

4. Relaciones de preferencia-desempeño en la chinche del eucalipto *Thaumastocoris peregrinus*

Preference-performance relations by the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*.

Gonzalo Martínez⁸, Marcel Dicke⁹ & Andrés González¹⁰ (Adaptado de Martínez,

RESUMEN

El forrajeo óptimo y la oviposición óptima son dos fuerzas importantes que operan sobre la selección de hospederos en insectos hembras. La selección de sitios de oviposición puede también verse afectada por interacciones competitivas entre insectos fitófagos, mediadas por la planta. Estudiamos el comportamiento de alimentación y de oviposición de la chinche del eucalipto por medio de bioensayos de selección para evaluar las preferencias de las hembras entre especies de plantas hospederas, desarrollo foliar, o infestación previa por coespecíficos o un potencial competidor: el psílido de lerps. Evaluamos el vínculo entre estas preferencias y el desempeño de las crías mediante la comparación de la supervivencia y el tiempo de desarrollo de ninfas criadas en los diferentes tratamientos. Tomando las hojas sanas de *Eucalyptus tereticornis* como referencia encontramos que las hembras prefirieron alimentarse de *E. grandis* y hojas adultas de *E. tereticornis* previamente dañadas por otras hembras, pero rechazaron las hojas juveniles como alimento. Las hembras también prefirieron oviponer en hojas previamente dañadas por coespecíficos o heteroespecíficos pero rechazaron oviponer en *E. grandis*. El desempeño ninfal varió entre tratamientos sugiriendo una correlación con las preferencias de oviposición (pero no las de alimentación). La infestación con el psílido de lerp perjudicó el desempeño ninfal aunque la presencia de lerps revirtió el efecto en la supervivencia y acortó la duración del primer instar. Estos resultados muestran que las hembras recurren

a diferentes criterios cuando seleccionan una planta para oviposición o alimentación y que usualmente las preferencias de oviposición están conectadas con el desempeño ninfal. Se demuestra también una interacción entre la chinche del eucalipto y el psílido de lerp.

Palabras clave:

Preferencia-desempeño, selección de hospederos, plaga forestal, Heteroptera, Thaumastocoridae, Aphalaridae, competencia intragremio, bioensayos de selección.

ABSTRACT

Optimal foraging and optimal oviposition are two major forces leading to plant selection by insect females. Oviposition site-selection may be also affected by competitive plant-mediated interactions between phytophagous insects. We studied feeding and oviposition behavior by the bronze bug by using dual-choice bioassays to evaluate the preference of females between host species, developmental leaf stage, or prior plant exposure to either conspecifics or a potential competitor: the lerp psyllid. We assessed the link between these preferences and the performance of the offspring by comparing survival and developmental time of nymphs reared on the various treatments. Using healthy adult leaves of *Eucalyptus tereticornis* as a reference, we found that females preferred to feed on *E. grandis* and *E. tereticornis* adult leaves that had been previously damaged by female conspecifics, whereas they rejected juvenile leaves of *E. tereticornis* as food. Females also preferred to oviposit on leaves

⁸ Dr Gonzalo Martínez. Laboratorio de Entomología. Programa Nacional de Investigación en Producción Forestal. INIA. Tacuarembó. gmartinez@tb.inia.org.uy

⁹ Prof. DR Marcel Dicke. Laboratory of Entomology. Wageningen University and Research. Países Bajos.

¹⁰ Dr Andrés González. Laboratorio de Ecología Química. Facultad de Química. Universidad de la República.

previously damaged by conspecifics or heterospecifics, but they rejected *E. grandis* as oviposition substrate. Nymphal performance varied among treatments, suggesting a correlation with oviposition preference (but not feeding preference). Infestation with the lerp psyllid hampered nymphal performance, although the presence of lerps reverted the effect in survival and shortened the duration of the initial instar. These results show that females rely on different criteria when selecting plant for oviposition or feeding, and usually oviposition choices are connected to nymphal performance. There is also evidence for an interaction between the bronze bug and the lerp psyllid.

Keywords:

Preference-performance linkage, host selection, forestry pest, Heteroptera, Thaumastocoridae, Aphalaridae, intraguild competition, dual-choice assay.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el proyecto FO012 de INIA y por el proyecto INNOVAGRO FSA_1_2013_1_13033 (ANII). Los resultados presentados en este trabajo son una adaptación de dos capítulos de la tesis de doctorado de G. M.

INTRODUCCIÓN

Los insectos hembra enfrentan dos desafíos importantes: encontrar alimento y encontrar sitios adecuados para depositar sus huevos. La teoría del forrajeo óptimo predice que los insectos adultos preferirán alimentarse de aquellas plantas que proporcionen el mejor desempeño a los adultos (Stephens & Krebs, 1986). Por el contrario la teoría de la oviposición óptima predice que los insectos hembra preferirán oviponer en aquellas plantas hospederas que maximicen el fitness de sus descendencia, lo cual resultará en una correlación positiva entre la preferencia de sitios de oviposición y el desempeño de las crías (Jaenike, 1978). Esta última teoría ha sido la dominante para explicar la selección de plantas hospederas por insectos fitófagos, incluso

cuando los datos empíricos recopilados para numerosas especies no muestran una correlación entre la preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño resultante de sus crías (Thompson, 1988; Thompson & Pellmyr, 1991; Mayhew, 1997). En algunos casos esta falta de correlación se puede explicar si se considera, además de las propiedades intrínsecas de las plantas, efectos sobre el desempeño de las crías resultantes de la interacción con otros niveles tróficos tales como la susceptibilidad al ataque de enemigos naturales (Ohsaki & Sato, 1994; Dicke, 2000).

Sin embargo existen escenarios en los cuales la elección de una planta hospedera puede ser explicada como una consecuencia de forrajeo óptimo (Scheirs & De Bruyn, 2002). Si las hembras se alimentan en el estado adulto, los recursos obtenidos durante el estado larval no son tan cruciales para su fecundidad como en especies que no se alimentan en estado adulto, lo cual llevaría a un vínculo más débil entre preferencia y desempeño (Gripenberg *et al.*, 2010). De esta manera los insectos adultos que explotan un recurso alimentario diferente que su cría pueden elegir oviponer cerca de una fuente de alimentación aunque se trate de hospederos sub óptimos para los juveniles (Murphy, 1983; Renwick & Chew, 1994). Por otra parte si los insectos se alimentan del mismo recurso durante todo el ciclo biológico se vuelve difícil poder separar preferencias de alimentación y preferencias de oviposición.

Las plantas del género *Eucalyptus* (Myrtaceae) a menudo exhiben desarrollo heteroblástico lo cual implica la coexistencia de dos morfologías foliares, hojas juveniles y hojas adultas (Potts & Wiltshire, 1997). En este caso las diferencias entre los estados de desarrollo foliar pueden afectar las preferencias de alimentación y de oviposición de los insectos que se alimentan en este género. Como evidencia de esto muchas especies que se alimentan de hojas de *Eucalyptus* muestran distribuciones diferentes en el follaje de acuerdo al estado de desarrollo foliar (Brennan *et al.*, 2001; Brennan & Weinbaum, 2001a,b; Lawrence *et al.*, 2003).

La competencia interespecífica es otro factor importante que afecta el desempeño de los insectos fitófagos y la selección de sitios de oviposición resulta una de las variables más afectadas por dicha competencia (Kaplan & Denno, 2007) muchas veces debido a cambios en la fisiología, morfología y/o química de las plantas hospederas como resultado del ataque de un herbívoro competidor (Karbon & Baldwin, 1997; Ohgushi, 2005; Stam *et al.*, 2014). Estas interacciones interespecíficas mediadas por las plantas han sido registradas en insectos pertenecientes a un mismo gremio trófico (Denno *et al.*, 2000; Karban *et al.*, 2012) o a gremios diferentes (Kessler & Baldwin, 2004; Soler *et al.*, 2012). También se ha observado que el resultado final de la interacción puede cambiar dependiendo de la secuencia de llegada de los herbívoros a la planta (Poelman *et al.*, 2008; Soler *et al.*, 2012; Kroes *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2017).

Las chinches herbívoras usualmente explotan los mismos recursos durante todo su ciclo de vida y presentan amplios rangos de hospederas. A veces la oviposición puede ligarse a las actividades de forrajeo de la hembra (Ventura & Panizzi, 2003) pero en muchos otros casos la selección de sitios de oviposición puede ser atribuida a factores estructurales (Benedict *et al.*, 1983; Ventura & Panizzi, 2003) o a la protección contra enemigos naturales (Kiritani *et al.*, 1965; English-Loeb & Collier, 1987; Udayagiri & Welter, 2000; Hirayama & Kasuya, 2009). La comprensión de los factores comportamentales involucrados en la selección de hospederas es importante particularmente en especies de importancia económica ya que el conocimiento resultante puede ser utilizado en el desarrollo de estrategias de manejo sostenibles y eficaces (Cook *et al.*, 2007) no obstante lo cual ha sido pobremente estudiado en insectos picosuctores.

La chinche del eucalipto es una plaga invasiva de *Eucalyptus* que se ha dispersado desde Australia, su centro de origen, a las áreas de producción de eucaliptos más importan-

tes del mundo (Nadel & Noack, 2012). En Uruguay, esta especie se encuentra presente en casi todas las especies de importancia comercial aunque exhibe una preferencia marcada por eucaliptos colorados (Martínez & Bianchi, 2010; Martínez & Gómez, 2014; Martínez *et al.*, 2014). Otro insecto importante en colorados es el psílido de lerp *Glycaspis brimblecombei* Moore (Sternorrhyncha: Aphalaridae), un pequeño insecto picosuctor que vive durante todo su estado ninfal bajo una estructura cónica blanca, de composición azucarada, el lerp, que es secretada por la ninfa (Hollis, 2004; FAO-MGAP, 2006; Firmino-Winckler *et al.*, 2009). Si bien es considerada una importante plaga de eucaliptos en otras partes de Sudamérica (Santana & Burckhardt, 2007; Benítez Díaz *et al.*, 2013), en Uruguay *G. brimblecombei* ha permanecido como una plaga de baja prioridad desde su detección en 2004 (Bianchi & Sánchez, 2004). Ambas especies oviponen sobre las hojas y usualmente en parches. Las hembras de la chinche del eucalipto seleccionan sitios de oviposición que representan elevaciones o depresiones con respecto a la lámina foliar como la nervadura central, verrugas o cicatrices (Wilcken *et al.*, 2010; Nadel & Noack, 2012). Debido a eso es común encontrar huevos de la chinche en posturas viejas del psílido o en lerp (Ide *et al.*, 2011) de los cuales también se alimentan frecuentemente los adultos y juveniles de la chinche (figura 1).

El objetivo del estudio que se presenta aquí fue establecer la preferencia de alimentación y oviposición de la chinche del eucalipto ante diferentes escenarios, y contrastar la segunda con el desempeño resultante de sus crías. Hipotetizamos que en general dichas preferencias de oviposición estarían correlacionadas con un mejor desempeño de las hembras. En virtud de las observaciones realizadas a campo, también hipotetizamos la interacción entre la chinche del eucalipto y el psílido de lerp. El propósito final de esta investigación es el desarrollo de medidas de manejo más eficaces para estas plagas forestales.

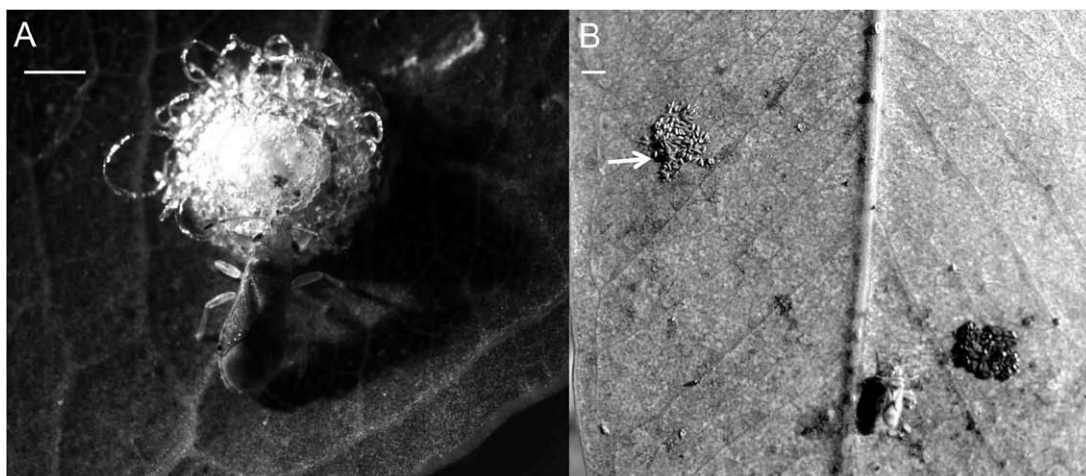


Figura 1. (A) Hembra de la chinche del eucalipto alimentándose de un lerp; (B) Huevos de *T. peregrinus* (flecha) adjacentes a una ovipostura de *Glycaspis brimblecombei*. Las barras blancas representan 1 mm.

MATERIAL Y MÉTODOS

Insectos y plantas

Los insectos adultos de *T. peregrinus* (1-2 días) procedieron en todos los casos de de una cría masiva permanente instalada en INIA Tacuarembó (Martínez *et al.*, 2014). Para los diferentes bioensayos utilizamos hembras apareadas con una semana de emergidas (Martínez *et al.*, 2017b,a). Las hojas de diferentes especies de *Eucalyptus* para los experimentos se obtuvieron de árboles con follaje adulto plantados en la Estación eperimental de INIA en Tacuarembó. Se colectaron también hojas adultas de *Eucalyptus tereticornis* de un monte de abrigo infestado por el psílido de escudo (10-20 lerps por hoja). Las hojas juveniles de *E. tereticornis* fueron obtenidas de plantines producidos a partir de semillas provenientes de los mismos árboles utilizados como fuente de hojas adultas, los cuales se mantuvieron en invernáculo.

Preferencia

Las preferencias de alimentación y de oviposición de las hembras de *T. peregrinus*

se estudiaron en una arena experimental que consistió de una caja de Petri (5.5 cm de diámetro) conteniendo dos muestras foliares cuadradas de 2 cm de lado. Una de las muestras se correspondió con uno de los tratamientos a ser evaluados mientras que el otro cuadrado provino en todos los casos de una hoja adulta de *E. tereticornis*, el cual se definió como control experimental (Martínez *et al.*, 2014). En el fondo de la caja de Petri pegamos un hisopo de algodón cortado a la mitad, que sirvió como plataforma sobre la cual colocar las muestras foliares (figura 2 A). En todos los casos usamos la cara abaxial de los cuadrados foliares para exponer a los insectos. Colocamos en el centro, entre ambas muestras foliares, una etiqueta de papel (2 × 0.5 cm) que ofició como un área de liberación neutral (figura 2 B). La caja de Petri fue finalmente llenada con agua hasta la altura de las muestras foliares para evitar que las chinches escaparan de la misma así como para mantener las muestras foliares hidratadas durante todo el experimento (Soliman *et al.*, 2012; Martínez *et al.*, 2014).

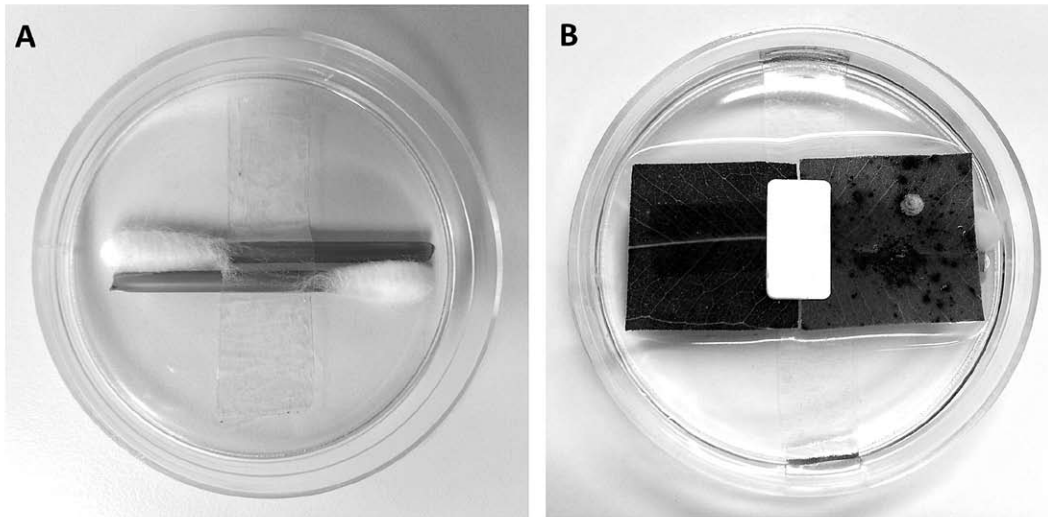


Figura 2. Arena experimental: (A) Hisopo de algodón cortado a la mitad y pegado al fondo de la caja de Petri; (B) Arena lista para el bioensayos con los dos tratamientos (cuadrados foliares) y la etiqueta de papel como área de liberación central.

Evaluamos la preferencia de alimentación y la preferencia de oviposición de las hembras de *T. peregrinus* entre pares de opciones que consistieron en una muestra de hoja adulta de *E. tereticornis* contra muestras foliares adultas de *E. grandis* o *E. benthamii*, o muestras foliares juveniles de *E. tereticornis*. Con el mismo diseño experimental evaluamos también el efecto de la presencia previa de coespecíficos de la chinche del eucalipto sobre la preferencia de las hembras. Para ello, testeamos una hoja adulta de *E. tereticornis* sin daño contra hojas que hubieran sido expuestas a diferentes densidades de insectos por una semana. Para obtener estas hojas se expuso un conjunto de plantines de *E. tereticornis*, del mismo origen y edad y con presencia de follaje adulto, a cinco hembras apareadas (baja densidad) o a 70 o más hembras apareadas (alta densidad). Un subconjunto de estos plantines se mantuvo en similares condiciones pero sin exposición a insectos, para ser usado como control. Utilizamos este nivel de alta densidad tomando como base las densidades observadas en relevamientos a campo (Martínez & Gómez, 2014). Finalmente evaluamos el efecto del psílido comparando un cuadrado foliar conteniendo un lerp de *G. brimblecombei* y un cuadrado cortado de una hoja sana del mis-

mo árbol como control. Luego de dos días se evaluó la oviposición y la alimentación de las hembras a través del conteo de los huevos y gotas fecales presentes en cada cuadrado foliar, respectivamente.

Desempeño de las ninfas

Individuos recién nacidos obtenidos de la cría se colocaron individualmente en una muestra foliar (3 × 3 cm) flotando en agua en una caja de Petri (5.5 cm de diámetro). Dicha muestra foliar correspondía a uno de los siguientes tratamientos: hojas adultas sin daño de *E. tereticornis* (control), *E. grandis*, o *E. benthamii*, u hojas adultas de *E. tereticornis* previamente expuestas por dos días a 100-130 adultos de *T. peregrinus*. Renovamos las muestras foliares cada dos días y observamos cada ninfas diariamente a la misma hora, hasta que el último individuo alcanzó el estado adulto o murió. Se siguieron en total 400 huevos (100 por tratamiento). Las causas de muerte se agruparon en alguna de las siguientes categorías: enfermedad, ahogamiento y muerte durante la muda.

Para evaluar el efecto de *G. brimblecombei* sobre el desempeño de las ninfas de la chinche del eucalipto, las ninfas neonatas fueron transferidas esta vez a hojas pertenecientes

a los siguientes tratamientos: hojas con 10-20 lerps de *G. brimblecombei*, hojas con un nivel de infestación similar pero cuyos lerps habían sido removidos mecánicamente u hojas sanas de *E. tereticornis* como control. La parte distal del limbo de las hojas fue previamente cortada hasta igualar una distancia de 5 cm y los peciolo fueron envueltos en algodón e insertados en un tubo de ensayo lleno de agua destilada (Martínez *et al.*, 2017b). Los tubos fueron incubados en las condiciones ya descritas. Como medida de desempeño, la supervivencia de las ninfas fue registrada diariamente hasta que la última ninfa mudara o muriera. En este caso sólo se registró la supervivencia y duración del primer instar ninfal tomando como base resultados previos (Martínez *et al.*, 2014, 2017a).

Análisis de los datos

Analizamos la preferencia de las hembras a través del cálculo de la proporción de gotas fecales y huevos en el tratamiento a ser analizado con relación al número total de gotas fecales o huevos (tratamiento + control), según procedimiento ajustado por Grostal & Dicke (1999). De esta manera establecimos índices de preferencia de alimentación y oviposición de forma tal que cero representara una preferencia total por el control (hojas sin daño de *E. tereticornis*), 0,5 la ausencia de preferencia y 1 una preferencia total por el tratamiento bajo evaluación. Los índices calculados fueron transformados mediante el uso del arcoseno de la raíz cuadrada y los datos transformados, una vez satisfechos los requerimientos de normalidad, fueron analizados mediante un test de t de Student donde se contrastó la hipótesis nula de no preferencia ($H_0: \mu = \text{arcoseno } \sqrt{0.5}$). La mortalidad fue extremadamente baja durante los bioensayos de preferencia, donde una sola hembra fue encontrada muerta en 240 réplicas ($n = 80$ por tratamiento). Excluimos del análisis a las hembras que no se alimentaron u ovipusieron durante el experimento.

El desempeño de las ninfas fue analizado mediante la comparación de la sobrevivencia y la duración de los estados ninfales.

Comparamos la curva de sobrevivencia del control (hojas sin daño de *E. tereticornis*) con las los otros tratamientos a través del test de rangos logarítmicos (Peto & Peto, 1972). Comparamos los tiempos de desarrollo para el primer instar ninfal y para todo el estado ninfal entre los tratamientos a través de un test H de Kruskal-Wallis, seguido de comparaciones pareadas con el test de Wilcoxon de suma de rangos. Las diferencias en las causas de muerte ninfal fueron evaluadas mediante un tes de χ^2 . En lo que respecta al desempeño en función de *G. brimblecombei*, comparamos la duración del primer instar ninfal entre tratamientos mediante un ANOVA de un factor luego de transformar los datos por su raíz cuadrada y testear la normalidad y homoscedasticidad de los mismos. Se realizó un test de Tukey para las comparaciones post hoc entre tratamientos, con un nivel de confianza del 95%. Todos los análisis se realizaron en R v.3.4.0. (R Development Core Team, 2009).

RESULTADOS

Preferencia

Cuando a las hembras se les ofreció la elección entre hojas adultas sin daño de *E. tereticornis* o *E. grandis*, ellas prefirieron alimentarse en las segundas ($t = -2.557$, d.f. = 78, $P = 0.01$), mientras que no se detectó ninguna diferencia significativa en la preferencia de alimentación entre *E. tereticornis* o *E. benthamii* ($t = -1.027$, d.f. = 78, $P > 0.05$). Asimismo las hembras prefirieron hojas adultas a hojas juveniles de *E. tereticornis* ($t = 7.235$, d.f. = 73, $P < 0.001$; figura 3). La preferencia de oviposición no estuvo alineada a la preferencia de alimentación. Más de la mitad de las hembras no ovipusieron en aquellos ensayos en los que la muestra foliar del tratamiento no pertenecía a *E. tereticornis*. Las hembras evidenciaron una preferencia de oviposición por hojas adultas de *E. tereticornis* contra *E. grandis* ($t = 2.685$, d.f. = 24, $P = 0.013$; figura 3) pero no se encontró una preferencia significativa entre hojas adultas de *E. tereticornis* y hojas adultas de *E. benthamii* u hojas juveniles de *E. tereticornis*.

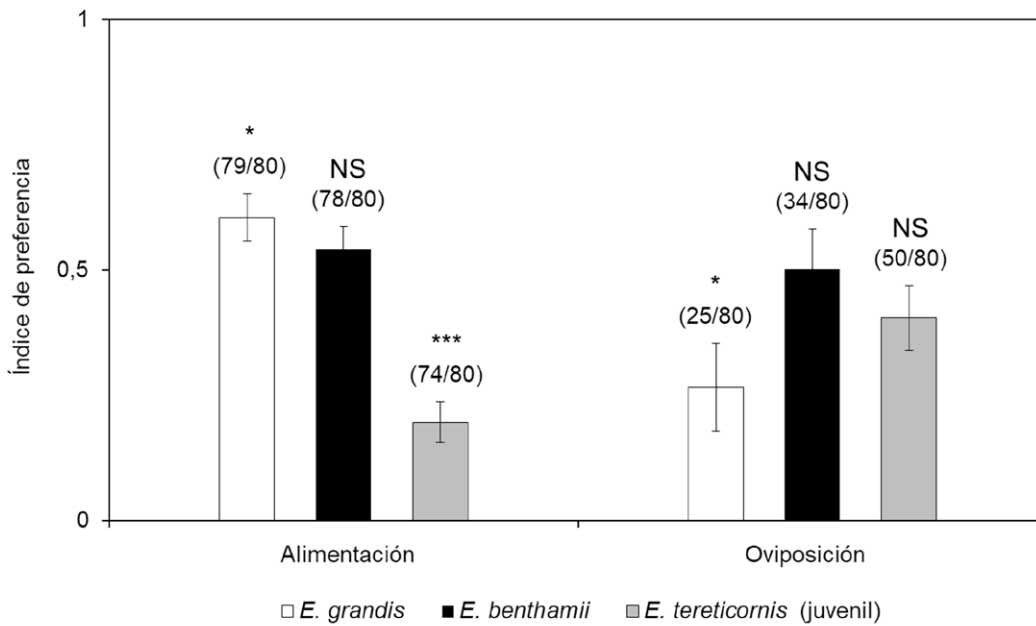


Figura 3. Media (\pm error típico de la muestra) del índice de preferencia de alimentación y oviposición de las hembras de *T. peregrinus* en bioensayos de preferencia con tres especies de *Eucalyptus*, hojas juveniles y hojas adultas de *Eucalyptus tereticornis* como control. Los números sobre las barras (A/B) indican el número de réplicas válidas (A) sobre el número total de réplicas realizadas (B). Un índice por debajo de 0,5 indica preferencia por el control. Los asteriscos indican desviaciones significativas de 0,5 (t-test: * $0.01 < P < 0.05$; *** $P < 0.001$; NS, no significativo).

La mortalidad de las hembras fue mayor en la arena cuando se compararon hojas con daño; ésta alcanzó el 22.5% ($n = 65$ por tratamiento). Cuando las hembras fueron puestas a elegir entre hojas adultas de *E. tereticornis* con o sin exposición previa a otras hembras, éstas prefirieron alimentarse en las primeras tanto cuando las hojas fueron expuestas a una baja densidad ($t = -2.847$, d.f. = 49, P

= 0.006) como a alta densidad de hembras ($t = -2.439$, d.f. = 51, $P = 0.01$; figura 4). Sin embargo las hembras pusieron más huevos en hojas previamente expuestas a una alta densidad de hembras ($t = -4.767$, d.f. = 42, $P < 0.001$) que en hojas no expuestas pero esta preferencia desapareció al compara el control contra hojas previamente expuestas a una baja densidad de hembras ($t = 0.0104$, d.f. = 35, $P = 0.99$; figura 4).

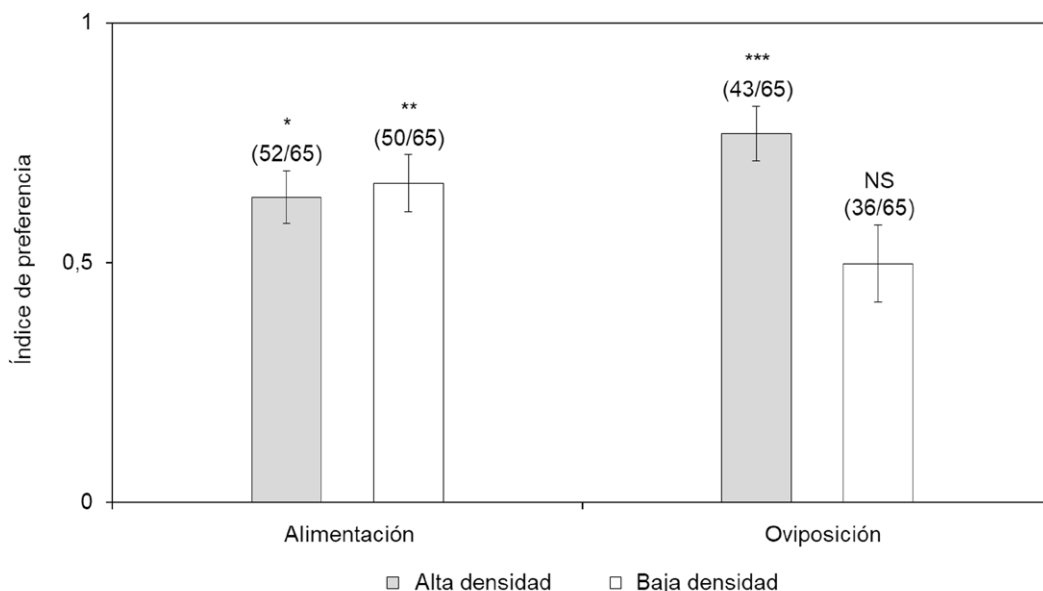


Figura 4. Media (\pm error típico de la muestra) del índice de preferencia de alimentación y oviposición de las hembras de *T. peregrinus* en bioensayos de preferencia con hojas adultas de *Eucalyptus tereticornis* previamente dañadas por coespecíficos, contra hojas adultas no dañadas de *E. tereticornis*. Las hojas dañadas fueron colectadas de plantas previamente expuestas a dos niveles de densidad de hembras (Alta = 70 hembras por planta; Baja = 5 hembras por planta). Los números sobre las barras (A/B) indican el número de réplicas válidas (A) sobre el número total de réplicas realizadas (B). Un índice por debajo de 0,5 indica preferencia por el control. Los asteriscos indican desviaciones significativas de 0,5 (t-test: * $0.01 < P < 0.05$; *** $P < 0.001$; NS, no significativo).

En lo que respecta a la presencia simultánea de *G. brimblecombei*, las hembras de *T. peregrinus* prefirieron ovipositar en hojas con lerps sobre las hojas sanas ($t = -3.6935$, $df = 86$, $P = 0.0004$, $n = 87$) pero no discriminaron entre estos dos tratamientos a la hora de seleccionar alimento ($t = -0.7804$, $df = 91$, $P = 0.43$, $n = 92$; figura 5). Las hembras que murieron o no ovipusieron no fueron incluidas en el análisis (13 y 8 para los tests

de oviposición y alimentación respectivamente). Las hembras pusieron 556 huevos, 374 en hojas con lerps (4.1 ± 0.3 huevos/hembra), la mayoría de ellos adyacentes al lerp (todos excepto 3 huevos). En contraste solo 182 huevos fueron puestos en hojas sin lerps (2.0 ± 0.3 huevos/hembra). Durante el experimento muchas hembras fueron observadas comiendo cerca o directamente en los lerps.

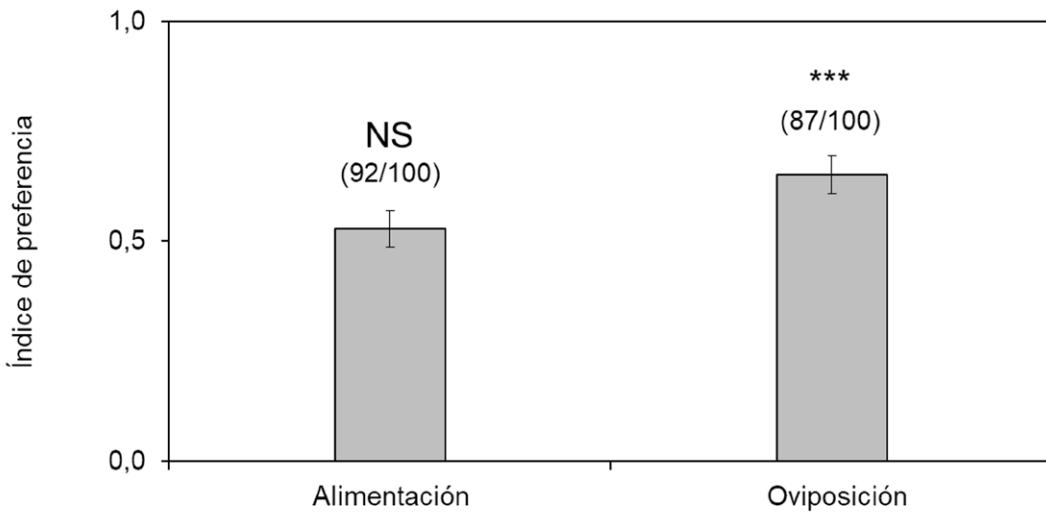


Figura 5. Media (± error típico de la muestra) del índice de preferencia de alimentación para las hembras de *T. peregrinus* en bioensayos de selección con muestras foliares de *E. tereticornis* con lerps contra hojas sanas. Los números sobre las barras (A/B) indican el número de réplicas válidas (A) sobre el número total de réplicas realizadas (B). Un valor del índice por encima de 0,5 indica preferencia por el cuadrado infestado con lerps. Las barras de error representan el error típico de la muestra. ***: $P < 0.001$; NS: no significativo.

Desempeño de las ninfas

La supervivencia de las ninfas fue afectada por la identidad de la planta de la que se alimentaron (figura 6). Las curvas de supervivencia fueron diferentes para individuos criados en *E. tereticornis* en comparación con *E. grandis* ($\chi^2 = 12.6$, 1 grado de libertad, $p < 0.001$) y *E. benthamii* ($\chi^2 = 20.4$, 1g.l., $P < 0.001$) y la diferencia fue ya notable a partir del primer instar (figura 6). Las ninfas se desempeñaron en forma similar en hojas dañadas y sanas de *E. tereticornis* durante los primeros tres instars pero se observaron tasas de supervivencia más bajas en las hojas

expuestas en el instar cuarto y quinto, que se vieron reflejadas en las curvas ($\chi^2 = 4.2$, d.f. = 1, $P = 0.041$; figura 6). Las causas de muerte difirieron entre los tratamientos ($\chi^2 = 14.9$, d.f. = 6, $P = 0.021$; cuadro 1). Las principales causas de muerte fueron el ahogamiento en el agua circundante y enfermedad por varios patógenos, en su mayoría hongos. Una cantidad menor de individuos murieron durante la muda, especialmente en *E. benthamii*. El ahogamiento fue particularmente importante en individuos criados en hojas de *E. tereticornis* previamente expuestas a coespecíficos.

Cuadro 1. Número de ninfas de *Thaumastocoris peregrinus* muertas antes de alcanzar el estado adulto en discos foliares de tres especies de *Eucalyptus* y sus causas de muerte. Un total de 100 ninfas iniciaron el desarrollo en cada tratamiento.

	Ahogadas	Muertas durante la muda	Enfermas	Total
<i>E. tereticornis</i> sin daño	7	1	12	20
<i>E. tereticornis</i> dañado	24	3	12	39
<i>E. grandis</i>	18	6	13	37
<i>E. benthamii</i>	16	9	26	51
Total	65	19	63	147

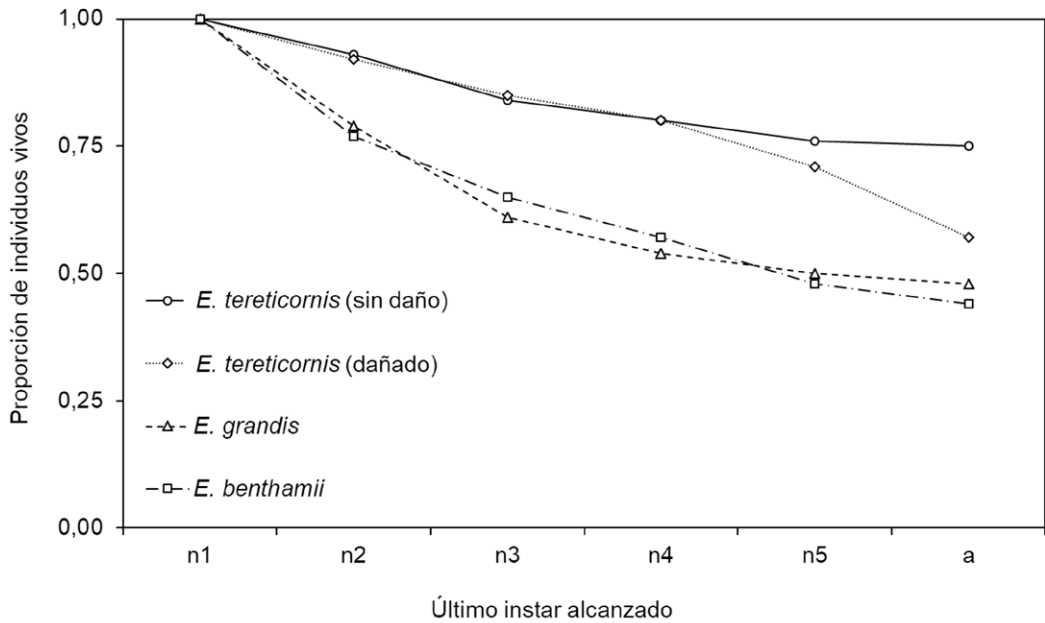


Figura 6. Curva de supervivencia de ninfas de *Thaumastocoris peregrinus* criadas en tres especies de *Eucalyptus*. Los puntos indican la proporción de individuos vivos al inicio de cada instar (n inicial =100). N1-n5, instars ninfales; a, adulto.

La duración del primer instar ninfal varió entre tratamientos. Las ninfas criadas sobre *E. tereticornis* alcanzaron antes el segundo instar, indiferentemente de que las hojas hubieran sido expuestas o no al daño por co-específicos ($H = 43.069$, d.f. = 3, $P < 0.001$; figura 7 A). Si se considera todo el estado ninfal, los individuos criados en hojas sanas de *E. tereticornis* y en hojas de *E. benthamii*

se desarrollaron más rápidamente, mientras que los individuos criados en hojas dañadas de *E. tereticornis* se desarrollaron más lentamente ($H = 45.076$, d.f. = 3, $P < 0.001$; figura 7 B). El tiempo requerido tanto para alcanzar el segundo instar como para completar el estadio juvenil fue más largo en *E. grandis* que en todos los restantes tratamientos.

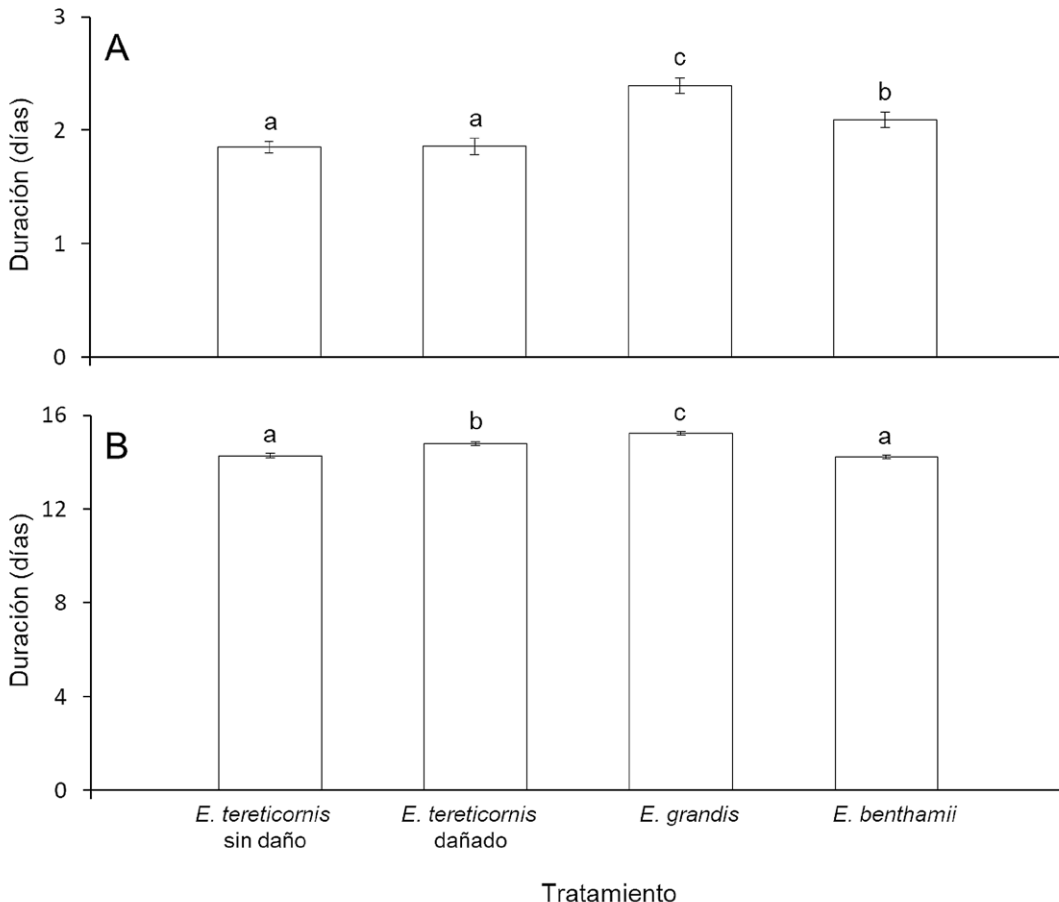


Figura 7. Duración en días del primer instar ninfal (A) y del estado ninfal (B) de *Thaumastocoris peregrinus* en diferentes tratamientos (n inicial = 100 en cada tratamiento). Barras con diferentes letras representan diferencias significativas (Wilcoxon test: P<0.01).

En lo que respecta al efecto del psílido de lerp sobre el desempeño de las ninfas de la chinche del eucalipto, la tasa de supervivencia más baja se dio en hojas atacadas por *G. brimblecombei* cuyos lerps fueron removidos (67%), la cual fue significativa-

mente inferior a la registrada en hojas sanas (84%). Sin embargo las hojas atacadas y con lerps registraron una supervivencia que no se diferenció significativamente del control, aunque fue un poco menor (76%. Cuadro 2).

Cuadro 2. Prueba de rangos logarítmicos para las curvas de supervivencia de ninfas de primer instar de *Thaumastocoris peregrinus* criadas en hojas sanas de *Eucalyptus tereticornis*, hojas con lerps y hojas cuyos lerps fueron removidos (n=100).

Comparaciones pareadas	χ^2	gl	p
Lerps vs. sano	1,5	1	0,222
Lerps vs. Lerps removidos	2,6	1	0,106
Lerps removidos vs. sano	7,8	1	0,005

No solo la supervivencia sino la duración del primer instar ninfal se vio afectada por la presencia del psílido. Las ninfas criadas en hojas sanas mudaron antes que aquéllas criadas en hojas infestadas por *G. brimblecombei*. Entre ambos tratamientos con hojas

infestadas, el primer instar fue significativamente más largo cuando los lerps fueron previamente removidos (figura 8). Las ninfas criadas en hojas con lerps fueron frecuentemente encontradas sobre o adyacentes a los mismos durante las inspecciones diarias.

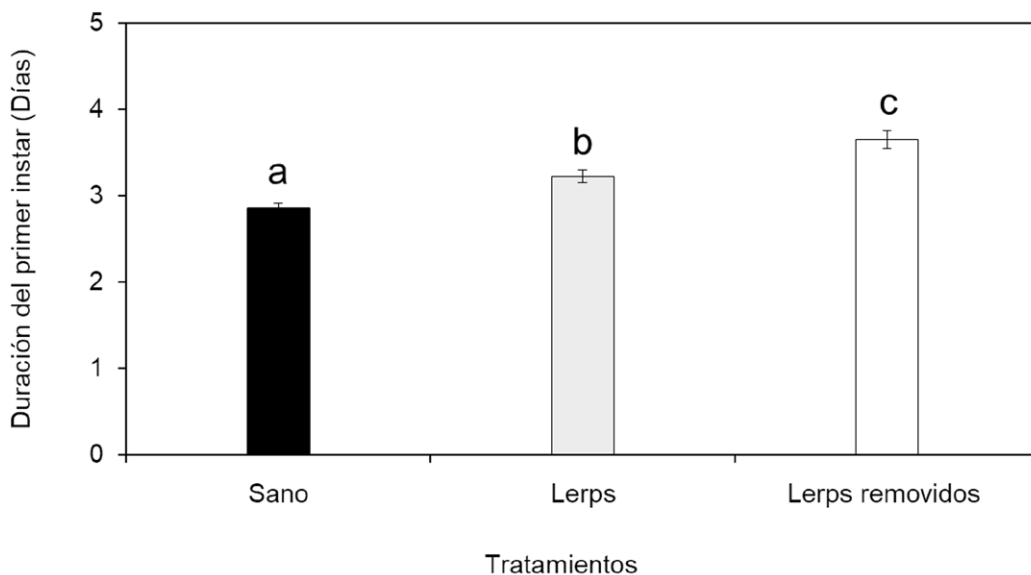


Figura 8. Duración del primer instar ninfal de *Thaumastocoris peregrinus* (media \pm error típico de la muestra) para individuos criados en hojas de *Eucalyptus tereticornis* sanas, con 10-20 lerps de *Glycaspis brimblecombei*, u hojas cuyos lerps fueron removidos. Barras con letras diferentes corresponden a diferencias significativas a un nivel de confianza del 95 % (test de Tukey, $n = 100$ nymphs/treatment).

Discusión

En este trabajo evaluamos preferencias de alimentación y oviposición de la chinche del eucalipto a diferentes especies de plantas hospederas y ante la potencial competencia por coespecíficos u otro fitófago picosuctor. Los bioensayos de preferencia demostraron que las hembras de *T. peregrinus* pueden discriminar entre especies de *Eucalyptus* species, y que prefieren alimentarse en hojas adultas sobre hojas juveniles. Sin embargo parecen recurrir a diferentes criterios para seleccionar una planta para oviponer. Mientras que *E. grandis* fue preferida como fuente de alimento por encima de *E. tereticornis*, se observó lo contrario en lo que refiere a preferencia de oviposición. En forma similar, el estado de desarrollo foliar

claramente determinó la selección de alimentación, pero no hubo diferencias en la oviposición entre hojas juveniles o adultas de *E. tereticornis*. Por otra parte, nuestros resultados experimentales demuestran una preferencia de oviposición de la chinche del eucalipto por sitios ya colonizados por el psílido de lerp y un desempeño reducido de las ninfas en esos sitios. Si bien el menor desempeño de las ninfas como resultado de la presencia simultánea de *G. brimblecombei* sugiere alguna forma de competencia entre las dos especies, nuestros resultados también muestran que las ninfas aumentan sus tasas de supervivencia y acortan su desarrollo inicial ante la presencia de lerps. Vistos como un todo estos resultados indican que la chinche del eucalipto selecciona

sus sitios de oviposición con criterios independientes a los que utiliza para seleccionar sus sitios de alimentación, y que para esto evalúa información intrínseca de la planta (especie, desarrollo foliar) así como derivada de la presencia de otros herbívoros, co-específicos y heteroespecíficos.

Se han reportado discrepancias entre los sitios de oviposición y de alimentación adulta para el escarabajo defoliador especialista en eucaliptos *Chrysophtharta agricola* (Chapuis) (Chrysomelidae) (Lawrence *et al.*, 2003; Nahrung & Allen, 2003), el coccinélido herbívoro *Henosepilachna niponica* (Lewis) (Fujiyama *et al.*, 2008), y la chinche *Lygocoris pabulinus* (L.) (Groot *et al.*, 2003). En estos casos los criterios dispares se han atribuido a requerimientos nutricionales diferentes entre los adultos y los estadios inmaduros, un escenario que no se puede descartar en *T. peregrinus*. Alternativamente la dureza o la química de la hoja, así como la diferencia en esos atributos entre el follaje adulto y juvenil en *Eucalyptus* pueden afectar las elecciones de alimentación y oviposición y consecuentemente la preferencia de adultos y ninfas de *T. peregrinus* con respecto al estado de desarrollo foliar, tal como ha sido observado en otros insectos de *Eucalyptus* (Brennan *et al.*, 2001; Brennan & Weinbaum, 2001a,b; Lawrence *et al.*, 2003).

La selección de planta hospedera de las hembras de *T. peregrinus* fue afectada positivamente por la presencia previa de coespecíficos. Existen abundantes evidencias empíricas que demuestran que algunos insectos recurren a claves químicas relacionadas a la presencia de coespecíficos a los efectos de seleccionar una planta ya colonizada (Schoonhoven *et al.*, 2005). El presente estudio demuestra que las hembras de *T. peregrinus* prefieren alimentarse en hojas previamente colonizadas por otras hembras, aún en bajas densidades. Sin embargo la preferencia de oviposición por sitios colonizados se verificó únicamente en altas densidades de hembras, lo que una vez más sugiere criterios diferentes para la selección de sustratos de alimentación u oviposición por parte de las hem-

bras. Tal vez la agregación de los neonatos pueda ser el factor que explique la selección de las hembras de hojas previamente colonizadas como sitios de oviposición, en lugar del valor nutricional de las plantas, ya que la agregación en instares tempranos puede ser beneficiosa para una mejor explotación de los recursos alimentarios por parte de la cría, así como para la defensa contra enemigos naturales (Tullberg *et al.*, 2000; Wertheim *et al.*, 2005). De hecho los neonatos son altamente móviles y pueden fácilmente reubicarse dentro de una rama (Wilcken *et al.*, 2010), y también tienden a agregarse en condiciones tanto de campo como de laboratorio (H Groba, G Martínez & A González, datos s/publicar).

La colonización previa por coespecíficos puede resultar en la producción de claves químicas volátiles y no volátiles por parte de la planta. Martins & Zarbin (2013) demostraron que el daño de *T. peregrinus* dispara la liberación de volátiles por las hojas de *E. benthamii*, los cuales funcionan como deterrentes para las hembras grávidas en condiciones de laboratorio. Si bien este resultado parece contradecir los obtenidos en nuestro estudio, nuestro diseño experimental tenía como objetivo evaluar compuestos en la superficie de las hojas, por lo que consistía en un sistema cerrado con el insecto caminando sobre cuadrados foliares. En lo que respecta a compuestos de superficie, se ha encontrado que algunos compuestos no polares obtenidos de las ceras epicuticulares de las hojas median la selección de sitios de oviposición en otros insectos como la polilla del algodón *Ostrinia nubilalis* (Hübner) en plantas de maíz (Udayagiri & Mason, 1997) o algunas especies de psílidos en eucaliptos (Brennan & Weinbaum, 2001a,b).

Evaluamos el desempeño de las ninfas en los diferentes hospederos bajo la suposición de que la selección de sitios de oviposición juega un rol en el futuro fitness de las crías. Nos enfocamos en el desarrollo y la supervivencia ninfal y encontramos un vínculo entre estos parámetros y las preferencias de las madres. En general el desempeño de *T. peregrinus* fue

mejor en *E. tereticornis* que en las otras dos especies de *Eucalyptus*. Particularmente *E. grandis* demostró ser una fuente de alimento sub óptima para las ninfas de *T. peregrinus*, lo que se manifestó en tasas de mortalidad más altas (particularmente en los primeros instars) y un mayor tiempo de desarrollo. Estos resultados están claramente alineados a las preferencias de oviposición y por lo tanto el rechazo de *E. grandis* como substrato de oviposición puede ser considerado una decisión del tipo “las madres saben lo mejor”, en la cual el valor nutricional de la planta hospedera juega el rol principal. En el caso de *E. benthamii* los resultados no son tan claros; mientras que las chinches experimentaron altas mortalidades durante los primeros instars y un desarrollo más lento durante el primer instar, el desarrollo total fue tan corto como en *E. tereticornis*. En consonancia con esto, las hembras de *T. peregrinus* no presentaron diferencias en las preferencias de alimentación y oviposición por *E. benthamii* en comparación con *E. tereticornis*. Cabe destacar que de acuerdo al monitoreo nacional en trampas amarillas *E. benthamii* ha sido el hospedero que ha registrado las mayores capturas históricas de la chinche si bien *E. tereticornis* está subrepresentado en este sistema (Martínez & Scoz, 2010; Martínez & Gómez, 2012, 2014). Finalmente el desempeño de las ninfas en *E. tereticornis* expuesto a coespecíficos fue similar al de las hojas sanas durante los primeros instars pero la mortalidad y el tiempo de desarrollo crecieron en los últimos instars, lo cual evidencia una vez más una pobre correlación con las preferencias de alimentación y oviposición.

Las hembras de la chinche del eucalipto pusieron más huevos en hojas infestadas por el psílido pero no se observó esa preferencia en su alimentación. En forma similar a nuestros hallazgos con respecto a la presencia de coespecíficos, encontramos en este caso una preferencia por hojas con lerps por encima de las hojas sanas solo en lo que respecta a la selección de oviposición (Martínez *et al.*, 2017b). Nuestros resultados confirman que las hembras de *T. peregrinus* también

incluyen la presencia de *G. brimblecombei* como un criterio para seleccionar sitios de oviposición.

A primera vista la selección de hojas con lerps como un sitio de oviposición por parte de las hembras de la chinche no parece resultar en un desempeño aumentado de sus crías. Por el contrario las ninfas alimentadas con hojas sanas se desarrollaron más rápido que aquéllas colonizadas por el psílido. El peor desempeño se observó en hojas infestadas cuyos lerps habían sido removidos, lo cual resultó en los menores valores de desarrollo y supervivencia. El impacto negativo de la presencia de *G. brimblecombei* puede darse como resultado de cambios inducidos en la química de la planta o un descenso general de los recursos disponibles para la chinche del eucalipto a raíz de la competencia. Ciertamente los psílicos afectan sus plantas hospederas debido a la remoción de savia y la reducción de la fotosíntesis como consecuencia de la construcción de lerps y de la excreción de mielecilla que favorece el crecimiento de fumagina (Hollis, 2004). Las especies dentro del género *Glycaspis* se han reportado como floeófagas, es decir, que se alimentan de savia floemática (Moore, 1964; Sharma *et al.*, 2013). La alimentación del género relacionado *Cardiaspina* induce senescencia prematura en las hojas de su hospedero *Eucalyptus moluccana* Roxb. (Steinbauer *et al.*, 2014). De la misma manera en nuestro sistema de estudio observamos manchas cloróticas en la superficie de la hoja, por debajo de los lerps lo que sugiere que podría haber una senescencia inducida por *G. brimblecombei*. Todos estos cambios podrían explicar el desempeño más pobre de la chinche del eucalipto en plantas expuestas al psílido de lerp.

La presencia de lerps mejora el desempeño de las ninfas de *T. peregrinus*. Aun cuando la duración del primer instar ninfal fue más larga en hojas expuestas al psílido que en hojas sanas, no encontramos efectos en la sobrevivencia cuando los lerps estaban presentes. En nuestro diseño experimental usamos

secciones foliares provenientes de hojas con una infestación entre moderada y severa, por lo que presumimos que las respuestas inducidas por la planta como consecuencia de la herbivoría por *G. brimblecombei* deberían estar presentes, independientemente de la remoción o no del lerp. Sin embargo un impacto en contraposición positivo podría ser consecuencia del rico contenido en azúcares del lerp. Cabe destacar que el uso de lerps como fuente de alimento ha sido reportada en aves (Oliver, 1998; Florence, 2005) en incluso en poblaciones de aborígenes australianos (Turner *et al.*, 1994), aunque no pudimos encontrar evidencias previas en la literatura de su uso por otros insectos. De todos modos, nosotros observamos con frecuencia durante este estudio tanto adultos como juveniles alimentándose directamente en los lerps (figura 1A) y también que los huevos puestos en hojas con lerps fueron casi exclusivamente depositados cerca o adyacentes a un lerp. Por lo tanto es probable que las ninfas de la chinche del eucalipto mejoren su desempeño por alimentarse en los lerps, en comparación con aquéllas criadas en hojas atacadas por *G. brimblecombei* pero de las cuales los lerps han sido removidos.

Nuestros experimentos fueron realizados entre diciembre y febrero, luego del pico poblacional de *G. brimblecombei* y anterior al pico poblacional de *T. peregrinus*. Se evitó específicamente el fin del verano porque éste es el periodo en el que los árboles están expuestos a las enfermedades foliares en Uruguay (Balmelli *et al.*, 2013; Soria *et al.*, 2014). Por lo tanto el desempeño de las ninfas de la chinche fue evaluado bajo dos escenarios: hojas sanas como un recurso ideal y una situación potencialmente sub óptima con la presencia simultánea de otro herbívoro. Sin embargo durante el pico poblacional a fines

del verano, cuando la calidad nutricional de las hojas puede estar reducida debido a la concurrencia de numerosas plagas y enfermedades, la aparente contradicción entre la elección de la madre y el desempeño de las ninfas puede resolverse de otra manera. En este escenario la fuente extra de azúcares ofrecida por los lerps podría ser un diferencial para el desempeño de las ninfas. Esta hipótesis requiere de más investigación.

La selección de sitios de oviposición es un proceso jerárquico que opera a varias escalas espaciales, cada una de las cuales provee diferentes claves a las cuales las hembras pueden responder (Vinson, 1976; Visser, 1988; Martínez *et al.*, 2013; Dickins *et al.*, 2013). En nuestro estudio las preferencias de planta hospedera para alimentación y oviposición por parte de las hembras de *T. peregrinus* no presentaron una correlación ajustada, lo cual sugiere que diferentes criterios median estos pasos de selección. Solo en algunas situaciones las preferencias de oviposición pudieron ser asignadas a la hipótesis de preferencia-desempeño pero en otras este vínculo no fue claro, o incluso fue contradictorio. Queda pendiente de estudio si las preferencias de alimentación se correlacionan con una mayor supervivencia de la hembra, lo cual consecuentemente debería afectar su fitness. Nuestro estudio aporta además evidencias de interacciones entre la chinche del eucalipto y el psílido de lerp que no solo tienen un rol en la preferencia de oviposición de *T. peregrinus* sino que también afectan el desempeño de los estados inmaduros. Inicialmente nuestros estudios sugieren que esta interacción es de naturaleza competitiva. Futuros estudios a campo se requieren para validar estos resultados, de cara a la mejora del manejo integrado de la chinche del eucalipto.

REFERENCIAS

- BALMELLI G., SIMETO S., ALTIER N., MARRONI V., DIEZ J.J.** 2013. Long term losses caused by foliar diseases on growth and survival of *Eucalyptus globulus* in Uruguay. *New Forests* 44 (2): 249–263. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9314-z>.
- BENEDICT J.H., LEIGH T.F., HYER A.H.** 1983. *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) Oviposition Behavior, Growth, and Survival in Relation to Cotton Trichome Density. *Environmental Entomology* 12 (2): 331–335.
- BENÍTEZ DÍAZ E.A., SOSA CORONEL R., GODZIEWSKI D.** 2013. Consideraciones sobre dos nuevas plagas del eucalipto en Paraguay, el psílido de la concha o escudo *Glycaspis brimblecombei* (Hemiptera: Psyllidae) y la chinche marrón *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay* 17 (1): 72–75.
- BIANCHI M., SÁNCHEZ A.** 2004. *Glycaspis brimblecombei* Moore (Homoptera: Psyllidae). Un nuevo psílido asociado a *Eucalyptus* sp. detectado recientemente en Brasil y Chile. *Forestal. Revista de la Sociedad de Productores Forestales de Uruguay* 24: 8–10.
- BRENNAN E.B., WEINBAUM S.A.** 2001a. Effect of epicuticular wax on adhesion of psyllids to glaucous juvenile and glossy adult leaves of *Eucalyptus globulus* Labillardière. *Australian Journal of Entomology* 40 (3): 270–277.
- BRENNAN E.B., WEINBAUM S.A.** 2001b. Performance of adult psyllids in no-choice experiments on juvenile and adult leaves of *Eucalyptus globulus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100 (2): 179–185. <https://doi.org/10.1023/A:1019295104902>.
- BRENNAN E.B., WEINBAUM S.A., ROSENHEIM J.A., KARBAN R.** 2001. Heteroblasty in *Eucalyptus globulus* (Myricales: Myricaceae) affects ovipositional and settling preferences of *Ctenarytaina eucalypti* and *C. spatulata* (Homoptera: Psyllidae). *Environmental Entomology* 30 (6): 1144–1149.
- COOK S.M., KHAN Z.R., PICKETT J.A.** 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Review of Entomology* 52: 375–400.
- DENNO R.F., PETERSON M.A., GRATTON C., CHENG J., LANGELLOTTO G.A., HUBERTY A.F., FINKE D.L.** 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81 (7): 1814–1827.
- DICKE M.** 2000. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology* 28 (7): 601–617. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(99\)00106-4](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(99)00106-4).
- DICKINS E.L., YALLOP A.R., PEROTTO-BALDIVIESO H.L.** 2013. A multiple-scale analysis of host plant selection in Lepidoptera. *Journal of Insect Conservation* 17 (5): 933–939. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9574-8>.
- ENGLISH-LOEB G.M., COLLIER B.D.** 1987. Nonmigratory movement of adult Harlequin Bugs *Murgantia histrionica* (Hemiptera: Pentatomidae) as affected by sex, age and host plant quality. *American Midland Naturalist* 118 (1): 189–197. <https://doi.org/10.2307/2425642>.
- FAO-MGAP.** 2006. *Plagas y enfermedades de eucaliptos y pinos en el Uruguay*. FAO, Montevideo.
- FIRMINO-WINCKLER D.C., WILCKEN C.F., OLIVEIRA N.C., MATOS C.A.** 2009. Biología do psílido-de-concha *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera, Psyllidae) em *Eucalyptus* spp. *Revista Brasileira de Entomologia* 53 (1): 144–146.

- FLORENCE R.** 2005. Bell-miner-associated dieback: an ecological perspective. *Australian Forestry* 68 (4): 263–266. <https://doi.org/10.1080/00049158.2005.10674975>.
- FUJIYAMA N., TORII C., AKABANE M., KATAKURA H.** 2008. Oviposition site selection by herbivorous beetles: a comparison of two thistle feeders, *Cassida rubiginosa* and *Hemosepilachna niponica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128 (1): 41–48. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00712.x>.
- GRIPENBERG S., MAYHEW P.J., PARNELL M., ROSLIN T.** 2010. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13 (3): 383–393. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01433.x>.
- GROOT A.T., HEIJBOER A., VISSER J.H., DICKE M.** 2003. Oviposition preference of *Lygocoris pabulinus* (Het., Miridae) in relation to plants and conspecifics. *Journal of Applied Entomology* 127 (2): 65–71. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2003.00669.x>.
- GROSTAL P., DICKE M.** 1999. Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case for acarine interactions. *Behavioral Ecology* 10 (4): 422–427.
- HIRAYAMA H., KASUYA E.** 2009. Oviposition depth in response to egg parasitism in the water strider: High-risk experience promotes deeper oviposition. *Animal Behaviour* 78 (4): 935–941. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.019>.
- HOLLIS D.**, 2004. Australian psylloidea: jumping plantlice and lerp insects. Australian Biological Resources Study, Canberra.
- HUANG W., ROBERT C.A.M., HERVÉ M.R., HU L., BONT Z., ERB M.** 2017. A mechanism for sequence specificity in plant-mediated interactions between herbivores. *New Phytologist* 214 (1): 169–179. <https://doi.org/10.1111/nph.14328>.
- IDE S., RUIZ C., SANDOVAL A., VALENZUELA J.** 2011. Detección de *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) asociado a *Eucalyptus* spp. en Chile. *Bosque* 32 (3): 309–313. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000300012>.
- JAENIKE J.** 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical Population Biology* 14 (3): 350–356. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(78\)90012-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(78)90012-6).
- KAPLAN I., DENNO R.F.** 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10 (10): 977–994. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>.
- KARBAN R., BALDWIN I.T.** 1997. Induced responses to herbivory. University of Chicago Press, Chicago.
- KARBAN R., GROF-TISZA P., HOLYOAK M.** 2012. Facilitation of tiger moths by out-breaking tussock moths that share the same host plants. *Journal of Animal Ecology* 81 (5): 1095–1102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01993.x>.
- KESSLER A., BALDWIN I.T.** 2004. Herbivore-induced plant vaccination. Part I. The orchestration of plant defenses in nature and their fitness consequences in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal* 38 (4): 639–649. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02076.x>.
- KIRITANI K., HOKYO N., KIMURA K., NAKASUJI F.** 1965. Imaginal dispersal of the Southern Green Stink Bug *Nezara viridula* L., in relation to feeding and oviposition. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 9 (4): 291–297.

- KROES A., STAM J.M., DAVID A., BOLAND W., VAN LOON J.J.A., DICKE M., POELMAN E.H.** 2016. Plant-mediated interactions between two herbivores differentially affect a subsequently arriving third herbivore in populations of wild cabbage. *Plant Biology* 18 (6): 981–991. <https://doi.org/10.1111/plb.12490>.
- LAWRENCE R., POTTS B.M., WHITHAM T.G.** 2003. Relative Importance of Plant Ontogeny, Host Genetic Variation, and Leaf Age for a Common Herbivore. *Ecology* 84 (5): 1171–1178.
- LUNDGREN J.G.** 2011. Reproductive ecology of predaceous Heteroptera. *Biological Control* 59 (1): 37–52. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.02.009>.
- LUNDGREN J.G., FERGEN J.K., RIELLE W.E.** 2008. The influence of plant anatomy on oviposition and reproductive success of the omnivorous bug *Orius insidiosus*. *Animal Behaviour* 75 (4): 1495–1502. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.029>.
- MARTÍNEZ G.** 2017. Mothers in the woods: Multitrophic interactions and oviposition preference in the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*, a pest of *Eucalyptus*. PhD Thesis. Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands.
- MARTÍNEZ G., BIANCHI M.** 2010. Primer registro para Uruguay de la chinche del eucalipto, *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero y Dellapé, 2006 (Heteroptera: Thaumastocoridae). *Agrociencia* 14 (1): 15–18.
- MARTÍNEZ G., FINOZZI M.V., CANTERO G., SOLER R., DICKE M., GONZÁLEZ A.** 2017a. Oviposition preference but not adult feeding preference matches with offspring performance in the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 163 (1): 101–111. <https://doi.org/10.1111/eea.12554>.
- MARTÍNEZ G., GÓMEZ D.** 2012. Monitoreo de la chinche del eucalipto en Uruguay: Situación a Abril de 2012. INIA - CECOPE, Tacuarembó.
- MARTÍNEZ G., GÓMEZ D.** 2014. *Monitoreo de trampas amarillas*. INIA - CECOPE, Tacuarembó.
- MARTÍNEZ G., GONZÁLEZ A., DICKE M.** 2017b. Effect of the eucalypt lerp psyllid *Glycaspis brimblecombei* on adult feeding, oviposition-site selection and offspring performance by the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (in prensa).
- MARTÍNEZ G., LÓPEZ L., CANTERO G., GONZÁLEZ A., DICKE M.** 2014. Life-history analysis of *Thaumastocoris peregrinus* in a newly designed mass rearing strategy. *Bulletin of Insectology* 67 (2): 199–205.
- MARTÍNEZ G., SCOZ R.** 2010. Monitoreo de la chinche del eucalipto en Uruguay. INIA - CECOPE, Tacuarembó.
- MARTÍNEZ G., SOLER R., DICKE M.** 2013. Behavioral ecology of oviposition-site selection in herbivorous true bugs. In: *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier, pp. 175–207.
- MARTINS C.B.C., ZARBIN P.H.G.** 2013. Volatile organic compounds of conspecific-damaged *Eucalyptus benthamii* influence responses of mated females of *Thaumastocoris peregrinus*. *Journal of Chemical Ecology* 39 (5): 602–611. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0287-y>.
- MAYHEW P.J.** 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79 (3): 417–428. <https://doi.org/10.2307/3546884>.
- MOORE K.M.** 1964. Observations on some Australian forest insects. 18. Four new species of *Glycaspis* (Homoptera: Psyllidae) from Queensland. *Proceedings of The Linnean Society of New South Wales* 89: 163–166.

- MURPHY D.D.** 1983. Nectar sources as constraints on the distribution of egg masses by the checkerspot butterfly, *Euphydryas chalcedona* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Environmental Entomology* 12 (2): 463–466.
- NADEL R.L., NOACK A.E.** 2012. Current understanding of the biology of *Thaumastocoris peregrinus* in the quest for a management strategy. *International Journal of Pest Management* 58 (3): 257–266. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.659228>.
- NAHRUNG H.F., ALLEN G.R.** 2003. Intra-plant host selection, oviposition preference and larval survival of *Chrysophtharta agricola* (Chapuis) (Coleoptera: Chrysomelidae: Paropsini) between foliage types of a heterophyllous host. *Agricultural and Forest entomology* 5 (2): 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00172.x>.
- OHGUSHI T.** 2005. Indirect interaction webs: Herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 81–105.
- OHSAKI N., SATO Y.** 1994. Food plant choice of Pieris butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75 (1): 59–68. <https://doi.org/10.2307/1939382>.
- OLIVER D.L.** 1998. The importance of insects and lerp in the diet of juvenile regent honeyeaters, *Xanthomyza phrygia*: implications for the conservation of an endangered woodland bird. *Wildlife Research* 25 (4): 409–417. <https://doi.org/10.1071/wr97078>.
- PETO R., PETO J.** 1972. Asymptotically efficient rank invariant test procedures. *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 135 (2): 185–207. <https://doi.org/10.2307/2344317>.
- POELMAN E.H., VAN LOON J.J.A., DICKE M.** 2008. Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. *Trends in Plant Science* 13 (10): 534–541. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.08.003>.
- POTTS B.M., WILTSHIRE R.J.E.** 1997. Eucalypt genetics and genecology. In: Williams JE., Woinarksi JCZ, eds. *Eucalypt ecology: individuals to ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 56–91.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM,** 2009. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- RENWICK J.A.A., CHEW F.S.** 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 39 (1): 377–400.
- SANTANA D.L. DE Q., BURCKHARDT D.** 2007. Introduced *Eucalyptus* psyllids in Brazil. *Journal of Forest Research* 12 (5): 337–344. <https://doi.org/10.1007/s10310-007-0035-7>.
- SCHEIRS J., DE BRUYN L.** 2002. Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant-insect research. *Oikos* 96 (1): 187–191. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960121.x>.
- SCHOONHOVEN L.M., VAN LOON J.J.A., DICKE M.** 2005. *Insect-plant biology*. Oxford University Press, Oxford; New York.
- SHARMA A., RAMAN A., TAYLOR G., FLETCHER M.** 2013. Nymphal development and lerp construction of *Glycaspis* sp. (Hemiptera: Psylloidea) on *Eucalyptus sideroxylon* (Myrtaceae) in central-west New South Wales, Australia. *Arthropod Structure & Development* 42 (6): 551–564. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2013.07.005>.
- SOLER R., BADENES PÉREZ F.R., BROEKGAARDEN C., ZHENG S.-J., DAVID A., BOLAND W., DICKE M.** 2012. Plant mediated facilitation between a leaf feeding and a phloem feeding insect in a brassicaceous plant: from insect performance to gene transcription. *Functional Ecology* 26 (1): 156–166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01902.x>.

- SOLIMAN E.P., WILCKEN C.F., PEREIRA J.M., DIAS T.K.R., ZACHÉ B., DAL POGETTO M.H.F.A., BARBOSA L.R.** 2012. Biology of *Thaumastocoris peregrinus* in different *Eucalyptus* species and hybrids. *Phytoparasitica* 40 (3): 223–230. <https://doi.org/10.1007/s12600-012-0226-4>.
- SORIA S., ALONSO R., BETTUCCI L., LUPO S.** 2014. First report of *Teratosphaeria pseudoeucalypti* in Uruguay. *Australasian Plant Disease Notes* 9 (1). <https://doi.org/10.1007/s13314-014-0146-x>.
- STAM J.M., KROES A., LI Y., GOLS R., LOON J.J.A. VAN, POELMAN E.H., DICKE M.** 2014. Plant interactions with multiple insect herbivores: From community to genes. *Annual Review of Plant Biology* 65 (1): 689–713. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035937>.
- STEINBAUER M.J., BURNS A.E., HALL A., RIEGLER M., TAYLOR G.S.** 2014. Nutritional enhancement of leaves by a psyllid through senescence-like processes: insect manipulation or plant defence? *Oecologia* 176 (4): 1061–1074. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3087-3>.
- STEPHENS D.W., KREBS J.R.** 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- THOMPSON J.N.**, 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 47 (1): 3–14.
- THOMPSON J.N., PELLMYR O.** 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 36 (1): 65–89. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.000433>.
- TULLBERG B.S., LEIMAR O., STILLE G.G.** 2000. Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Animal Behaviour* 59 (2): 281–287. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1302>.
- TURNER M.K., HENDERSON J., DOBSON S.** 1994. Arrernte foods : foods from Central Australia = Nhenhe-areye anwerne-arle arlkweme. Alice Springs, N.T. : : IAD Press.
- UDAYAGIRIS., MASON C.E.** 1997. Epicuticular Wax Chemicals in Zea mays Influence Oviposition in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Chemical Ecology* 23 (7): 1675–1687. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006443.72203.f7>.
- UDAYAGIRI S., WELTER S.C.** 2000. Escape of *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) eggs from parasitism by *Anaphes iole* (Hymenoptera: Mymaridae) in strawberries: Plant structure effects. *Biological Control* 17 (3): 234–242. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0802>.
- VENTURA M.U., PANIZZI A.R.** 2003. Population dynamics, gregarious behaviour and oviposition preference of *Neomegalotomus parvus* (Wetwood) (Hemiptera: Heteroptera: Alydidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46 (1): 33–39.
- VINSON S.B.** 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21 (1): 109–133. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.21.010176.000545>.
- VISSER J.H.** 1988. Host-plant finding by insects: Orientation, sensory input and search patterns. *Journal of Insect Physiology* 34 (3): 259–268. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(88\)90056-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(88)90056-X).
- WERTHEIM B., VAN BAALEN E.J.A., DICKE M., VET L.E.M.** 2005. Pheromone-mediated aggregation in non social arthropods: An evolutionary ecological perspective. *Annual Review of Entomology* 50 (1): 321–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123329>.
- WILCKEN C.F., SOLIMAN E.P., DE SÁ L.A.N., BARBOSA L.R., DIAS T.K.R., FERREIRA-FILHO P.J., OLIVEIRA R.J.R.** 2010. Bronze bug *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero and Dellapé (Hemiptera: Thaumastocoridae) on *Eucalyptus* in Brazil and its distribution. *Journal of Plant Protection Research* 50 (2): 201–205.