

Evidencia de competencia intraespecífica en estadios larvales tempranos de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae)

PATRICIA C PEREYRA ✉

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), La Plata, ARGENTINA

RESUMEN. La polilla del tomate (*Tuta absoluta*) es la plaga más importante de este cultivo en varios países de América del Sur. Dada la baja movilidad de las larvas en sus primeros estadios, el objetivo de este estudio fue evaluar si la densidad de huevos y el área foliar afectan a la supervivencia, el tiempo de desarrollo y el peso pupal en esta especie. La densidad de huevos estuvo negativamente correlacionada con la supervivencia larval. El peso pupal, positivamente correlacionado con la fecundidad, disminuyó con un aumento de la densidad de larvas. Un incremento en la densidad de huevos tuvo un efecto débil pero positivo sobre el tiempo de desarrollo. El área foliar solo explicó un 39% de la variación en el número de huevos, por lo que existirían otros factores influyendo en la selección de sitios de oviposición. El área foliar no es útil para explicar la supervivencia, el peso pupal ni el tiempo de desarrollo de este insecto.

ABSTRACT. Evidence of intraspecific competition in early instars of the tomato moth, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae): The tomato moth (*Tuta absoluta*) is the major pest of this crop in many South American countries. Although larvae initiate new mines when they molt to the third instar, their density during the sedentary early instars may be critical for larval survival, developmental time and pupal weight. The objective of this study was to explore whether both the density of eggs and the leaf area influence intraspecific competition among early larval instars of this species in terms of larval survival, developmental time and weight of pupae. Increasing densities of eggs were negatively correlated with larval survival. The weight of pupae was positively related with fecundity and decreased with egg density. Increasing within-leaf egg density had a positive but weak effect on developmental time. About 39% of the variation in egg number was explained by leaf area, thus other factors might be influencing the selection sites for oviposition. Larval survival was negatively but weakly related with leaf area. This variable did not explain neither pupal weight nor developmental time.

INTRODUCCIÓN

La competencia intra e interespecífica en insectos fitófagos ha sido considerada, en general, poco importante en la dinámica poblacional de estas especies (Strong et al. 1984), pues se ha visto que las bajas densidades de herbívoros raramente se deben a una competencia por el recurso sino, en cambio, a la acción de enemigos naturales (efecto "top-down"; Hairston et al. 1960; Hunter & Price 1992) o a la mortalidad causada por la resistencia de las plantas hospedadoras (efecto "bottom-up"; Ohgushi 1992; Price 1992). Sin embargo, las interacciones de tipo horizontal podrían constituir importantes causas de mor-

talidad para ciertas especies que viven protegidas y que tienen escasa movilidad, como son los minadores de hojas (Auerbach et al. 1995).

Existen numerosos microlepidópteros de hábito minador que son relativamente sedentarios y que, por lo tanto, son afectados en forma directa (competencia por interferencia) o en forma indirecta (competencia por explotación) por individuos conespecíficos (Faeth 1991; Begon et al. 1995). En muchos de estos casos, los sitios de alimentación de las larvas reflejan las preferencias de las hembras por los sitios de oviposición, ya que los estadios inmaduros no pueden migrar (Auerbach & Simberloff 1989). El tamaño de las hojas, como medida de la cantidad de recurso disponible, es una

✉ CEPAVE; Calle 2 N° 584; 1900 La Plata; Buenos Aires, ARGENTINA. ppereyra@museo.fcnym.unlp.edu.ar

Recibido: 23 enero 2002; Revisado: 29 julio 2002
Aceptado: 30 julio 2002

característica de las plantas que puede influir sobre la competencia intraespecífica indirecta en estas especies (Clancy et al. 1993; Kimberling & Price 1996), afectando su abundancia, supervivencia y reproducción.

La polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) es un minador de hojas y de otras partes de la planta como flores, frutos, brotes y tallos, de origen Neotropical (Razuri & Vargas 1975; Moore 1983; Souza & Reis 1986), y está considerada la plaga más importante de este cultivo en la Argentina y en varios países de América del Sur (Leite et al. 1999; Suinaga et al. 1999; Torres et al., en prensa). Es una especie multivoltina que se alimenta de hojas y frutos de tomate, en los que cava galerías o minas causando daños severos. En Argentina fue registrada por primera vez en Mendoza en 1964 (Bahamondes & Mallea 1969) y ha sido poco estudiada hasta este momento (García & Espul 1982; Polack 1997; Botto et al., datos no publ.; Folcia & Botto, datos no publ.; Folcia et al., datos no publ.; Lietti et al., datos no publ.).

Tuta absoluta atraviesa por cuatro estadios larvales. Los dos primeros son bastante sedentarios, mientras que las larvas en los dos últimos estadios tienen la capacidad de desplazarse lo suficiente como para iniciar nuevas minas en el mismo folíolo o en uno diferente. A pesar de su habilidad para buscar nuevos recursos, una alta densidad larval dentro de un mismo folíolo puede tener un efecto crítico en los primeros estadios de desarrollo, disminuyendo finalmente la supervivencia larval y la fecundidad de los adultos. La escasez de recursos en etapas tempranas afecta el tiempo de desarrollo larval y el peso pupal de varias especies de minadores (Bultman & Faeth 1986).

Si bien el cultivo de tomate no parece ser un recurso limitante para *Tuta absoluta* a lo largo del ciclo de vida, la competencia podría ser importante en las primeras etapas larvales debido a su escasa movilidad. Suponiendo que la competencia intraespecífica es el proceso por el cual los individuos criados a una alta densidad disminuyen su supervivencia y su fecundidad, y que en ciertos herbívoros minadores constituye una causa de mortalidad importante, el objetivo de este trabajo fue evaluar si la densidad de huevos y el área del folíolo afectan a los individuos de *Tuta absoluta*

durante los primeros estadios larvales, tanto en su supervivencia como en su tiempo de desarrollo y en su peso pupal, este último a menudo relacionado con la fecundidad en los lepidópteros.

MÉTODOS

Para evaluar el efecto de la abundancia de huevos sobre el desempeño de *Tuta absoluta* en función del recurso disponible, se utilizaron 20 plantas de tomate, *Lycopersicon esculentum* Mill. (var. Platense), cultivadas en macetas de 20 cm de diámetro con tierra fertilizada, en el invernáculo del CEPAVE, durante la primavera de 1998. Las plantas fueron regadas cada 2–3 días y, al alcanzar una altura de 45–56 cm, fueron trasladadas a un invernáculo de la localidad de Pereyra (provincia de Buenos Aires). Las mismas fueron intercaladas con las de un cultivo de tomate cuya altura era similar a la de las plantas en maceta, y dejadas entre las 18:00 y 09:00 h del día siguiente, lapso en el que la actividad de oviposición de los adultos es mayor. Luego, las plantas fueron llevadas al laboratorio donde en cada una se marcaron al azar cinco folíolos, tomados a lo largo de toda la planta ($n = 100$ folíolos). En cada folíolo marcado con una cinta indicadora se registró la cantidad de huevos y se midió el ancho y la longitud del mismo. Finalmente, las plantas fueron trasladadas al bioterio del CEPAVE, donde se mantuvieron a 25 ± 2 °C, un fotoperíodo de 16-8 h (luz-oscuridad) y una humedad relativa de 60%. Hacia el tercer día después de la oviposición, los huevos de *Tuta absoluta* eclosionaron y las larvas iniciaron pequeñas minas. Para evitar la pérdida de larvas en el desplazamiento hacia otras hojas, una vez que mudaron al tercer estadio los folíolos fueron cortados y puestos en cápsulas (10 cm de diámetro) con papel de filtro humedecido, donde se adicionó alimento (hojas de tomate ad-libitum) para que las larvas completaran el desarrollo. La oferta de alimento suplementario a las larvas a partir del tercer estadio en laboratorio simuló lo que ocurre en el campo, donde éstas pueden abandonar las minas y cavar nuevas minas en la misma u otra hoja cuando agotan el recurso. Los individuos fueron alimentados hasta la pupación, momento en que se computó la duración del estado larval y se pesaron las pupas con balanza analítica, 48 h después de formadas.

Se realizaron Análisis de Correlación Lineal, estimándose el coeficiente r de Pearson entre: 1) la densidad de huevos en cada folíolo (número/cm²) y el porcentaje de supervivencia larval, el peso pupal y el tiempo de desarrollo larval, y 2) entre el área foliar y el número de huevos, el porcentaje de supervivencia, el peso pupal y el tiempo de desarrollo larval. En aquellos casos en que el coeficiente de determinación (R^2) fue mayor que 0.5 se realizó un Análisis de Regresión Lineal y se obtuvo la ecuación de la recta correspondiente. A fin de evaluar la significancia del modelo de regresión lineal se realizó un ANOVA.

El peso pupal de un grupo de hembras ($n = 10$) fue, a su vez, relacionado con la fecundidad. Ésta se estimó como el número de huevos por hembra, aislando a cada una de ellas con un par de machos en botellas plásticas de 1 L. A cada una se le colocó una hoja compuesta de tomate que fue renovada diariamente para realizar el conteo de huevos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En un trabajo previo (Pereyra, datos no publ.) se observó que el área foliar podía ser calculada a partir de mediciones de la longitud y el ancho del folíolo utilizando la fórmula del área de un triángulo. Sobre una muestra de folíolos de diversos tamaños (5.0–14.0 cm de longitud y 3.0–7.2 cm de ancho) tomada en el campo, se realizó un Análisis de Regresión entre el área foliar (A_f) y el área del triángulo (A_t), hallándose la siguiente ecuación: $A_f = 3.51 + 0.99 \times A_t$ ($R^2 = 0.95$; $F_{(1,92)} = 1694.43$; $P < 0.001$). Esto indicó que el área foliar podía ser estimada a partir de la longitud y el ancho en análisis posteriores.

Densidades crecientes de huevos por folíolo estuvieron negativamente relacionadas con el porcentaje de supervivencia larval (previa transformación arcoseno; $r = -0.69$, $P < 0.001$; Figura 1a). Al aumentar la densidad de huevos también disminuyó el peso pupal ($r = -0.63$, $P < 0.001$; Figura 1b). Sobre un total de 181 individuos que puparon, el peso pupal promedio (\pm DE) fue de 2.27 ± 0.38 mg, mientras que pupas criadas sin competencia alcanzan valores promedio de 4.27 mg en hembras y 3.19 mg en machos (Thomazini et al. 2000). Los resultados de estos análisis indican que el aumento de la densidad de huevos podría oca-

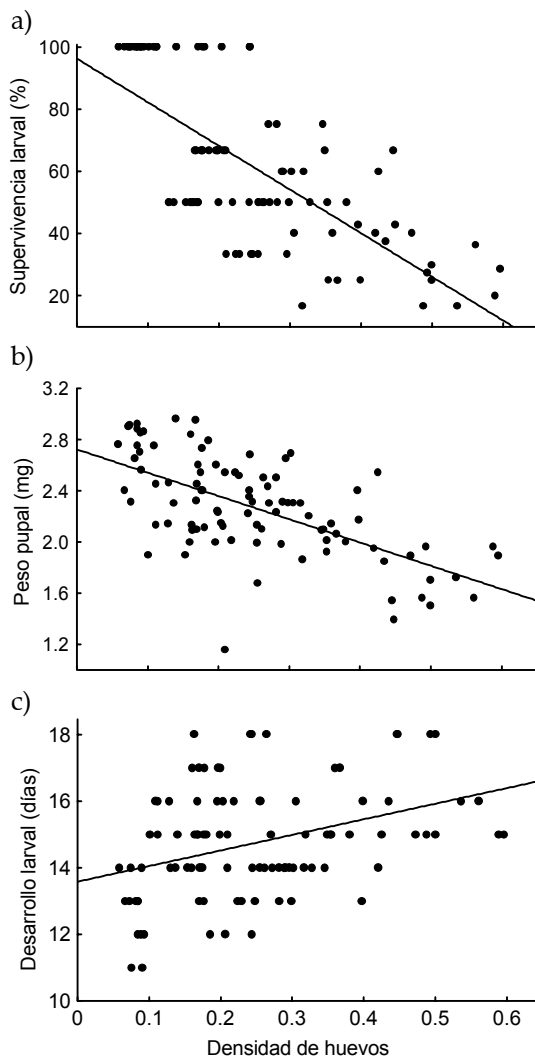


Figura 1. Relación entre la densidad de huevos de *Tuta absoluta* (número de huevos/cm² de folíolo) y a) el porcentaje de supervivencia larval ($R^2 = 0.48$, $n = 95$), b) el peso pupal ($R^2 = 0.39$; $n = 95$), y c) el tiempo de desarrollo larval ($R^2 = 0.15$; $n = 95$).

Figure 1. Relationship between the density of eggs of *Tuta absoluta* (number of eggs/cm² of leaflet) and a) percentage of larval survival ($R^2 = 0.48$, $n = 95$), b) pupal weight ($R^2 = 0.39$, $n = 95$), and c) larval developmental time ($R^2 = 0.15$, $n = 95$).

sionar una mortalidad densodependiente debida a la competencia intraespecífica en los primeros estadios larvales. Además, la disminución del peso pupal en función del aumento de la densidad de huevos ocasionaría una disminución en la fecundidad, ya que ambas variables están positivamente correlacionadas ($r = 0.84$; $P < 0.01$; Figura 2). Esto sugiere que aquellas larvas hembras que alcancen mayor

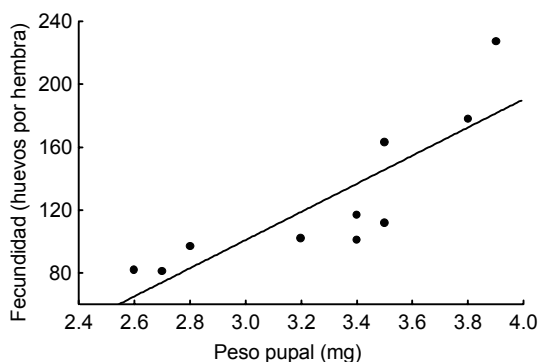


Figura 2. Relación entre el peso de las pupas de *Tuta absoluta* y su fecundidad. La recta representa la siguiente ecuación: $Fecundidad = -167.50 + 89.48 \times peso$ ($R^2 = 0.71$; $F_{(1,8)} = 19.35$; $P < 0.01$).

Figure 2. Relationship between weight of *Tuta absoluta* pupae and its fecundity. The line represents the following equation: $Fecundity = -167.50 + 89.48 \times weight$ ($R^2 = 0.71$; $F_{(1,8)} = 19.35$; $P < 0.01$).

peso pupal dejarán mayor descendencia en la siguiente generación.

La relación entre el tiempo de desarrollo larval y la densidad de huevos se muestra en la Figura 1c ($r = 0.39$; $P < 0.001$). Si bien se observó una mayor duración del estado larval a mayor densidad de huevos, lo que haría más vulnerable a este herbívoro frente a un enemigo natural (Price et al. 1980), esta variable explicó una proporción muy pequeña de la variación en el tiempo de desarrollo. El tiempo de desarrollo promedio (\pm DE) fue de 14.84 ± 1.60 días, mientras que otros trabajos reportan valores promedio de 11.33–12.80 días, también a 25 ± 2 °C, cuando los individuos no sufren el efecto de la competencia (Giustolin & Vendramim 1994; Thomazini et al. 2000).

Debido a que el efecto de la densidad de huevos se manifiesta en las primeras etapas de desarrollo, su acción es mayor, en primer lugar, sobre la supervivencia, luego sobre el peso pupal y, en menor medida, sobre el tiempo de desarrollo larval, y parece que aquellas larvas que logran sobrevivir se recuperan luego con el alimento adicional.

El número de huevos y el área foliar estuvieron positivamente correlacionados ($r = 0.62$; $P < 0.001$; Figura 3), sobre un total de 350 huevos contados en los 100 folíolos y un promedio (\pm DE) de 0.24 ± 0.13 huevos/cm². El área

foliar solo explicó el 39% de la variación en el número de huevos y, por lo tanto, es de esperar que existan otros factores que también influyan en la selección de sitios de oviposición. Muchos herbívoros evitan las hojas donde ya fueron puestos otros huevos o que han sido previamente minadas o dañadas (Faeth 1986); este puede ser el caso de *Tuta absoluta*. No obstante, a una mayor densidad de huevos la supervivencia larval y el peso pupal fueron menores.

El porcentaje de supervivencia larval y el área foliar presentaron una correlación inversa débil, aunque estadísticamente significativa ($r = -0.27$, $P < 0.05$), sobre un total de 181 larvas que sobrevivieron hasta la pupación. El área foliar no estuvo correlacionada con el peso pupal ($r = 0.14$, $P > 0.15$); tampoco el tiempo de desarrollo larval ($r = 0.045$, $P > 0.69$).

Los mecanismos involucrados en las interacciones competitivas varían entre las distintas especies. Por ejemplo, en poblaciones del minador de la alfalfa *Agromyza frontella* ocurre mortalidad larval densodependiente causada por competencia por interferencia o explotación (Quiring & McNeill 1984). Una mayor supervivencia de otro minador, *Cameraria* sp., está positivamente correlacionada con el mayor tamaño de las hojas de su planta hospedadora, *Quercus emoryi* (Bultman & Faeth 1986). Las especies minadoras que permanecen todo el estado larval en una misma hoja presentan pesos pupales correlacionados negativamen-

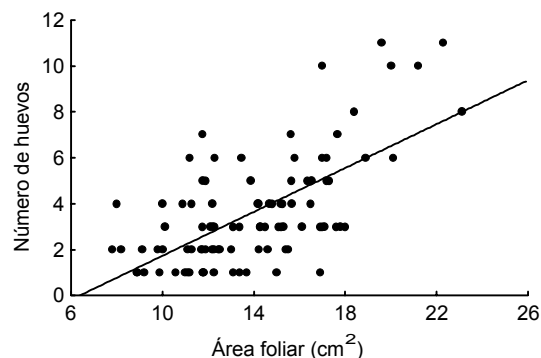


Figura 3. Relación entre el número de huevos de *Tuta absoluta* y el área foliar ($R^2 = 0.39$; $n = 95$).

Figure 3. Relationship between the number of eggs of *Tuta absoluta* and the leaf area ($R^2 = 0.39$; $n = 95$).

tec con la densidad de minas de una hoja (Quiring & McNeill 1984; Stiling et al. 1984).

El tamaño de la hoja de tomate no parece afectar mucho el desempeño de *Tuta absoluta* y, por lo tanto, no sirve para predecir la susceptibilidad del tomate frente a esta plaga; es decir que no implicaría, por ejemplo, que el uso de variedades de tomate con folíolos pequeños sea más conveniente. *Tuta absoluta* no exhibe una fuerte respuesta al tamaño de la hoja, en contraste con otras especies minadoras como *Hydrellia valida*, para la cual el área foliar es un recurso limitante en todo su desarrollo (Stiling et al. 1984). Esto se debe a la capacidad de las larvas mayores de *Tuta absoluta* de abandonar las minas y moverse hacia otras hojas; los individuos de tercer y cuarto estadios no son suficientemente sedentarios como para ser vulnerables a los efectos de otras larvas, y están en condiciones de evitar el efecto dejando la mina en la que se encuentran y abriendo otra en el mismo folíolo o en uno diferente. Sin embargo, la densidad de huevos, y por consiguiente la densidad de larvas dentro de un folíolo, afecta los primeros estadios de desarrollo y lo que ocurre en esas etapas parece dejar consecuencias en la supervivencia y reproducción de *Tuta absoluta*.

AGRADECIMIENTOS

A los Dres. R. Sarandón y N. Sánchez.

BIBLIOGRAFÍA

- AUERBACH, MJ; EF CONNOR & S MOPPER. 1995. Minor miners and major miners: population dynamics of leaf-mining insects. Pp. 83-110 en: N Capuccino & PW Price (eds). *Population dynamics. New approaches and synthesis*. 1ra edn. Academic Press.
- AUERBACH, M & D SIMBERLOFF. 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth. *Ecol. Entomol.* **14**:131-140.
- BAHAMONDES LA & AR MALLEA. 1969. Biología en Mendoza de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae), especie nueva para la República Argentina. *Rev. Fac. Cs. Agr. Mendoza* **15**:96-104.
- BEGON, M; JL HARPER & CR TOWNSEND. 1995. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona, España. 886 pp.
- BULTMAN, TL & SH FAETH. 1986. Effect of within leaf density and leaf size on pupal weight of a leaf miner, *Cameraria* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Southwest. Nat.* **31**:201-206.
- CLANCY, KM; PW PRICE & CF SACCHI. 1993. Is leaf size important for a leaf-galling sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae)? *Environ. Entomol.* **22**:116-126.
- FAETH, SH. 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host-plant. *Ecology* **67**:479-494.
- FAETH, SH. 1991. Effect of oak leaf size on abundance, dispersion, and survival of the leafminer *Cameraria* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae). *Environ. Entomol.* **20**:196-204.
- GARCÍA, MF & JC ESPUL. 1982. Bioecología de la polilla del tomate (*Scrobipalpula absoluta*) en Mendoza, República Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias-INTA* **17**:135-146
- GIUSTOLIN, TA & JD VENDRAMIM. 1994. Efeito de duas espécies de tomateiro na biologia de *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick). *An. Soc. Entomol. Brasil* **23**:511-517.
- HAIRSTON, NG; FE SMITH & LB SLOBODKIN. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* **94**:421-425.
- HUNTER, MD & P PRICE. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* **73**:724-732.
- KIMBERLING, DN & PW PRICE. 1996. Competition, leaf morphology, and host clone effects on leaf-galling grape phylloxera (Homoptera: Phylloxeridae). *Environ. Entomol.* **25**:1147-1153.
- LEITE, GLD; M PICANCO; JC ZANUNCIO; GN JHAM & MF MOURA. 1999. Efecto de los niveles de fertilización en la intensidad de ataque de *Tuta absoluta* en *Lycopersicum hirsutum* y *L. esculentum*. *Manejo Integrado de Plagas* **53**:72-76.
- MOORE, JE. 1983. Control of tomato leafminer (*Scrobipalpula absoluta*) in Bolivia. *Trop. Pest Manage.* **29**:231-238.
- OHGUSHI, T. 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. Pp. 200-241 en: M Hunter; T Ohgushi & P Price (eds). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press. 495 pp.
- POLACK, LA. 1997. El control químico en el contexto del manejo integrado de plagas. En: 7a Jornadas sobre Cultivos Protegidos. UEEA INTA Gran Buenos Aires - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. 5p.
- PRICE, PW. 1992. Plant resources as the mechanistic basis for the insect herbivore population dynamics. Pp. 139-175 en: M Hunter; T Ohgushi & P Price (eds). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press. 495 pp.
- PRICE, PW; CE BOUTON; P GROSS; BA MCPHERON; JN THOMPSON & AE WEIS. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**:41-65.
- QUIRING, DT & JN MCNEILL. 1984. Exploitation and interference intraspecific larval competition in the dipteran leaf miner, *Agromyza frontella* (Rondani). *Can. J. Zool.* **62**:421-427.

- RAZURI, V & E VARGAS. 1975. Biología e comportamiento de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) en tomatera. *Rev. Peru. Entomol.* **18**:84-89.
- SOUZA, JC & PR REIS. 1986. Controle da traca do tomateiro em Minas Gerais. *Pesqui. Agropecu. Bras.* **21**:343-354.
- STILING, PD; BV BRODBECK & DR STRONG. 1984. Intraspecific competition in *Hydrella valida* (Diptera: Ephydriidae) a leaf miner of *Spartina alterniflora*. *Ecology* **65**:660-662.
- STRONG, DR; JH LAWTON & R SOUTHWOOD. 1984. *Insects on plants*. Harvard University Press.
- SUINAGA, FA; M PICANCO; GN JHAM & SH BROMMONSCHENKEL. 1999. Causas químicas de resistencia de *Lycopersicon peruvianum* (L.) a *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *An. Soc. Entomol. Brasil* **28**:313-321.
- THOMAZINI, APBW; JD VENDRAMIN & MTR LOPES. 2000. Extratos aquosos de *Trichilia pallida* e a traca do tomateiro. *Sci. Agric.* **57**:13-17.
- TORRES, JB; CA FARIA; WS EVANGELISTA & D PRATISSOLI. En prensa. Within-plant distribution of the leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) immatures in processing tomatoes, with notes on plant phenology. *Int. J. Pest Manage.*