad (Crowley 1983). Los cambios en la calidad del alimento a lo largo del ciclo del cultivo de soja se reflejan en cambios en el desempeño de los individuos de *R. nu*. Es decir, la edad de las hojas tiene un marcado efecto sobre la adecuación de la soja para este herbívoro.

Es un hecho generalizado, entre los lepidópteros, la existencia de una relación directamente proporcional entre la eficiencia alimentaria y el contenido de agua de las hojas de las plantas hospedadoras (Scriber y Feeny 1979), por lo que un mayor porcentaje de agua en las hojas de diciembre podría explicar en parte, una mayor tasa de crecimiento (TCrR) y eficiencias de conversión de alimento en biomasa (ECI y ECD).



**Figura 1.** Tasa de oviposición de *R. nu* en laboratorio para hembras alimentadas con hojas de soja de los meses de diciembre (n= 9) y febrero (n= 7) durante su etapa larval.

**Figure 1.** Oviposition rate of *R. nu* in laboratory measured on females fed with soybean leaves of december (n= 9) and february (n= 7) during their larval stage.

Ambos tipos de alimentos tuvieron para *R. tau* una digestibilidad aparente (DA) similar en los dos momentos (diciembre y febrero), indicando que las hojas maduras del mes de febrero no son menos digeribles, o que en ellas no existiría mayor proporción de elementos poco digeribles (i.e. fibras).

La mayor tasa de crecimiento relativo y la menor duración del estado larval encontrado en diciembre, tendrían varias ventajas: completar el desarrollo en una temporada corta o sobre un alimento efímero e incrementar el número de generaciones por estación de crecimiento (Scriber 1978, Tabashnik 1983). Feeny (1976) y Price et al. (1980) sugieren que períodos de desarrollo prolongados podrían generar mayor mortalidad juvenil ya que los estados y estadíos más vulnerables estarán expuestos por más tiempo a enemigos naturales. Por otro lado, los individuos del mes de diciembre, por alcanzar un mayor peso pupal, tendrían más habilidad para escapar a enemigos naturales, soportar situaciones de estrés ambiental, aumentar la capacidad de defender recursos de sus competidores (Blau 1981) y colonizar nuevos ambientes (Dingle et al. 1980). Asimismo, aumentaría su eficacia biológica ya que existe una correlación positiva entre el tamaño del cuerpo de los juveniles y la fecundidad en numerosos lepidópteros (Campbell 1962, Drooz 1965, Hough y Pimentel 1978, Pereyra 1991).

La fecundidad de las hembras en diciembre y en febrero fue similar. Sin embargo, durante el mes de diciembre el período de oviposición fue más breve (Tabla 2), y las tasas de oviposición mayores. Blau (1981) encontró que, no sólo la fecundidad total, sino además, la tasa de oviposición se relaciona con el tamaño corporal de los juveniles.

Dado que la relación peso foliar/área foliar aumenta con la edad de la planta (Kogan y Cope 1974), un consumo de peso fresco similar en ambos meses implicaría un consumo de área foliar hasta 10 veces mayor en diciembre que en febrero (Pereyra 1991). Sin embargo, la soja tiene una mayor capacidad de compensación en estado vegetativo que en el reproductivo donde transcurre la segunda generación (Turnipseed 1972, Kogan 1986).

En términos generales, la tendencia estacional obtenida en este trabajo coincide con lo hallado en otros lepidópteros sobre diferentes plantas hospedadoras (Scriber 1978, Raupp y Denno 1983) en los cuales el desempeño de larvas y adultos se ve favorecido al ser alimentados con hojas jóvenes.

Los herbívoros pueden discriminar entre diferentes hojas de una planta tanto en el espacio como en el tiempo. Por esta razón se espera que sus preferencias por determinados tipos de hojas se vean reflejadas en la distribución de los mismos en tiempo y espacio, si bien estas distribuciones no siempre coinciden con aquellas esperadas a partir de consideraciones nutricionales únicamente (Raupp

y Denno 1983). Otros factores, poco o no relacionados con el alimento como son la interacción con otros herbívoros, enemigos naturales y factores abióticos (Hassell y Southwood 1978, Gilbert 1979, Price et al. 1980) que imponen limitaciones en diferentes momentos del ciclo de vida, también afectan la abundancia y distribución de los herbívoros sobre sus plantas hospedadoras (Raupp y Denno 1983).

El conocimiento del efecto de la calidad del alimento sobre el desempeño de las larvas de *R. nu*, la superficie foliar removida, la capacidad de compensación de la soja y la dinámica poblacional de *R. nu*, contribuyen a la toma de decisiones respecto de la aplicación de medidas de control (químico o biológico) basadas en estimaciones de umbrales de daño económico más ajustados a la realidad, posibilitando en consecuencia, la optimización del manejo de la plaga.

Las hojas jóvenes de diciembre, al constituir un alimento de mejor calidad, permiten a los individuos de la primera generación un crecimiento y desarrollo más rápido, mejorando su supervivencia y reproducción, incrementando en consecuencia, el tamaño poblacional en la siguiente generación.

En consecuencia, dependiendo de la calidad alimentaria de la soja y de su efecto sobre el comportamiento de la especie plaga, el umbral de daño podrá ser diferente en uno y otro momento del ciclo del cultivo. La aplicación de medidas de control, debería incorporar entonces, consideraciones sobre esta clase de interacción cultivo-plaga.

**Agradecimientos.** A los Dres. N. Sánchez, R. Sarandón, G. Liljesthöm, y a un revisor anónimo por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito. Contribución N° 231 del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), CONICET-UNLP. Este trabajo constituye una parte de la Tesis Doctoral Estudio de la interacción herbívoro-planta como aporte al manejo integrado de los lepidópteros plaga de la soja, Fac. Cs. Naturales y Museo, UNLP (1991).

## Bibliografía

- Blau, W.S. 1981. Latitudinal variation in the life histories of insects occupying disturbed habitats: a case study. En: Insect life history patterns: habitat and geographic variation. Denno, R. F. y H. Dingle (Eds.). Springer Verlag, Berlin. Pp.:75-95.
- Campbell, J.M. 1962. Influence of larval environment on adult size and fecundity in the moth *Panaxia dominula* L. Nature 192:182.
- Crawley, M.I. 1983. Herbivory. The dynamics of Animal-Plant Interactions. Studies in Ecology vol. 10, Univ. California Press, Berkeley y Los Angeles. 437 Pp.
- Dingle, H., N.R. Blakley y E.R. Miller. 1980. Variation in body size and flight performance in milkweed bugs (*Oncopeltus*). Evolution 34:356-370.
- Drooz, A.T. 1965. Some relationships between host, egg potential and pupal weight of the elm spanworm, *Ennomos subsignarius* (Lepidoptera, Geometridae). Ann. Entomol. Soc. Am. 58:243-245.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51:565-581.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Rec. Adv. Phytochem. 10:1-40.
- Fehr, W.R. y C. E. Caviness. 1977. Stages of soybean development. Iowa Coop. Ext. Serv. Spec. Rep. 80:12.
- Gilbert, L. E. 1979. Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. En: Analysis of Ecological Systems. Horn, D. J., G. R. Stairs y R. D. Mitchell (Eds.). Ohio State Univ. Press, Columbus. Pp.: 117-154.
- Hassell, M.P. y T.R.E. Southwood. 1978. Foraging strategies of insects. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9:75-98.
- Hough, J.A. y D. Pimentel. 1978. Influence of host foliage on development, survival, and fecundity of the gypsy moth. Environ. Entomol. 7:97-102.
- Hoy, C.W. y A.M. Shelton. 1987. Feeding response of *Artogeia rapae* (Lepidoptera, Pieridae) and *Trichoplusia ni* (Lepidoptera, Noctuidae) to cabbage leaf age. Env. Entomol. 16:680-682.
- Kogan, M. 1986. Plant defense strategies and host-plant resistance. En: Ecological Theory and Integrated Pest Management. Kogan, M. (Ed.). Wiley & Sons, N.Y. Pp: 83-134.
- Kogan, M y D. Cope. 1974. Feeding and nutrition of insects associated with soybeans. 3. Food intake, utilization, and growth in the soybean looper, *Pseudoplusia includens*. Annals Entomol. Soc. Am. 67:66-72.
- Larsson, S. y C.P. Ohmart. 1988. Leaf age and larval performance of the beetle *Paropsis atomaria*. Ecol. Entomol. 13:19-24.
- Parissi, R., N. Iannone y M.C. Zanelli. 1979. Control químico de la isoca medidora *Rachiplusia nu* (Guen.) (Lepidoptera, Noctuidae) en cultivo de soja. Carpeta de producción vegetal EERA INTA Pergamino, 3 Pp.
- Pereyra, P.C. 1991. Estudio de la interacción herbívoro-planta como aporte al manejo integrado de los lepidópteros plaga de la soja. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, 172 Pp.
- Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPherson, J.N. Thompson y A.E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11:41-65.
- Raupp, M.I. y R. F. Denno. 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. En: Variable Plants and

- Herbivores in Natural and Managed Systems, Denno, R.F. y M.S. McClure (Eds.). Academic Press. Pp.91-124. New York
- Raupp, M.J., J.H. Werren y C.S. Sadof. 1988. Effects of short term phenological changes in leaf suitability on the survivorship, growth and development of gypsy moth (Lepidoptera, Lymantriidae), larvae. *Environ. Entomol.* 17:316-319.
- Scriber, J.M. 1977. Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera, Saturniidae). *Oecologia* 28:269-287.
- Scriber, J.M. 1978. The effects of larval feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an ecological consideration. *Proc. 4th Int. Insect-host plant Symp. Ent. Exp. & Appl.* 24:494-510.
- Scriber, J.M. y P. Feeny. 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. *Ecology* 60:829-850.
- Scriber, J.M. y F. Slansky, Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.* 26:183-211. Slansky Jr., F. y P. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly wild and cultivated food plants. *Ecol. Monogr.* 47:209-228.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1969. *Biometría*. Blume ediciones, Madrid, 832 Pp.
- Stamp, N.E. y M.D. Bowers. 1986. Growth of the buckmoths *Hemileuca lucina* and *H. maia* (Saturniidae) on their own and on each other's hostplants. *J. Lepidopt. Soc.* 40:214-217.
- Tabashnik, B.E. 1983. Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by the butterfly, *Colias philodice eryphyle*. *Evolution* 37:150-162.
- Turnipseed, S.G. 1972. Response of soybean to foliage losses in South Carolina. *J. Econ. Entomol.* 65:224-229.
- Waldbauer, G.P. 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiology* 5:229-288.
- Whitham, T.G. 1981. Individual trees as heterogeneous environments: adaptation to herbivory or epigenetic noise?. En: *Insect and life history patterns: habitat and geographic variations*, Denno, R. F. y H. Dingle (Eds.). Springer Verlag, Berlin. Pp.:9-27.
- Williams, H.E. y M.D. Bowers. 1987. Factors affecting host-plant use by the montane butterfly *Euphydryas gillennii* (Nymphalidae). *Am. Midland Naturalist.* 118:153-161.

Recibido. 10/9/92

Aceptado. 29/1/94