

Efectos de la calidad del alimento en la tucura *Dichroplus pratensis* Bruner (Orthoptera: Acrididae)

PATRICIA C PEREYRA, NORMA E SÁNCHEZ Y MARÍA L DE WYSIECKI

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE),
CONICET-UNLP, 2-584, 1900 La Plata, Argentina

RESUMEN

Los acridios están frecuentemente asociados a plantas que sufren estrés hídrico y térmico, en pastizales con sequías estacionales marcadas. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de hojas de maíz, *Zea mays*, sometidas a marchitamiento artificial, en el comportamiento alimentario, la supervivencia y la fecundidad de *Dichroplus pratensis* en laboratorio. Se utilizaron hojas turgentes y hojas marchitas para evaluar la preferencia alimentaria, tasas de consumo, crecimiento y eficiencia de conversión de alimento. Se computó la supervivencia diaria, la duración del 5to estadio ninfal, el período de preoviposición y la fecundidad en hembras criadas con ambos tipos de alimentos.

Tanto ninfas de 5to estadio como adultos mostraron una marcada preferencia por el alimento marchito. Las ninfas alimentadas con hojas marchitas crecieron y consumieron más que las alimentadas con hojas turgentes. En los adultos, hubo una mayor tendencia al consumo de alimento marchito, sin embargo, no se hallaron diferencias entre alimentos para la tasa de crecimiento relativo. No hubo tampoco diferencias entre tratamientos en la supervivencia, duración del 5to estadio ninfal, período de preoviposición y fecundidad.

Palabras clave: *Dichroplus pratensis*, acridios, calidad del alimento, preferencia alimentaria.

Food quality effects on the grasshopper *Dichroplus pratensis* Bruner (Orthoptera: Acrididae)

SUMMARY

Acridids are often related to water and temperature stressed plants in grasslands during seasonal drought periods. The objective of this paper was to evaluate the effect of artificially wilted leaves of maize, *Zea mays*, on the feeding behavior, survivorship and fecundity of *Dichroplus pratensis* in the laboratory. Turgid and wilted maize leaves were used for the experiments to evaluate the feeding preference, growth and consumption rates, and efficiency of conversion of food of *D. pratensis*. Daily survivorship, duration of 5th nymphal instar, preoviposition period and fecundity of females reared with turgid and wilted leaves were computed.

Fifth instar nymphs and adults showed a strong preference for wilted food. Nymphs fed with this kind of food grew and consumed more than those fed with turgid leaves. Adults

Recibido el 13 de marzo de 1996. Aceptado el 20 de diciembre de 1996.

exhibited a tendency to consume more wilted food, however, no differences were found in the relative growth rates, survivorship, duration of fifth nymphal instar, preoviposition period and fecundity between turgid and wilted leaves.

Key words: *Dichroplus pratensis*, acridids, food quality, feeding preference.

INTRODUCCIÓN

Hasta hace unas décadas las variaciones numéricas de los insectos herbívoros eran atribuidas primariamente a factores abióticos como el clima (Andreawartha y Birch, 1954) o factores bióticos como competencia, parasitismo, predación y enfermedades (Hairston *et al.*, 1960). Rhoades (1985) sugirió que ninguno de estos factores explica por sí sólo, las fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones de insectos herbívoros en el tiempo. Por otro lado, Denno y McClure (1983) y Hanks y Denno (1993) sostienen que la calidad y cantidad de alimento y las características defensivas de las plantas, constituyen la causa de los aumentos numéricos en las poblaciones. Las plantas, bajo diversos factores de estrés, sufren profundos cambios en su calidad nutricional (Rhoades, 1985; Heinrichs, 1989). El estrés de tipo hídrico puede conducir a un aumento en la calidad nutricional de las plantas, haciendo decrecer la resistencia a los insectos herbívoros (White, 1974, 1976 y 1978). Esto se produce por un aumento en la disponibilidad de nutrientes (McNeill y Southwood, 1978; Mattson y Haack, 1987), por una degradación de las proteínas y un aumento en la concentración de aminoácidos solubles (Jones *et al.*, 1980; Haglund, 1980), los cuales quedan disponibles para los herbívoros en los tejidos afectados (Brodbeck y Strong, 1987; Haukioja y Neuvonen, 1987; Holtzer *et al.*, 1989); o bien por la disminución en las concentraciones de compuestos defensivos (Louda y Collinge, 1992). Además, muchos de los solutos que aumentan su concentración en respuesta al estrés hídrico (Bernays y Chapman 1978), sirven como fago-

estimulantes y nutrientes primarios para los insectos herbívoros. De esta manera, estas plantas pueden ser más atractivas y/o nutritivas que aquellas que no sufren el estrés (Scriber y Slansky, 1981; Mattson y Haack, 1987), pudiendo en algunos casos, incrementar el consumo, la supervivencia y la fecundidad de los mismos.

El contenido en agua de las hojas es frecuentemente usado como un indicador de estrés hídrico y está relacionado con el potencial agua de la hoja (Larcher, 1975). El déficit de agua de las plantas cumple un papel importante en la preferencia y el desempeño de los herbívoros, y por consiguiente en la dinámica poblacional de los insectos (Holtzer *et al.*, 1989).

Entre los insectos más frecuentemente asociados a plantas que sufren estrés hídrico y térmico se encuentran los acridios, que habitan amplias zonas de pastizales templados y subtropicales con sequías estacionales muy marcadas. Las poblaciones de estos insectos sufren variaciones numéricas entre diferentes años, estando las mayores densidades correlacionadas positivamente con los años secos (Dempster, 1963, Gage y Mukerji, 1977, Capinera y Horton, 1989).

A su vez, en los acridios se observa preferencia por tejido vegetal dañado, enfermo o de bajo contenido de agua (Lewis 1982, Lewis y Bernays 1985).

Dichroplus pratensis Bruner es un acridio de amplia distribución en la Argentina y muy abundante en zonas de pastizales en las provincias de Buenos Aires y La Pampa (de Wysiecki y Sánchez, 1992), cuyas poblaciones muestran variaciones en su número en los diferentes años. A fin de buscar elemen-

tos que contribuyan a explicar estas variaciones, el objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de hojas de maíz, sometidas a marchitamiento artificial, sobre el comportamiento alimentario, supervivencia y fecundidad de *D. pratensis*.

Se seleccionó al maíz como alimento teniendo en cuenta la preferencia de *D. pratensis* por las gramíneas (de Wysiecki y Sánchez, 1992) y su facilidad de cultivo en condiciones de laboratorio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Oviposiciones de *D. pratensis*, recolectadas en Santa Rosa, La Pampa, fueron colocadas en un bioterio a $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 50 % HR y 16 horas de luz y 8 de oscuridad hasta su eclosión. Las ninfas se alimentaron hasta el 5to estadio ninfal con hojas de maíz y de repollo fresco, y fueron provistas de agua en forma permanente.

Se utilizaron plantas de maíz, cultivadas en macetas con tierra fertilizada y regada regularmente, en un invernáculo. Entre los 20 y 22 días de la siembra, las hojas de maíz fueron sometidas a 2 tratamientos diferentes: 1) Turgente: hojas cortadas y colocadas inmediatamente en recipientes con agua, y 2) Marchito: hojas cortadas y secadas a estufa a 40°C durante 1 h. Para marchitar las hojas Lewis (1982, 1984) propuso un método según el cual las hojas eran cortadas y expuestas al sol, hasta que la pérdida de turgencia se hacía visible. Efectos similares se obtienen secando en estufa a 40°C durante un lapso fijo, método que se adoptó en este trabajo para estandarizar las condiciones.

El porcentaje de agua fue de $93,95 \% \pm 0,65$ ($\bar{x} \pm \text{DS}$) para hojas turgentes ($n = 10$), $92,34 \% \pm 0,29$ ($\bar{x} \pm \text{DS}$) para hojas marchitadas 1 hora ($n = 10$), y $92,15 \% \pm 0,46$ ($\bar{x} \pm \text{DS}$) para hojas marchitadas 2 horas ($n = 10$). Se comparó el contenido de agua (%) de hojas turgentes con el de hojas sometidas a una hora y dos horas de marchitamiento, median-

te un ANOVA y test de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995). El ANOVA ($F = 40,49$, g.l.= 2,27, $P < 0,001$) indicó diferencias altamente significativas entre el control (turgente) y los otros dos tratamientos (entre los cuales no hubo diferencias, según test de Tukey). La diferencia en el porcentaje de agua entre el tratamiento turgente y el marchito (1 h) fue de 1,61 %. En consecuencia, se optó por secar el material durante una hora.

Bajo las condiciones de bioterio mencionadas, se realizaron los siguientes experimentos.

1. Preferencia alimentaria

A fin de evaluar la preferencia de *D. pratensis* por hojas de maíz turgentes y marchitas, individuos de 5to estadio ninfal y adultos fueron separados en jaulas de alambre tejido (20 x 20 x 27 cm de altura). Los mismos se encontraban, hasta el momento del experimento, bajo un régimen de alimento mixto (maíz y repollo) y con agua disponible. Se realizaron 8 repeticiones (jaulas) para el 5to. estadio ninfal y 5 repeticiones para adultos. En cada jaula se colocaron 4 individuos del mismo sexo y estado de desarrollo con dos raciones de pesos similares en los extremos, una turgente y otra marchita, permitiendo a los acridios alimentarse *ad-libitum*. Al cabo de 24 h, se retiró el alimento remanente y se pesó. El alimento consumido quedó determinado por la diferencia entre el peso inicial y final de cada ración. A fin de corregir la deshidratación que sufren las hojas a lo largo del experimento, se utilizó un factor de corrección para cada tratamiento. Para ello se colocaron 5 raciones de hojas frescas y 5 de marchitas bajo condiciones similares que las del experimento y se estimó el porcentaje de agua perdido en cada caso, que se adicionó al peso final correspondiente para obtener el peso inicial del alimento ofrecido. Los valores de consumo de hojas turgentes y marchitas en cada jaula fueron expresados en $\text{mg. individuo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ y en porcentaje, y analizados mediante

un ANOVA, previa transformación arcoseno de los porcentajes (Sokal y Rohlf, 1995).

2. Consumo y eficiencia alimentaria

El consumo, crecimiento y eficiencia alimentaria se determinó en el 5to estadio ninfal y en el estado adulto de individuos machos y hembras de *D. Pratensis*. Los ensayos se realizaron después de la muda al 5to estadio ninfal y a adulto utilizando un diseño experimental completamente aleatorizado. Los individuos, sometidos a un ayuno previo de 2 h, fueron pesados y colocados individualmente en botellas plásticas con raciones pesadas de alimento turgente y marchito. Transcurridas 48 h, los acridios, restos de alimentos y heces se llevaron a estufa a 60°C durante 72 h hasta obtener el peso seco constante y se pesaron en una balanza Mettler Mod.CH806. La biomasa ganada por cada individuo se calculó a partir de la diferencia entre el peso seco inicial y peso seco final, mientras que el alimento consumido se estimó como la diferencia entre el alimento seco ofrecido y el remanente al final del experimento. El peso seco inicial de los acridios y las hojas de maíz se estimó a partir del peso fresco inicial y un factor de conversión. El factor de conversión se obtuvo en forma similar al descrito anteriormente. Las tasas de consumo y crecimiento relativos se expresaron en relación al peso promedio de cada acridio.

Se utilizaron técnicas gravimétricas (Waldbauer, 1968) para medir los siguientes índices nutricionales:

Tasa de consumo relativo (TCoR) = alimento ingerido / peso promedio individuo / día (mg.mg⁻¹.día⁻¹)

Tasa de crecimiento relativo (TCrR) = biomasa ganada / peso promedio individuo / día (mg.mg⁻¹.día⁻¹)

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

Eficiencia de conversión de alimento digerido en biomasa (ECD) = biomasa ganada / (alimento ingerido - heces) x 100 (%)

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

Para evaluar el efecto de los tratamientos (turgente y marchito) sobre los índices nutricionales, se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado, para un ANOVA con nivel de significancia del 5%. Los valores (%) de ECI, ECD y DA fueron transformados a arcoseno para su análisis estadístico (Sokal y Rohlf, 1995).

3. Desarrollo, supervivencia y fecundidad

Las ninfas recién mudadas al 5to estadio se separaron por sexo en dos grupos, asignando aleatoriamente 13 parejas al tratamiento marchito y 14 al turgente. Cada pareja se colocó en una botella plástica sin fondo, de 1,5 l, enterrada en una cama de arena y tierra de 5 cm de profundidad. La alimentación se realizó cada 48 h. Diariamente se observó la supervivencia de los individuos. A partir de la muda al estado adulto, se tamizó 3 veces por semana el recipiente con arena y tierra, a fin de sacar oviposiciones.

El efecto del alimento sobre la duración del 5to estadio ninfal, la fecundidad (número de huevos /hembra) y la duración del periodo de preoviposición se compararon con un ANOVA previa transformación de los datos a raíz cuadrada. Las diferencias se consideraron significativas cuando $P < 0,05$ (Sokal y Rohlf, 1995).

Para cada tratamiento se graficaron las tasas diarias de supervivencia a partir del 5to estadio ninfal, y las curvas fueron comparadas mediante un test de G (Sokal y Rohlf, 1995).

Tabla 1. Preferencia alimentaria de *D. pratensis* expresada en porcentaje de alimento consumido por jaula y en peso (mg) de alimento consumido por individuo en 24 h. Los valores fueron corregidos mediante la adición del porcentaje de agua perdido por deshidratación durante el experimento (turgente: 8,54 % y marchito: 16,65 %).

Feeding preference of *D. pratensis* in percentage of food consumed per cage and in food weight consumed per individual in 24 h. Values were corrected through the addition of the percentage of lost water during the experiment (turgid: 8.54 % and wilted: 16.65 %).

		% alimento consumido / jaula		mg alimento consumido / individuo	
		\bar{X}	E.S.	\bar{X}	E.S.
5to. estadio ninfal	turgente	24,77	± 4,34 *	76,56	± 15,90 *
	marchito	75,23	± 4,34	222,19	± 16,15
adulto	turgente	14,16	± 5,99 *	45,00	± 16,00 *
	marchito	85,84	± 5,99	253,00	± 24,00

* diferencias significativas a $P < 0,001$

* statistical differences $P < 0.01$

RESULTADOS

1. Preferencia alimentaria

Las ninfas de 5to estadio y los adultos de *D. pratensis* mostraron una marcada preferencia por el alimento marchito (Tabla 1). En las ninfas de 5to. estadio y en los adultos se observó un porcentaje de consumo y un consumo en mg / individuo significativamente mayor ($P < 0,001$) de alimento marchito que de turgente. Promediando el consumo absoluto de machos y hembras, el alimento marchito fue consumido casi tres veces más que el turgente por los individuos de 5to. estadio ninfal y casi seis veces más por los adulto.

2. Consumo y eficiencia alimentaria

Las tasas de crecimiento relativo muestran que los individuos juveniles criados con alimento marchito crecieron más rápido que aquellos alimentados con maíz turgente. El crecimiento en individuos adultos no presen-

tó esa diferencia, y fue en general menor que en los de 5to estadio ninfal, por estar afectado por la reproducción. Los individuos de 5to estadio ninfal alimentados con hojas marchitas crecieron y consumieron más que los alimentados con hojas turgentes. Las hembras alimentadas con hojas marchitas de maíz, crecieron a una tasa significativamente mayor ($P < 0,003$) que aquellas que consumieron alimento turgente (Tabla 2). Considerando machos y hembras juntos, la tasa de crecimiento fue estadísticamente diferente ($P < 0,019$) entre los tratamientos, creciendo también a una mayor tasa los individuos alimentados con alimento marchito (Tabla 2). La tasa de consumo relativo mostró una diferencia significativa ($P < 0,001$) entre tratamientos considerando los sexos juntos y separados (Tabla 2). En todos los casos consumieron más alimento marchito. Además, esta tasa decreció con la edad en ambos tratamientos. Con respecto a las eficiencias bruta (ECI) y neta (ECD) no se observaron diferencias significativas entre tratamientos, para ambos

Tabla 2. Índices nutricionales para individuos de 5to. estadio ninfal de *D. pratensis* alimentados con hojas de maíz turgentes (T) y marchitas (M), n = número de individuos.Nutritional indexes for 5th nymphal instar individuals of *D. pratensis* fed with turgid (T) and wilted (M) maize leaves, n = number of individuals.

Índices nutricionales	machos y hembras		machos		hembras	
	T (n=12) $\bar{X} \pm E.S.$	M (n=12) $\bar{X} \pm E.S.$	T (n=7) $\bar{X} \pm E.S.$	M (n=6) $\bar{X} \pm E.S.$	T (n=5) $\bar{X} \pm E.S.$	M (n=6) $\bar{X} \pm E.S.$
TCrR	0,040 ± 0,008 P < 0,019	0,079 ± 0,012	0,025 ± 0,007 P > 0,262	0,043 ± 0,014	0,060 ± 0,012 P < 0,003	0,113 ± 0,060
TCoR	0,385 ± 0,036 P < 0,001	0,571 ± 0,037	0,348 ± 0,024 P < 0,001	0,448 ± 0,021	0,423 ± 0,001 P < 0,001	0,695 ± 0,011
ECI	15,37 ± 5,14 P > 0,602	16,46 ± 2,43	15,66 ± 8,78 P > 0,991	12,64 ± 3,56	14,97 ± 3,53 P > 0,214	20,30 ± 2,73
ECD	34,68 ± 9,99 P > 0,276	54,68 ± 9,02	22,25 ± 13,13 P > 0,413	48,87 ± 15,70	52,07 ± 17,93 P > 0,611	64,15 ± 8,56
DA	44,29 ± 5,33 P > 0,192	35,07 ± 4,15	56,64 ± 4,27 P < 0,023	37,65 ± 6,03	26,96 ± 4,56 P > 0,524	34,49 ± 6,07

sexos separados o juntos (Tabla 2). Para la digestibilidad aparente (DA), los dos tratamientos resultaron estadísticamente similares al considerar ambos sexos juntos. Sin embargo, para los machos, el alimento fresco fue

significativamente más digerible ($P < 0,023$) que el marchito (Tabla 2). En este último caso, una mayor digestibilidad del alimento turgente no llegó a compensar un bajo consumo para alcanzar una tasa de crecimiento mayor.

Tabla 3. Tasas de crecimiento y consumo relativos de adultos de *D. pratensis* alimentados con hojas de maíz turgentes (T) y marchitas (M), n = número de individuos.Relative growth and consumption rates of adults of *D. pratensis* fed with turgid (T) and wilted (M) maize leaves, n = number of individuals.

Índices nutricionales	machos y hembras		machos		hembras	
	T (n=10) $\bar{X} \pm E.S.$	M (n=10) $\bar{X} \pm E.S.$	T (n=5) $\bar{X} \pm E.S.$	M (n=5) $\bar{X} \pm E.S.$	T (n=5) $\bar{X} \pm E.S.$	M (n=5) $\bar{X} \pm E.S.$
TCrR	0,035 ± 0,013 P > 0,824	0,034 ± 0,012	0,044 ± 0,021 P > 0,971	0,046 ± 0,023	0,026 ± 0,018 P > 0,816	0,022 ± 0,005
TCoR	0,100 ± 0,036 P < 0,001	0,297 ± 0,037	0,020 ± 0,020 P < 0,003	0,273 ± 0,055	0,181 ± 0,048 P > 0,091	0,320 ± 0,053

Tabla 4. Duración del 5to estadio ninfal y del período de preoviposición, y fecundidad de individuos de *D. pratensis* alimentados con hojas de maíz marchitas y turgentes.

Duration of 5th nymphal instar, oviposition period and fecundity of individuals of D. pratensis fed with turgid and wilted maize leaves.

	5to. estadio ninfal (días) $\bar{x} \pm D.S.$	período de pre- oviposición (días) $\bar{x} \pm D.S.$	fecundidad (No. huevos / hembra) $\bar{x} \pm D.S.$
marchitas	11,31 \pm 0,94	23,90 \pm 5,54	37,44 \pm 25,20
turgentes	11,86 \pm 1,91	25,36 \pm 4,47	22,11 \pm 7,16
P	0,36	0,51	0,19

En los adultos existió una mayor tendencia al consumo de alimento marchito. Se encontraron diferencias significativas en la tasa de consumo relativo para machos y hembras juntos ($P < 0,0015$), y para machos ($P < 0,0026$) (Tabla 3). Sin embargo, para el estado adulto no se hallaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para la tasa de crecimiento relativo, tanto para los sexos agrupados o separados (Tabla 3). Los adultos tienen en general un comportamiento alimentario irregular, debido a la actividad reproductiva, tendiendo a disminuir sus tasas de crecimiento y de consumo, por lo que no fueron estimadas las eficiencias de conversión de alimento en biomasa (ECI y ECD) ni de la digestibilidad aproximada (DA).

3. Desarrollo, supervivencia y fecundidad

No existieron diferencias significativas en la duración del 5to estadio ninfal, ni en el período de preoviposición, ni en la fecundidad entre los individuos alimentados con hojas marchitas y los alimentados con hojas turgentes (Tabla 4). Tampoco existieron diferencias significativas entre las curvas de supervivencia ($G = 17,26$; $g.l. = 64$; $P > 0.05$) (Fig. 1) para ambos tratamientos.

DISCUSIÓN

Este estudio permitió demostrar una respuesta de *D. pratensis* a corto plazo, que se tradujo en una preferencia por hojas de maíz sometidas a marchitamiento artificial.

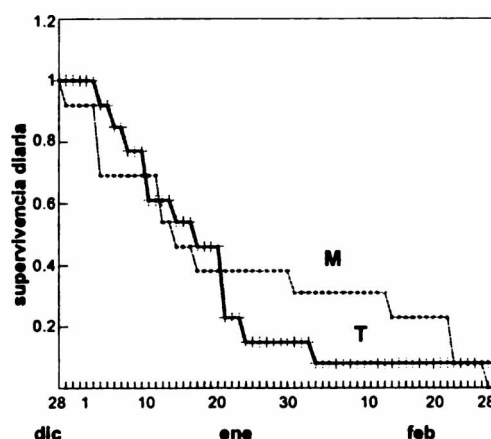


Figura 1. Supervivencia diaria (I_t) de individuos de *D. pratensis*, a partir de 5to estadio ninfal, alimentados con hojas turgentes (T) y marchitas (M) de maíz.

Daily survivorship (I_t) of D. pratensis individuals, from 5th nymphal instar, fed with turgid (T) and wilted (M) maize leaves.

Este experimento no permitió dilucidar la causa de tal preferencia, no obstante, esto podría deberse a una mayor cantidad de fagoestimulantes (Haglund, 1980) y/o a una menor cantidad de compuestos repelentes en las hojas marchitas. Según Lewis (1984), mediante el corte y marchitamiento por secado de hojas de girasol, se evitaría que los productos de ruptura de las proteínas y carbohidratos puedan ser exportados hacia abajo del pecíolo, aumentando de este modo la concentración de aminoácidos y azúcares libres en las hojas.

De los cinco índices nutricionales utilizados, la tasa de consumo relativo es el parámetro más directamente relacionado con el comportamiento de alimentación a corto plazo de un herbívoro; y es en este índice donde se observaron las mayores diferencias a favor del alimento marchito, para los dos sexos y los dos estados de desarrollo.

La preferencia *D. pratensis* por el alimento marchito coincide con lo observado por Lewis (1982, 1984) en *Melanoplus differentialis* alimentada con hojas de girasol, *Helianthus annuus*. A diferencia de lo hallado en el presente estudio, este autor encontró una mayor supervivencia, crecimiento y fecundidad en los individuos alimentados con una dieta compuesta por hojas marchitas y turgentes, en relación a los alimentados sólo con hojas turgentes de la misma planta hospedadora.

Si bien la teoría que propone un aumento de calidad de las plantas bajo estrés, como alimento para los herbívoros, ha alcanzado un estatus de paradigma (White, 1974; 1976; 1978; Mopper y Whitham, 1992), se la considera controvertida por existir muchos resultados contrarios (Larsson, 1989). Algunos artrópodos tienen un mejor desempeño cuando se alimentan con follaje bajo estrés hídrico (algunos ácaros fitófagos y ortópteros); mientras que otros pueden o bien no ser afectados, o ser afectados negativamente (algunos insectos masticadores y succionadores) (Connor, 1988).

CONCLUSIONES

Bajo las condiciones de este estudio, *D. pratensis* prefiere hojas de maíz marchitas, y esta preferencia se manifiesta tanto en un mayor consumo en individuos del quinto estadio ninfal y en adultos, como en el crecimiento de ninfas.

En condiciones de campo, las implicancias ecológicas del fuerte comportamiento de selectividad observado en *D. pratensis*, se traduciría en una extracción aún mayor de forraje en las temporadas secas. Si a esto le sumamos que en dichas temporadas sus poblaciones son más abundantes (Dempster, 1963; Gage y Mukerji, 1977; Capinera y Horton, 1989) y hay un deterioro de las pasturas y cultivos a causa del estrés hídrico, el impacto producido por estos insectos se vería magnificado.

Los acridios responden a un cambio en la calidad del alimento que se manifestaría en el corto plazo a través de la preferencia y mayor consumo de alimento marchito, no obstante el mismo resulta indiferente en parámetros medidos a largo plazo como la supervivencia, el tiempo de desarrollo y la fecundidad. Así, las respuestas a largo plazo, que determinan el «fitness», podrán diferir de aquellas a corto plazo, regidas por el comportamiento de consumo.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrewartha HG and LC Birch (1954) The distribution and abundance of animals. University Chicago Press, Chicago. 782 pp.
- Bernays EA and RF Chapman (1978) Plant chemistry and acridoid feeding behavior. En: Biochemical aspects of plant and animal coevolution. JB Harborne Ed, Academic Press, London: 99-141.
- Brodbeck B and D Strong (1987) Amino acid nutrition of herbivorous insects and stress to host plants. En: Insect outbreaks. Barbosa P and JC Scultz, De. Academic Press, New York. 347-364.

- Capinera JL and DR Horton (1989)** Geographic variation in effects of weather for grasshopper infestation. *Environmental Entomology* 18: 8-14.
- Connor EF (1988)** Plant water deficits and insects responses: the preference of *Corythucha arcuata* (Heteroptera: Tingidae) for the foliage of white oak, *Quercus alba*. *Ecological Entomology* 13: 375-381.
- Dempster JP (1963)** The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biological Review* 38: 490-529.
- Denno RF and MS McClure (1983)** Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press New York, 707 pp.
- de Wyslecki ML y NE Sánchez (1992)** Dieta y remoción de forraje producida por *Dichroplus pratensis* Bruner (Orthoptera: Acrididae) en un pastizal de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ecología Austral* 2: 19-27.
- Gage SH and MK Mukerji (1977)** A perspective of grasshopper population distributions in Saskatchewan and interrelationships with weather. *Environmental Entomology* 6: 469-479.
- Haglund BM (1980)** Proline and valine - cues which stimulate grasshopper herbivory during drought stress?. *Nature* 28: 697-698.
- Hairston NG, FE Smith and LB Slobodkin. 1960.** Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Hanks LM and RF Denno (1993)** Natural enemies and plant water relations influence the distribution of an armored scale insect. *Ecology* 74: 1081-1091.
- Haukioja H and S Neuvonen (1987)** Insect population dynamics and induction of plant resistance: the testing of hypothesis. En: *Insect outbreaks*. Ed P Barbosa and JC Schultz Academic Press 411-432.
- Heinrichs EA (1989)** Global food production and plant stress. En: *Plant stress-insect interaction*. EA Heinrichs Ed., Wiley Interscience 1-34.
- Holtzer TO, TL Archer and JM Norman (1989)** Host plant suitability in relation to water stress. En: *Plant stress-insect interaction*. EA Heinrichs, De. Wiley Interscience 111-138.
- Jones MM, CB Osmond and NC Turner (1980)** Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7: 193-205.
- Larcher LW (1975)** *Physiological Plant Ecology* (2nd ed.). Springer Verlag, Berlin. 303 pp.
- Larsson S (1989)** Stressful times for the plant stress-insect performance hypothesis. *Oikos* 56: 277-282.
- Lewis AC (1982)** Conditions of feeding preference for wilted sunflower in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. En: *Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-plant relationships*. JH Visser and AK Minks Eds., Pudoc Wageningen: 49-56.
- Lewis AC (1984)** Plant quality and grasshopper feeding: effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. *Ecology* 65: 836-843.
- Lewis AC and EA Bernays (1985)** Feeding behavior: selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 37: 105-112.
- Louda SM and SK Collinge (1992)** Plant resistance to insect herbivores: a field test of environmental stress hypothesis. *Ecology* 73: 153-169.
- Mattson WJO and RA Haack (1987)** The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. En: *Insect outbreaks*. P Barbosa and JC Schultz Eds., Academic Press 365-410.
- McNeill S and TRE Southwood (1978)** The role of nitrogen in the development of insect plant relationships. En: *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. JB Harborne, Ed. Academic Press 77-98.
- Mopper S and TG Whitham (1992)** The plant stress paradox: effects on pinyon sawfly sex ratios and fecundity. *Ecology* 73: 515-525.
- Rhoades DF (1985)** Offensive defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *American Naturalist* 125: 205-238.
- Scriber JM and F Slansky (1981)** The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26: 183-211.
- Sokal RR and FJ Rohlf (1995)** *Biometry*. 3rd. ed. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- Waldbauer GP (1968)** The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology* 5: 229-288.
- White TCR (1974)** A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia* 16: 279-301.
- White TCR (1976)** Weather, food and plagues of locusts. *Oecologia* 22: 119-134.
- White TCR (1978)** The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33: 71-86.