

La dispersión en insectos (Arthropoda: Insecta): invasión por especies introducidas por la acción humana frente a ampliación natural del área de distribución

José L. YELA, José R. ESTEBAN-DURÁN,
Antonio JIMÉNEZ y Francisco BEITIA

Dirección de los autores: Laboratorio de Entomología, Departamento de Protección Vegetal, Subdirección General de Investigación y Tecnología, INIA, Ctra. de La Coruña km 7, E-28040 Madrid. correo-e: yela@inia.es

Palabras clave: área iberoibalear, dispersión, especies introducidas, especies nativas, expansión, insectos, invasión biológica

Resumen: Sobre la base de los principales datos corológicos de una serie de especies de insectos citadas como nuevas del área iberoibalear durante los últimos 15 años, se intenta discriminar cuáles de ellas han invadido recientemente esta área y cuáles existían ya aquí pero habían pasado desapercibidas. Se definen las especies invasoras como aquellas que llegan a un lugar que no habían ocupado antes, independientemente de las circunstancias. A continuación, examinando las características biológicas de los insectos invasores de nuestra muestra a la luz de las hipótesis y explicaciones previamente publicadas, tratamos de averiguar si los insectos invasores muestran alguna peculiaridad biológica común que los distinga de los nativos. Tratamos también de aclarar si existe algún atributo biológico que nos permita caracterizar las especies de insectos introducidas por la acción humana, o si para distinguirlos de las especies que de manera natural están expandiendo su área debemos recurrir fundamentalmente al examen de áreas y a las evidencias indirectas. Se presta especial atención al caso de *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) (Coleoptera: Curculionidae), la especie plaga que está siendo estudiada con más detalle en la actualidad por los autores. Concluimos que no existen peculiaridades biológicas que sean comunes a los insectos invasores frente a los que no lo son, y que caracterizar biológicamente a las especies introducidas frente a las que están expandiendo su área de distribución de manera natural tampoco es inmediato. En este último caso, existe la tendencia por parte de las introducidas (o, para ser más exactos, de aquellas introducidas que han tenido éxito, que son las que los diferentes autores tienen en cuenta) a ser 'generalistas' o 'estrategas de la r' (alta fecundidad, elevado número de generaciones al año, ausencia de diapausa), lo que no quiere decir que todo insecto que cumpla estas condiciones sea susceptible de ser introducido. El examen de áreas (patrones corológicos y patrones de dispersión), pues, debe seguir siendo considerado una herramienta eficaz para ayudar a discriminar especies expansivas de especies introducidas.

Key words: Iberoibalearic area, dispersal, introduced species, native species, expansion, insects, biological invasion

Abstract: Dispersal in insects (Arthropoda: Insecta): invasion by human introduced species against natural expansion of the distribution area

On the basis of the main corological data on a series of insect species mentioned as new for the Iberoibalearic area during the last 15 years, an attempt is made to discriminate which have invaded that area and which were formerly present but overlooked. Invading species are defined as those entering a territory in which they have never before occurred, regardless of circumstances. Examining the main biological features of the invading insects of our sample (being invading species) in the context of formerly available hypotheses and explanations, we try to state if invading insects show any shared biological feature differentiating them from the native ones. Subsequently, we try to clarify if there are biological attributes characterising as a whole human-introduced insect species, or if we have to appeal to the study of areas and to indirect evidences if we wish to distinguish them from those insect species expanding their distribution areas without human mediation (expansive species). Some emphasis is devoted to the case of *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) (Coleoptera: Curculionidae), the pest species currently studied by the authors. We conclude that there are no biological characteristics common to invading insects, and that characterizing introduced insect species by means of their biological features is far from being immediate. Introduced species (or, for say it more precisely, successful introduced species, which

are those dealt by most authors) tend to be 'generalists' or 'r-selected' (high fecundity; large number of generations per year, lack of diapause), which does not mean that any insect fulfilling that conditions could be susceptible for being introduced. Study of areas (chorological and dispersal patterns), thus, should be still considered an effective tool for discriminate expansive from introduced species.

'Perhaps the most remarkable general feature of invasions is how unpredictable they are'
(WILLIAMSON, 1996)

Introducción

Todas las especies, de una u otra forma, se dispersan. Los fines de la dispersión y sus modalidades, en el espacio y en el tiempo, son numerosos (por ejemplo, Drake & Gatehouse, 1995; Dingle, 1996). La dispersión, tanto si es de tipo migratorio (estacionalmente recurrente) como si no lo es, puede ser **intraareal** (es decir, tener lugar dentro del área general de distribución de una especie) o **extraareal** (cuando excede dichos límites). En este segundo caso se produce una **invasión** (que es la llegada de una especie a un lugar que no había ocupado antes, independientemente de las circunstancias; Mack, 1985), seguida, en una pequeña proporción de las especies, de **establecimiento y expansión** (Begon *et al.*, 1986; Williamson & Brown, 1986). La dispersión como propiedad biológica tiende, pues, a favorecer la invasión (Kirkpatrick & Barton, 1997). A grandes rasgos, y en función de la manera de llegada, existen dos tipos fundamentales de fenómenos invasivos:

(1) la **ampliación natural del área de distribución**, también llamada **expansión** (*sensu* Bergmann, 1954 y otros autores centroeuropeos): es la invasión llevada a cabo por medios naturales, sin la intervención humana, o al menos sin una intervención humana directa. Consiste en un desplazamiento progresivo de efectivos de los límites del área de distribución de una especie hacia zonas previamente no colonizadas (en ocasiones, esto da lugar a un desplazamiento del área de distribución más que a una ampliación). A partir de aquí, siempre que nos refiramos a una especie expansiva lo haremos en este sentido.

(2) la **invasión antropocórica**: es el proceso invasivo debido o favorecido por la acción humana, subsiguiente en general a un transporte pasivo o antropocoria.

En realidad, todos estos términos no son usados de la misma forma por todos los autores (compárese, por ejemplo, Mack, 1985; Crawley, 1986; Lawton & Brown, 1986; Williamson & Brown, 1986; Dempster, 1989; Andow *et al.*, 1990; Gaston, 1991; Drake & Gatehouse, 1995; Dingle, 1996; Niemelä & Mattson, 1996; Williamson, 1996; Kirkpatrick & Barton, 1997), y existe una cierta confusión en la bibliografía especializada. Por ello hemos hecho este breve repaso inicial de la cuestión y definido los términos tal como van a ser utilizados en este trabajo (lo que, por supuesto, no quiere decir que sea la mejor manera de hacerlo).

Hoy en día, como consecuencia del inmenso y continuo tráfico de mercancías a lo largo y ancho del mundo, y como consecuencia de la exportación e importación de seres vivos relacionadas fundamentalmente con las actividades ganaderas, agrícolas, forestales y ornamentales, las comunidades de seres vivos se componen cada vez más de una combinación de lo que podríamos llamar especies 'autóctonas' o 'nativas' y especies 'introducidas'. De ahí que se haya dedicado mucha atención a los fenómenos invasivos, especialmente a los favo-

recidos por la especie humana (Kornberg & Williamson, 1986; Lodge, 1993; Williamson, 1996), y que tenga un interés creciente disponer de datos comparados acerca de la biología de los colectivos de especies expansivas e introducidas ante situaciones diversas, que permitan hacer extrapolaciones, generalizaciones y pronósticos, sobre todo en relación con aquellas especies que se convierten en plagas agrícolas, forestales o de útiles de diverso tipo (Crawley, 1986; Andow, 1991; Andow & Imura, 1994; Harrington & Stork, 1995; Samways, 1996; Yela & Lawton, 1997; y bibliografía allí citada). Téngase en cuenta que el paisaje urbano o semiurbano de un futuro próximo, en el cual serán fracción importante las especies introducidas, ocupará en amplias regiones más superficie que el paisaje natural (como de hecho ocurre ya en ciertos lugares). Una cuestión interesante que se suscita, pues, es si existen ciertos atributos relacionados con el modo de progresión y con las características biológicas básicas que nos permitan distinguir entre especies que experimentan una ampliación 'natural' de área y una invasión producida por una importación humana accidental. En este trabajo nos vamos a centrar en el caso de los insectos, y para ello vamos a examinar brevemente algunos casos de reciente llegada al área iberoibalear. Sobre la base de la abundante bibliografía publicada durante los últimos años, trataremos de responder dos preguntas:

(1) ¿poseen los insectos invasores, ya lo sean por sus propios medios (expansivos) ya favorecidos por la acción humana (introducidos), alguna peculiaridad biológica común que los distinga de los nativos?

(2) si la poseen, ¿pueden identificarse los insectos introducidos por algún atributo biológico que no posean los expansivos, o debemos recurrir básicamente al examen de áreas y a las evidencias indirectas para distinguir una expansión de una introducción?

A continuación nos fijaremos en algunas especies de insectos que han sido citadas recientemente del área iberoibalear, algunas de las cuales se sabe que han ampliado su área de distribución de manera natural y otras son introducidas. Las primeras pertenecen todas al grupo del que el primer autor de este trabajo tiene suficientes datos (Lepidoptera: Noctuidae), y comprenden especies que podrían haber invadido el área iberoibalear en fechas recientes o bien residir aquí desde antiguo, pero no haber sido descubiertas hasta hace poco (debido a su rareza, a su área de distribución restringida, a su semejanza con otras especies o a cualquier otra causa). Se intenta discriminar, en función de datos corológicos y biogeográficos, cuáles pertenecen a cada una de estas dos categorías. Entre las segundas hemos considerado representantes de cinco órdenes (Thysanoptera, Homoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera). Por último, se tratará más en detalle el caso del 'picudo ferruginoso de las palmeras', *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) (Coleoptera: Curculionidae), importante y destructora plaga asentada

recientemente en la franja subtropical del sur español y a la que se está prestando mucha atención actualmente (De Liñán, 1998; Esteban-Durán *et al.*, 1998a, c), con objeto de aportar argumentos que permitan identificar con mayor precisión su modo de entrada en la Península Ibérica (no aclarado del todo todavía; Esteban-Durán *et al.*, 1998b).

Los protagonistas

Especies no introducidas

Como se ha mencionado, nos centraremos en aquellas especies de Noctuidos (Lepidoptera: Noctuidae) citadas del área iberoibérica en los últimos años. Desde la publicación del catálogo de Yela (1992) han sido recolectadas o reconocidas como nuevas para esta área ocho especies, que por orden sistemático son: *Polypogon gryphalis* (Herrich-Schäffer, 1851), *Eublemma rosina* (Hübner, [1803]), *Pseudeustrotia candidula* ([Denis & Schiffermüller], 1775), *Luperina maribelae* Pérez-López & Morente-Benítez, 1996, *Apamea sicula* (Turati, 1909), *Hadena vulcanica* (Turati, 1907), *Hadena archaica* Hacker, 1996, *Hadena orihuela* Hacker, 1996 y *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) (otros detalles en Yela, 1998). Vamos a considerar también otras especies encontradas con alguna anterioridad, como *Cucullia argentea* (Hufnagel, 1766) y *Brachygalea albolineata* (Blachier, 1905).

Especies introducidas

Por el interés práctico que tienen los insectos causantes de plagas, la literatura sobre protección vegetal, agronómica y forestal editada en España recoge abundante información sobre aquellas especies que se han convertido en una amenaza para cultivos y bosques en los últimos años. Las más recientes, cuya biología y patrón de invasión se conoce con bastante detalle (excepto en el último caso), son las siguientes (entre paréntesis, año de introducción en España; en el caso en que figuren dos cifras, la primera se refiere a Baleares y la segunda al suelo peninsular):

- Frankliniella occidentalis* (Pergande, 1895) (Thysanoptera: Thripidae) (1986);
- Pterochloroides persicae* (Scopoli, 1763) (Homoptera: Lachnidae) (1994);
- Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera: Agromyzidae) (1991);
- Cacyreus marshalli* (Butler, 1898) (Lepidoptera: Lycaenidae) (1985; 1993);
- Phyllocnistis citrella* (Stainton, 1856) (Lepidoptera: Gracilariidae) (1993); y
- Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) (Coleoptera: Curculionidae) (1993).

Como se sabe, solamente unas pocas de las especies invasoras tienen carácter de plaga (en cuanto a que afectan a plantas cultivadas por el ser humano). En Gran Bretaña, de donde la cantidad de datos acumulados es mucho mayor que en otros lugares (Williamson *et al.*, 1986; Williamson, 1996), tanto por el hecho de ser una isla como por el de su tradición entomológica y de investigación mucho más desarrollada, se estima que lo son alrededor de una décima parte (Williamson & Brown, 1986). Si este patrón es extrapolable a nuestras latitudes, podría afirmarse que el número de especies invasoras de insectos en la Península Ibérica debe haber sido

bastante elevado durante los últimos años. Carecemos de datos más concretos, puesto que las especies sin trascendencia económica (ya sean introducidas o no) no suelen estar sujetas a seguimiento detallado.

Entre las especies introducidas examinaremos también el caso de *Heliopsis maritima* de Graslin, 1855 (Lepidoptera: Noctuidae), que parece haber sido una introducción sin éxito (puesto que aparentemente se ha extinguido en el centro de España, donde se había localizado).

Discriminación de patrones

Especies no introducidas

¿Cuáles de las diez especies de Noctuidos mencionadas antes puede aceptarse con alguna fiabilidad que estaban ya presentes en el área iberoibérica desde antiguo, y cuáles pueden haberla invadido recientemente? Examinemos el asunto en función de los datos conocidos sobre distribución geográfica y ecológica, y examinemos también algún otro caso interesante.

Polypogon gryphalis, *Eublemma rosina*, *Pseudeustrotia candidula* y *Graphiphora augur* son especies euroasiáticas, cuyas áreas de distribución llegan por el Este hasta Siberia o incluso Japón. Están relacionadas con ambientes de clima continental, la primera en paisajes de vegetación higrófila, las dos siguientes en paisajes xerófilos y la última en mesófilos. Su sentido de penetración en la Península Ibérica debió ser aproximadamente norte-sur (accediendo a través del área pirenaica). *P. gryphalis* y *P. candidula* se han encontrado solamente en Cataluña (Stefanescu, 1995; Bellavista & Stefanescu, 1993), *E. rosina* está confinada en la Depresión de Baza, por lo que se sabe hasta ahora (Pérez-López & Morente-Benítez, 1995), y *G. augur* se ha localizado únicamente en León (Magro Enríquez, 1993a, 1993b). *P. gryphalis* y *P. candidula* podrían ser especies expansivas, dada la proximidad de los lugares donde fueron colectadas con la zona pirenaica. Como son dos especies que en el centro de Europa y en Francia son raras, o al menos poco recolectadas con los métodos habituales, no pueden aventurarse otras hipótesis, y habrá que esperar a reunir más datos para comprobar si están actuando como expansivas o no. Por lo que se refiere a *E. rosina*, una eventual invasión reciente hasta alcanzar la depresión de Baza no parece factible sin que se hayan recolectado ejemplares en otras localidades, máxime cuando la especie es suficientemente llamativa. Dicho sea de paso, lo mismo cabe decir para otras especies biogeográfica y ecológicamente equivalentes encontradas en la Península Ibérica con alguna anterioridad, como por ejemplo *Pseudohadena commoda* (Staudinger, 1889) (Yela & Sanchez Eguialde, 1988; Yela & Ronkay, 1992). Por último, las poblaciones de *G. augur* deben haber habitado asimismo en su enclave leonés desde antiguo; no es imaginable una ampliación de área tan rápida hacia la zona noroccidental ibérica sin que el insecto haya sido encontrado en lugares intermedios entre los Picos de Europa leoneses y la cadena pirenaica. Este caso es análogo al de *Diarsia mendica* (Fabricius, 1775) (Yela, 1988).

Apamea sicula y *Hadena vulcanica* son especies de distribución asiático-normediterránea, es decir, ocupan áreas de la franja meridional europea (están ausentes de Centroeuropa) y el Asia Anterior. La invasión de la Península Ibérica, si es que hubo tal y nuestra península no fue parte de su área de origen, pudo venir tanto por el Norte (por la vía pirenaica) como por el Sur. *A. sicula* y *H. vulcanica* están

repartidas por ciertos macizos montañosos de la parte centro-oriental ibérica, en lo que claramente son poblaciones bien establecidas desde tiempos más o menos antiguos. Si no habían sido citadas hasta hace poco es debido a su gran semejanza externa con otras especies como *A. polyodon* (Linnaeus, 1761) (= *A. monoglypha* Hfn.) y *H. consparcatorides* (Schawerda, 1928), con las que se habían confundido (véase Zilli, 1992; Yela, 1994, 1998; Hacker, 1996), a lo localizado de sus poblaciones y, al menos en el caso de la segunda, a que no acuden bien a las trampas de luz.

Por último, *Luperina maribelae*, *Hadena archaica* y *Hadena orihuela* son especies del grupo corológico iberomagrebí; de momento ninguna de las tres se ha recolectado fuera de España (véase, respectivamente, Pérez-López & Morente-Benitez, 1996 y Hacker, 1996), por lo que podrían ser endémicas (caso de que *L. maribelae* no sea sinónima de *L. fulva* (Rothschild, 1914), conocida de Marruecos; véase Yela, 1998). La primera y la última mantienen poblaciones en áreas xerófilas de Aragón y Andalucía, y la segunda se conoce de un único ejemplar recolectado en Sierra Nevada (es posible incluso que no sea una especie válida, sino la hembra de alguna congénérica ya descrita; Yela, 1998). De acuerdo con estos datos, es evidente que tampoco en estos casos puede hablarse de expansión de área de distribución.

Veamos, por último, otros dos casos interesantes. *Cucullia argentea*, especie septentrional (euroasiática), fue recolectada en varios parajes de Cataluña durante los años 1984 y 1985 (Societat Catalana De Lepidopterologia, 1985; Masó i Planas & Pérez De Gregorio, 1985), y posteriormente se han capturado algunos ejemplares más. Existe en el Museo de Barcelona un ejemplar anterior, de 1936, del que se duda si es de procedencia catalana. Se ha especulado con la posibilidad de que esta especie fuera migradora (Societat Catalana De Lepidopterologia, 1985; Masó i Planas & Pérez De Gregorio, 1985), lo que no es apoyado por ningún dato de la bibliografía, o que hubiera accedido temporalmente hasta sus enclaves españoles en el marco de un proceso de dinámica metapoblacional (Masó, com. pers.). Esto último parece plausible; en todo caso, las capturas más recientes sugieren que la especie ha experimentado una ampliación de su área de distribución en sentido suroccidental, y que al menos temporalmente se ha asentado en territorio ibérico (como ocurrió también con el Ninfárido *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758); véase Viader, 1993, y bibliografía allí citada).

Brachygalea albolineata, por su parte, fue mencionada por primera vez de suelo ibérico por Hacker (1985). Con posterioridad ha sido recogida regularmente por diferentes recolectores en localidades de las provincias de Almería y Murcia, y por lo que se ha puesto de relieve, es una especie abundante. Hasta 1985, este Noctuido de afinidades xerófilas era conocido de hábitats esteparios y semidesérticos del Norte de África (Argelia y Marruecos) y de Asia suroccidental (Península Arábiga, Irak e Irán) (Rungs, 1982; Ronkay & Ronkay, 1995), lo que constituye un patrón corológico asiático-surmediterráneo (Yela, 1992: 209). ¿No se había encontrado antes en el Sureste español porque no se habían muestreado los lugares adecuados, o simplemente porque la especie no estaba aún allí? Hay que descartar la primera posibilidad, puesto que bastantes entomólogos han prospectado el área ya desde tiempos de Korb (recordemos, sin ir más lejos, los intensos muestreos de Calle (1983) por la provincia de Murcia). Parece plausible suponer que *B. albolineata* esté expandiendo su área de distribución en dirección Norte, y que haya saltado la zona aledaña a Gibraltar en al menos una ocasión (como hacen diferentes especies animales recurrentemente, entre ellas varios lepidópteros; Yela, 1997). Sería interesante poder apoyar esta proposición con datos de tipo genético, de los que se carece de momento.

De todas las especies examinadas, pues, podemos considerar que podrían estarse comportando como expansivas y haber llegado a la Península Ibérica por un proceso natural de ampliación del área de distribución *Polypogon gryphalis*, *Pseudeustrotia candidula*, *Cucullia argentea* y *Brachygalea albolineata*, aunque como ya hemos indicado hacen falta más datos para confirmarlo (sobre todo en relación con las dos primeras, de las cuales se han recolectado escasísimos individuos). La tabla 1 recoge las características biológicas más importantes de estas cuatro especies.

Especies introducidas

No cabe duda que *Frankliniella occidentalis*, *Pterochloroides persicae*, *Liriomyza huidobrensis* y *Cacyreus marshalli* han sido introducidos en España por la acción humana, como ha sido puesto de manifiesto en diferentes trabajos (Lacasa Plasencia, 1987, 1990, 1992; Lacasa *et al.*, 1995; Lacasa & Tello, 1987; Cabello *et al.*, 1992, 1995; Masó i Planas & Sarto i Monteys, 1991; Sarto i Monteys, 1992a,

Tabla 1

Principales características biológicas de las especies no introducidas consideradas en este trabajo que pueden estar sufriendo un proceso natural de ampliación del área de distribución. Datos de acuerdo con Bergmann (1954), Forster & Wohlfahrt (1971), Hacker (1989), Koch (1984), Rungs (1981) y observaciones personales.

Características biológicas					
Especie	Número de huevos puestos por hembra	Número de generaciones al año	Duración del ciclo biológico en días	Diapausa	Rango trófico de la larva*
<i>P. gryphalis</i>	entre 1 y 50(?)	1	1 año completo	presente	polífago
<i>P. candidula</i>	entre 1 y 50	2	40-200	presente	oligófago
<i>C. argentea</i>	más de 50	1	1 año completo	presente	monófago
<i>B. albolineata</i>	entre 1 y 50(?)	1	1 año completo	presente	monófago(?)

(?) = Datos a confirmar. * Rango trófico de la larva: Monófago = incluye sólo plantas congénéricas; Oligófago = incluye plantas de la misma familia; Polífago = incluye plantas de afiliación taxonómica variada.

1992b, 1996; Honey, 1993). Asimismo, todo parece indicar que *Phyllocnistis citrella* también fue importada hasta la Península Ibérica (Gascón, 1995; Garrido, 1996), aunque debido a su enorme capacidad dispersiva se han documentado grandes incrementos naturales del área de distribución en diferentes partes del mundo (véase Knapp *et al.*, 1995) y posteriormente a su entrada en España se ha comprobado su rápida progresión por toda la Península (Torres-Vila *et al.*, 1997). No vamos a insistir aquí más sobre estos temas; para consultar otros detalles sobre estas especies se remite a los trabajos citados líneas más arriba.

El caso de *R. ferrugineus* no está tan claro, y aunque probablemente también haya llegado hasta aquí como resultado de una acción antropocórica, aún no se tiene una total seguridad (Esteban-Durán *et al.*, 1998b). Su área ancestral de distribución se centra en Asia tropical y ecuatorial (desde Pakistán hasta Borneo, Salomón y Filipinas) (Wattana-pong-siri, 1966). Durante las últimas décadas se ha citado sucesivamente de Irán, Irak, Emiratos Arabes y Egipto (F.A.O., 1995), y por último de España (Barranco *et al.*, 1996). En Esteban-Durán *et al.* (1998b) se especula con la posibilidad de que esté presente también en Argelia, Marruecos y otros países del Norte de África, aunque sin confirmar por las autoridades locales. Si esto fuera cierto, se podría pensar en una dispersión paulatina en sentido Este-Oeste y en un 'salto' a España desde el Norte de África (dado que la distancia entre Punta de Tarifa y Punta Carnero en España y Punta Ceres y Punta Leona en Marruecos es solamente de unos 14 km, y el vuelo de los adultos de *R. ferrugineus* es extraordinariamente potente; J. R. Esteban y J. L. Yela, obs. pers.). Las condiciones ambientales del Norte de África y de la zona subtropical almeriense-granadina no son desde luego óptimas para una invasión efectiva de este insecto, propio del trópico; sin embargo, puede estar dotado de una cierta plasticidad ecológica que le permita sobrevivir en estas zonas, o haberse incluso adaptado a las nuevas condiciones (Esteban-Durán *et al.*, 1998a), ya que la mayor parte del ciclo es llevado a cabo en el interior de las palmeras, sus plantas hospedantes, donde las condiciones de humedad y temperatura son constantes y bastante favorables. Incluso los

adultos, que son la fase dispersiva, permanecen casi toda su vida dentro de las palmeras, y sólo salen para efectuar vuelos que, aunque potentes, son de corta duración (destinados a la reproducción y a la colonización de nuevas palmeras; Esteban-Durán *et al.*, 1998a). Están en marcha estudios que nos permitan explicar con mayor exactitud los mecanismos biológicos que operan en las poblaciones españolas de *R. ferrugineus*, lo que, unido a datos de tipo genético, nos ayudará a entender si realmente este coleóptero llegó hasta aquí por sus propios medios, ampliando su área de distribución paralelamente a los cambios climáticos globales de las últimas décadas (compárese con Dennis & Shreeve, 1991), o fue introducido por la especie humana. El interés práctico del asunto es evidente: si llegó por sus propios medios está claramente en el límite de su área de distribución, y en un equilibrio inestable con las condiciones ambientales (por lo que una expansión por el resto de la geografía andaluza y por el Levante sólo sería factible de experimentar un proceso adaptativo bastante radical, lo que es en principio relativamente improbable). Si fue introducido, dado que no se ha extinguido ya y que su población granadina parece relativamente próspera, es plausible que esté dotado de una cierta plasticidad ecológica que lo haría potencialmente peligroso en cuanto a su expansión por otras áreas todavía no invadidas.

Hay otra especie citada del área iberoibérica, *Heliothis maritima* de Graslin, 1855 (Lepidoptera: Noctuidae), que plantea un problema interesante. Sólo se conoce un ejemplar ibérico (Yela, 1992), recolectado en Trillo (Guadalajara), y semejante a la forma *bulgarica* Draudt, 1938, del centro de Europa. En Yela (1992) se especula con la posibilidad de que algún individuo (posiblemente en estado larvario o pupal) fuera importado accidentalmente junto a material alimenticio o de cualquier otro tipo por el numeroso personal alemán que trabajaba en la construcción de la Central Nuclear de aquella localidad. La hipótesis cobra fuerza con el paso del tiempo, puesto que han pasado 14 años desde aquella captura y no ha vuelto a localizarse en ningún otro punto peninsular (siendo ésta una especie de una valencia ecológica bastante acusada, capaz incluso de producir plagas). Sería éste un caso de importación accidental cuyo establecimiento fracasó, quizá

Tabla 2

Principales características biológicas de las especies introducidas consideradas en este trabajo. Datos de acuerdo con Lacasa Plasencia, 1987, 1990, 1992; Lacasa & Tello, 1987; Cabello *et al.*, 1992, 1995; Masó i Planas & Sarto i Monteys, 1991; Sarto i Monteys, 1992a, 1992b, 1996; Honey, 1993; Yela, en preparación a, b; Gascón, 1995; Garijo Alba *et al.*, 1996; Garrido, 1996; Torres-Vila *et al.*, 1997; Esteban-Durán *et al.*, 1998a, 1998c; y otras observaciones personales.

Características biológicas					
Especie	Número de huevos puestas por hembra	Número de generaciones al año	Duración del ciclo biológico en días	Diapausa	Rango trófico de la larva*
<i>F. occidentalis</i>	más de 50	sp. polivoltina	10-35	ausente	polífago
<i>L. huidobrensis</i>	más de 50	sp. polivoltina	17-65	ausente	polífago
<i>Pt. persicae</i>	más de 50(?)	sp. polivoltina(?)	?	ausente	polífago
<i>C. marshalli</i>	más de 50	sp. polivoltina	30-90	ausente	monófago
<i>P. citrella</i>	entre 1 y 50	sp. polivoltina	23-60	ausente	monófago
<i>R. ferrugineus</i>	más de 50	sp. polivoltina	90-160	ausente	oligófago

(?) = Datos a confirmar. * Rango trófico de la larva: Monófago = incluye sólo plantas congenéricas; Oligófago = incluye plantas de la misma familia; Polífago = incluye plantas de afiliación taxonómica variada. ** Sp. polivoltina = con número variable de generaciones en función de las condiciones ambientales. Nota: Algunos datos de *Pt. persicae* figuran entre paréntesis porque su biología, al ser especie parcialmente parthenogénica, no es estrictamente comparable a la de las otras especies; sin embargo, tiene una fecundidad alta y varias generaciones al año.

porque se importaran pocos individuos. Recordemos que, del total de especies introducidas en un área dada por la acción humana, sólo alrededor de un 10% consigue establecerse (Williamson & Brown, 1986). Se conocen varios casos análogos de importación sin éxito de especies de Noctuidos americanos a Francia y Gran Bretaña.

Dejemos, pues, de lado los casos concretos, y veamos qué características biológicas son las principales de las seis especies arriba mencionadas (tabla 2).

Comparaciones

Al comparar las tablas 1 y 2, rápidamente advertimos varias cuestiones:

1) El número de especies recogidas en ambas es muy corto, y debe quedar clara la naturaleza especulativa de los argumentos que vienen a continuación, situados, eso sí, en el marco del conocimiento general que existe sobre el tema. Por otro lado, estos argumentos pueden servir para formular hipótesis que puedan comprobarse en el futuro con mayor número de datos.

2) La tabla 2 recoge especies introducidas, pero solamente algunas de las que han tenido éxito y se han asentado. No sabemos qué características biológicas pueden tener aquellas especies introducidas que se han extinguido inmediatamente o tras algunas generaciones (como parece ser el caso mencionado de *Heliothis maritima*).

3) Hasta este punto del trabajo no se había hecho ningún comentario acerca de la naturaleza de las especies expansivas (no introducidas). En realidad, es importante señalar que no se trata de un colectivo (como agrupación natural). En principio cualquier especie, tenga las características biológicas que tenga, puede convertirse en expansiva en un momento u otro de su historia evolutiva, y en realidad la mayoría están sufriendo movimientos de tal tipo en un sentido u otro (excepto las que están reduciendo su área general de distribución, ya sea por su condición de relictas ya por la presión humana). El área de distribución no es estática, sino que va modificándose constantemente con mayor o menor lentitud. En los márgenes del área de distribución de una especie no relictas se están produciendo constantemente movimientos de mayor o menor envergadura, que conducen a escisiones de individuos que se aventuran más allá de los límites y establecen colonias (subpoblaciones, en un contexto metapoblacional). Estas subpoblaciones pueden quedar definitivamente establecidas, y dar lugar a otras que continúen el proceso (en cuyo caso estamos ante una especie que está expandiendo de manera continua su área de distribución), o extinguirse (en cuyo caso la expansión ha sido temporal) (véase Hanski, 1991; Harrison, 1991; Hanski & Simberloff, 1997). Por ello, una relación de especies que potencialmente están en expansión sin intervención humana (como la de la tabla 1) puede reflejar datos muy dispares sobre atributos biológicos.

4) Por contra, existe un factor que podría estar proporcionando a la tabla 1 el efecto contrario. Este factor es la disparidad taxonómica. La tabla 1 es homogénea y refleja los datos de un grupo taxonómico concreto (1 familia), mientras que la 2 es heterogénea (5 órdenes diferentes). Se sabe que la proximidad filogenética hace más probable que dos o más seres vivos compartan atributos biológicos, simplemente por

inercia biológica (todos heredaron de algún antepasado común cercano un mismo conjunto de atributos que, precisamente por la proximidad del momento de la divergencia inicial, es más probable que se hayan modificado poco) (Harvey & Pagel, 1991). En este sentido, por tanto, la heterogeneidad de atributos biológicos reflejada por la tabla 2 debería ser proporcionalmente mayor que la de los contenidos en la tabla 1.

Pero no ocurre así. A pesar de la homogeneidad taxonómica de la tabla 1, el taxón considerado en ella (Noctuidos) es biológicamente diverso y, en esta muestra de 4 especies, está representado por 3 linajes diferentes (Herminiinae, Stiriinae y Cucullinae, de acuerdo con Yela, 1998). Los dos Cucullinos (*C. argentea* y *B. albolineata*) coinciden en todas sus características menos (al parecer) en una, pero las otras dos especies son totalmente distintas a éstas y entre sí. El único atributo que es compartido por todas las especies de la tabla 1 es la presencia obligada de diapausa. Es decir, todas las especies examinadas pasan necesariamente al menos por un periodo de invernación (o estivo-invernación) regulado hormonalmente.

Por contra, la tabla 2 refleja atributos biológicos mucho más homogéneos, a pesar de ser mucho más dispar taxonómicamente. Debe indicarse en este punto que existen bastantes más especies que se sabe han invadido el área ibero-baleár durante los últimos años y que podrían estar recogidas en la tabla; pero los datos biológicos sobre ellas son tan fragmentarios (o su rango taxonómico tan incierto) que hemos preferido dejarlas fuera con objeto de no hacer confusas las comparaciones. Todas las especies de la tabla 2 tienen una fecundidad alta y son homodínamas (o al menos tienen sucesivas generaciones, puesto que el caso del pulgón es ciertamente peculiar, con una estacionalidad supuestamente de tipo anholocíclico; Blackman & Eastop, 1984). El hecho de ser homodínamas lleva asociada una duración comparativamente corta del ciclo biológico y la ausencia de diapausa (sustituida por una simple dormición, no regulada hormonalmente, cuando las condiciones son adversas). Qué duda cabe que esta cualidad proporciona mayor plasticidad a las especies ante condiciones nuevas. Pero ¿es común a todas, o al menos a la mayoría de las especies introducidas?

No si consideramos el conjunto de los seres vivos, especialmente las plantas (Crawley, 1986; Gray, 1986; Williamson, 1996), pero sí, con matices, si lo que consideramos son los insectos (Lawton & Brown, 1986; Williamson, 1996). Con matices porque se trata de una tendencia no muy fuerte (con numerosas excepciones). Estudios previos han demostrado que existe una (débil) correlación positiva entre la capacidad de invasión y la estrategia vital de tipo *r* u oportunista (Crawley, 1986; Lawton & Brown, 1986). Se denomina *r* (tasa de crecimiento intrínseco) al parámetro de la ecuación que describe el crecimiento de una población que relaciona el número medio de hembras que produce cada hembra de la generación anterior con el tiempo medio de generación. A mayores valores de *r* corresponden valores del tiempo medio de generación comparativamente menores. Que la capacidad de invasibilidad de una especie aumente a medida que se acorta su tiempo medio de generación (o, lo que es lo mismo, a medida que se vuelve polivoltina u homodínama) refleja precisamente lo encontrado por nosotros (tabla 2), si bien hay que hacer notar de nuevo que las especies de la tabla 2 pertenecen todas a la pequeña proporción de los invasores con éxito (no extinguidos tras la llegada), que precisamente pueden haberlo sido por ser 'generalistas'.

En cualquier caso, y antes de tratar de contestar a manera de resumen las preguntas planteadas al principio del trabajo, conviene recordar la frase de Williamson (1996) con que encabezamos el texto: 'La característica más sobresaliente de las invasiones es quizá lo impredecibles que resultan'. *A priori* es poco menos que imposible saber si una especie de insecto dado podría convertirse en invasor o no. Sin embargo, y si damos la vuelta al razonamiento y nos fijamos en los bióticos y no en los insectos, hay una serie de circunstancias que, al menos en teoría, tienden a favorecer el establecimiento (Holdgate, 1986; Williamson, 1996):

- (1) las semejanzas ecológicas, climáticas y edáficas entre el lugar de origen y el lugar invadido,
- (2) la ausencia (o baja densidad) de enemigos naturales (el 'espacio libre de enemigos' de Jeffries & Lawton, 1984), y
- (3) la disponibilidad de suficiente alimento (niveles de competencia bajos). Con arreglo a estos criterios se pueden hacer extrapolaciones y estimar cuáles de un colectivo de especies son más o menos susceptibles de invadir una región dada (por ejemplo, Esteban-Durán *et al.*, 1998b), siempre con un amplio margen de error y con todas las salvedades indicadas.

Conclusiones

¿Poseen, pues, los insectos invasores alguna peculiaridad biológica común que los distinga de los nativos? No, si consideramos invasores todos los que llegan por primera vez a un área nueva.

¿Pueden identificarse los insectos introducidos por algún atributo biológico que no posean los expansivos? Sí y no. Se pueden delimitar tendencias que cumplen, a grandes rasgos, la mayoría de las especies introducidas, o al menos aquellas que se establecen con éxito (valores altos de r , y consecuentemente alta fecundidad, número de generaciones por año elevado, corto tiempo de generación y ausencia de diapausa); pero eso no quiere decir que cualquier insecto que cumpla estas condiciones pueda ser susceptible de ser introducido.

Como paso siguiente, sería conveniente reunir los datos biológicos y de la cronología de la dispersión de todas las especies de insectos que han llegado al área iberoibérica durante al menos este siglo, independientemente de si lo han hecho por sus propios medios o introducidas, e independientemente de si han tenido éxito en su asentamiento o no. El análisis comparado de estos datos podría ayudarnos a discernir con mucha mayor precisión tanto las tendencias generales como los mecanismos subyacentes, y contribuiría a responder de una manera más fiable las preguntas formuladas en este trabajo.

Agradecimiento

Los autores agradecen a Antonio Melic su invitación para escribir este artículo. Pedro del Estal nos ayudó a encontrar datos fundamentales sobre especies introducidas. La financiación corrió en parte a cargo del proyecto INIA SC97-0117.

Bibliografía

- ANDOW, D. A. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, **36**: 561-586.
- ANDOW, D. A. & IMURA, O. 1994. Specialization of phytophagous arthropod communities on introduced plants. *Ecology*, **75**: 296-300.
- ANDOW, D. A., KAREIVA, P., LEVIN, S. A. & OKUBO, A. 1990. Spread of invading organisms. *Landscape Ecology*, **4**: 177-188.
- BARRANCO, P., DE LA PEÑA, J. & CABELLO, T. 1996. Un nuevo curculiónido tropical para la fauna europea, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) (Coleoptera, Curculionidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **20**: 257-258.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWSEND, C. R. 1986. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BELLAVISTA, J. & STEFANESCU, C. 1993. Contribució a l'estudi dels Noctuidae de Catalunya (Lepidoptera) (II). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, **12** (1992): 115-131.
- BERGMANN, A. 1954. *Die Grobschmetterlinge Mitteldeutschlands*. Urania Verlag, Jena.
- BLACKMAN, R. L. & EASTOP, V. F. 1984. *Aphids on the world's crops. An identification guide*. John Wiley & Sons, Chichester.
- CABELLO, T. & BELDASUÁREZ, J. 1992. *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera: Agromyzidae) nueva especie plaga en cultivos hortícolas en invernaderos de España. *Phytoma, España*, **42**: 37-43.
- CABELLO, T., PARRA, M. J. & AGUIRRE, A. 1995. Aportaciones sobre la nueva plaga del almendro en España: el pulgón de las ramas (*Pterochloroides persicae*) (Hom.: Lachnidae). *Phytoma, España*, **69**: 26-32.
- CALLE, J. A. 1983. Noctuidos españoles. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, **supl. 1**: 1-430.
- CRAWLEY, M. J. 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **314**: 711-731.
- DE LINÁN, C. (coord.) 1998. *Entomología agroforestal. Insectos y ácaros que dañan montes, cultivos y jardines*. Ediciones Agrotécnicas, Madrid.
- DEMPSTER, J. P. 1989. Insect introductions: natural dispersal and population persistence in insects. *The Entomologist*, **108**: 5-13.
- DENNIS, R. L. H. & SHEREEVE, T. G. 1991. Climatic change and the British butterfly fauna: opportunities and constraints. *Biological Conservation*, **55**: 1-16.
- DINGLE, H. 1996. *Migration. The biology of life on the move*. Oxford University Press, Oxford.
- DRAKE, V. & GATEHOUSE, A. 1995. *Insect migration: tracking resources through space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ESTEBAN DURÁN, J. R., YELA, J. L., BEITIA CRESPO, F. & JIMÉNEZ ALVAREZ, A. 1998a. Biología del curculiónido ferruginoso de las palmeras *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) en laboratorio y campo: ciclo en cautividad, peculiaridades biológicas en su zona de introducción en España y métodos biológicos de detección y posible control (Coleoptera: Curculionidae: Rhynchophorinae).- *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, **24** (en prensa).
- ESTEBAN DURÁN, J. R., YELA, J. L., BEITIA CRESPO, F. & JIMÉNEZ ALVAREZ, A. 1998b. Curculiónidos exóticos susceptibles de ser introducidos en España y otros países de la Unión Europea a través de vegetales importados (Coleoptera: Curculionidae: Rhynchophorinae). *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, **24** (en prensa).
- ESTEBAN DURÁN, J. R., YELA, J. L., BEITIA CRESPO, F. & JIMÉNEZ ALVAREZ, A. 1998c. *Rhynchophorus ferrugineus* Olivier. En: *Fichas de diagnóstico en laboratorio de organismos nocivos de los vegetales*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid (en prensa).
- F.A.O. 1995. Report of the expert consultation on date palm pest problems and their control in the Near East. 22-26 April 1995. Al-Ain, United Arab Emirates.
- FORSTER, W. & WOHLFAHRT, T. A. 1971. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*, vol. 4 (Eulen, Noctuidae). Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart, Stuttgart.
- GARRIDO, A. 1995. El minador de las hojas de los cítricos (*Phyllocnistis citrella* Stainton): Morfología, biología, comportamiento, daños, interacción con factores foráneos. *Phytoma, España*, **72**: 84-92.
- GARIJO ALBA, C., GARCÍA GARCÍA, E. & WONG CREUS, E. 1996. Experiencias sobre el comportamiento y el control de *Phyllocnistis citrella* en Andalucía. *Phytoma, España*, **72**: 84-92.
- GASCÓN, K. J. 1995. *Ciclo biológico, invernación y distribución de los estados inmaduros de Phyllocnistis citrella Stainton*. Trabajo de fin de carrera. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Agrícola, Universidad Politécnica de Valencia, Valencia.
- GASCÓN, K. J. 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos*, **61**: 434-438.
- HACKER, H. 1985. Drei für die europäische Fauna neue Noctuidenarten aus Griechenland und Spanien, sowie eine neue Unterart von *Euxoa inclusa* Corti, 1931 (Lep.: Noctuidae). *Neue Entomologische Nachrichten*, **14**: 21-26.
- HACKER, H. 1989. Die Noctuidae Griechenlands. Mit einer Übersicht über die Fauna des Balkanraumes. *Herbipoliana*, **2**: 1-589.
- HACKER, H. 1996. Revision der Gattung *Hadena* Schrank, 1802 (Lepidoptera: Noctuidae). *Esperiana*, **5**: 7-696.
- HANSKI, I. & SIMBERLOFF, D. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 17-38.
- HANSKI, I. & SIMBERLOFF, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *Metapopulation biology* (ed. I. Hanski & M. E. Gilpin), pp 5-26. Academic Press, San Diego.
- HARRINGTON, R. & STORK, N. E. (eds.), 1991. *Insects in a changing environment*. Academic Press, London.
- HARRISON, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 73-88.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HOLDGATE, M. W. 1986. Summary and conclusions: characteristics and consequences of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **314**: 733-742.
- HONEY, M. R. 1993. *Cacyreus marshalli* Butler. A recent addition to the European fauna and details on its spread. *Butterfly Conservation News*, **53**: 18-19.
- JEFFRIES, M. J. & LAWTON, J. H. 1984. Enemy free-space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, **23**: 269-286.
- KRIRKPATRICK, M. & BARTON, N. H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist*, **150**: 1-23.
- KNAPP, J. L., ALBRIGO, L. G., BROWNING, H. W., BULLOCK, R. C., HEPPNER, J. B., HALL, D. G., HOY, M. A., NGUYEN, R., PEÑA, J. E. & STANSLY, P. A. 1995. *Citrus leafminer, Phyllocnistis citrella Stainton: current status in Florida - 1995*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville.
- KOCH, M. 1984. *Schmetterlinge*. Neumann Verlag, Leipzig.
- KORNBERG, H. & WILLIAMSON, M. H. (eds.), 1986. Quantitative aspects of the ecology of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **314**: 501-742.
- LACASA PLASENCIA, A. 1987. Un trips de reciente introducción en Europa, nueva plaga de los cultivos hortícolas y florales españoles. *Agrishell*, **37**: 4-8.
- LACASA PLASENCIA, A. 1990. Un trienio de *Frankliniella occidentalis* en España. Evolución temporal y espacial de una plaga importada. *Cuadernos Phytoma, España: 1er Symposium internacional sobre Frankliniella occidentalis Perg. (Madrid, 1990)*: 3-8.
- LACASA PLASENCIA, A. 1992. Situación de *Frankliniella occidentalis* en España. *Jornadas Técnicas sobre Trips/Virus del bronceado (TSWV) (Murcia, 1992)*: 11-21.

- LACASA A., ESTEBAN, J. R., BEITIA, F. J. & CONTRERAS, J. 1995. Distribution of Western Flower Thrips in Spain. *Thrips biology and management* (ed. B. L. Parker, M. Skinner & T. Lewis), pp. 465-468. Plenum Press, New York.
- LACASA, A. & TELLO, J. C. 1987. *Frankliniella occidentalis*, nueva plaga en hortalizas y flores. *Tria*, **433**: 57-58.
- LAWTON, J. H. & BROWN, K. C. 1986. The population and community ecology of invading insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B 314**: 607-742.
- LODGE, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 133-137.
- MACK, R. N. 1985. Invading plants: their potential contribution to population biology. *Studies on plant demography: a Festschrift for John L. Harper* (ed. J. White), pp. 127-142. Academic Press, London.
- MAGRO ENRÍQUEZ, R. 1993a. *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) nueva especie para la fauna de España. *SHILAP Revista de lepidopterología*, **21** (82): 132.
- MAGRO ENRÍQUEZ, R. 1993b. *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) nueva especie para España (Lepidoptera: Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, **21** (84): 241-244.
- MASÓ I PLANAS, A. & PÉREZ DE GREGORIO, J. J. 1985. *Cucullia argentea* Hfn., 1766, espècie nova per a la Península Ibèrica. *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, **7** (1984/1985): 55-58.
- MASÓ I PLANAS, A. & SARTO I MONTEYS, V. 1991. Establecimiento de una población de *Cacyreus marshalli* Butler, 1898 (Lycaenidae) como especie nueva para la fauna europea. *SHILAP Revista de lepidopterologia*, **19** (74): 165-166.
- NIEMELÄ, P. & MATTON, W. J. 1996. Invasion of North American forests by European phytophagous insects. Legacy of the European crucible? *BioScience*, **46**: 741-753.
- PÉREZ-LÓPEZ, F. J. & MORENTE-NENÍTEZ, F. J. 1995. *Eublemma rosina* (Hübner, [1803]) nueva especie para la fauna de España (Lepidoptera: Noctuidae, Acontiinae). *SHILAP Revista de lepidopterologia*, **23** (91): 251-255.
- PÉREZ-LÓPEZ, F. J. & MORENTE-NENÍTEZ, F. J. 1996. Nuevo subgénero y nueva especie de *Luperina* Boisduval, 1829: *Luperina (Eremobastis) maribelae* subgen. n., sp. n. de Granada (sureste de la Península Ibérica) (Lepidoptera: Noctuidae, Ipimorphinae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, **13**: 123-129.
- RONKAY, G. & RONKAY, L. 1995. Cucullinae II. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 7. Entomological Press, Soro.
- RUNGS, C. 1982. *Catalogue raisonné des Lépidoptères du Maroc. Inventaire faunistique et observations écologiques*, vol. 2. Travaux de l'Institut Scientifique, série Zoologie 40, Rabat (1981).
- SAMWAYS, M. J. 1996. Insects on the brink of a major discontinuity. *Biodiversity and Conservation*, **5**: 1047-1058.
- SARTO, I MONTEYS, V. 1992a. El taladro de los geranios, *Cacyreus marshalli*, grave plaga de los geranios europeos: su biología, síntomas y daños. *Horticultura*, **83**: 13-19.
- SARTO, I MONTEYS, V. 1992b. Spread of the Southern African Lycaenid butterfly, *Cacyreus marshalli* Butler, 1898 (Lep., Lycaenidae) in the Balearic Archipelago (Spain) and considerations on its likely introduction to continental Europe. *Journal of Research on Lepidoptera*, **31**: 24-34.
- SARTO, I MONTEYS, V. 1996. El barrinador del gerani *Cacyreus marshalli* Butler. *Catalunya Rural i Agrària*, **28**: 24-26.
- SOCIETAT CATALANA DE LEPIDOPTEROLOGIA 1985. Sobre la presència a la Península Ibèrica de *Cucullia argentea* Hfn., 1766. *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, **49**: 12.
- STEFANESCU, C. 1995. Aproximació al coneixement dels macroheteròcers de les zones humides del Parc Natural de la Zona Volcànica de la Garrotxa (Lepidoptera: Macroheterocera). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, **13** (1993/1994): 31-56.
- TORRES-VILA, L. M., RODRÍGUEZ-MOLINA, M. C. & RODRÍGUEZ BERNABÉ, J. A. 1997. El minador de los cítricos, *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae) en Extremadura. *Phytoma, España*, **89**: 10-18.
- VIADER, J. 1993. *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758). En: Papallones de Catalunya. *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, **71**: 49-62.
- WATTANAPONGSIRI, A. 1966. A revision of the Genera *Rhynchophorus* and *Dynamis* (Coleoptera: Curculionidae). *Department of Agriculture Science Bulletin*, **1**: 1-328.
- WILLIAMSON, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- WILLIAMSON, M. H., & BROWN, K. C. 1986. The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B 314**: 505-522.
- WILLIAMSON, M. H., KORNBERG, H., HOLDGATE, M. W., GRAY, A. J. & CONWAY, G. R. 1986. The British contribution to the SCOPE programme on the ecology of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B 314**: 503-504.
- YELA, J. L. 1988. Contribución al conocimiento del género *Diarsia* Hübner, [1821] (Lepidoptera, Noctuidae): confirmación de la presencia en España de *Diarsia mendica* (Fabricius, 1775), descubrimiento de *Diarsia florida* (Schmidt, 1859) en la Península Ibérica y estudio ginopigial comparado de *Diarsia mendica* y de *Diarsia guadarramensis* (Boursin, 1928). *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, **3** (1987): 49-65.
- YELA, J. L. 1992. *Los Noctuidos (Lepidoptera) de la Alcarria (España Central) y su relación con las principales formaciones vegetales de porte arbóreo*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- YELA, J. L. 1994. Primera cita ibérica de *Apamea sicula* (Turati, 1909) (Lepidoptera: Noctuidae, Ipimorphinae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **18** (1-2): 203.
- YELA, J. L. 1997. *Valoración del fenómeno migratorio de las aves en el área del Estrecho de Gibraltar*. Informe para el proyecto "Estudio, identificación y análisis de actuaciones para la puesta en valor como recurso ambiental de la migración intercontinental de la avifauna a través del Estrecho de Gibraltar". Junta de Andalucía (Consejería de Medio Ambiente)-CSIC (Estación Biológica de Doñana).
- YELA, J. L. 1998. Noctuidos del área iberoibérica: adiciones y correcciones a la lista sistemática, con consideraciones macro y microevolutivas y una propuesta filogenética global (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). *Zapateri*, **7** (en prensa).
- YELA, J. L. (en preparación, a). Densidad local del 'taladro de los geranios' *Cacyreus marshalli* Butler, 1898 (Lepidoptera: Lycaenidae): del cero al infinito. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*.
- YELA, J. L. (en preparación, b). El control de *Cacyreus marshalli* (Lepidoptera: Lycaenidae): un experimento con antifúngico. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, serie Protección Vegetal*.
- YELA, J. L. & LAWTON, J. H. 1997. Insect herbivore loads on native and introduced plants: a preliminary study. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **85**: 275-279.
- YELA, J. L. & RONKAY, L. 1992. On the identity of *Pseudohadena indigna* (Christoph, 1887) and on the presence of *Pseudohadena commoda* (Staudinger, 1889) in the Iberian Peninsula (Lepidoptera, Noctuidae, Amphipyriinae). *Alexander*, **17**: 303-307.
- YELA, J. L., & SÁNCHEZ EGUALDE, D. 1988. Noctuidos de Tudela y de la rivera sur de Navarra (2ª parte). *Pseudohadena indigna* (Christoph, 1887), especie nueva para la Península Ibérica y para Europa (Lepidoptera: Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterologia*, **16** (62): 105-114.
- YELA, J. L. & SARTO I MONTEYS, V. (en preparación). Enemigos naturales del 'taladro de los geranios', *Cacyreus marshalli* Butler, 1898 (Lepidoptera: Lycaenidae) en la Península Ibérica: primeros datos sobre predadores. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*.
- ZILLI, A. 1992. Remarks on the taxonomic value of male abdominal brush-organs: the case of *Apamea maroccana* (Zerny, 1934), bona sp. (Lepidoptera, Noctuidae). *Esperiana*, **3**: 19-32.