

LA ESPECIALIZACIÓN EN LOS INSECTOS FITÓFAGOS: UNA REGLA MÁS QUE UNA EXCEPCIÓN

Tomás Pérez-Contreras

Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada.
Campus Universitario Fuentenueva s/n; 18071 Granada.
mvivaldi@goliat.ugr.es

Resumen

La importancia y complejidad de las relaciones entre los insectos y las plantas justifican el auge que, desde hace mucho tiempo y hasta la actualidad, tienen los estudios de tales interacciones. En este trabajo se habla del gran número de especies de insectos monófagos existentes y su especialización en la elección de planta. Factores tales como el tamaño corporal, la disponibilidad de recursos en un área y características fenológicas y químicas de las plantas, entre otros, van a ser responsables de esta especialización. La existencia de variación dentro de la misma especie de insecto en la elección de planta hospedadora añade aún más complejidad a tales relaciones. Toda la variación presente en la elección de planta hospedadora constituye la materia prima para la evolución de nuevas relaciones fitófago-planta, así como para la especiación y la evolución del especialismo. Finalmente, cuando las relaciones insecto-planta son recíprocas, esto puede conducir a procesos coevolutivos.

Palabras clave: Herbivoría, Rango de planta hospedadora, Especialización de hospedador, Relaciones insecto-planta, Elección de planta hospedadora, Especiación, Coevolución.

Specialisation in phytophagous insects: the rule, not the exception

Abstract

The importance and complexity of plant-insect interactions are responsible for the long lasting interest and increasing amount of studies devoted to them. This paper deals with the great number of monophagous insect species and their specialization in plant selection. Factors such as body size, resource availability and phenological and chemical plant characteristics are responsible for this specificity. The existence of significant quantities of variation within each insect species in the host-plant selected adds further complexity to these relationships. This variation constitutes the raw material for the evolution of new phytophagous-plant relationships, as well as for speciation and evolution of host specificity. Finally, when insect-plant relationships are reciprocal, they can lead to coevolutionary processes.

Key words: Herbivory, Host-plant range, Host specialization, Insect-plant relationships, Host-plant selection, Speciation, Coevolution.

1. INTRODUCCIÓN

En general, los insectos herbívoros o fitófagos explotan partes muy diversas de las plantas, y ello da lugar a comunidades de fitófagos que son ricas en detalles biológicos y objetos de estudio fascinantes. Las distintas especies de plantas difieren en el número de especies de insectos que se alimentan de ellas. El determinante principal de la abundancia de especies de insectos fitófagos es el tamaño del área de distribución de la planta hospedadora (Southwood, 1960). Especies de plantas ampliamente distribuidas son hospedadoras de más especies de fitófagos que las plantas escasas. Esto es así debido fundamentalmente a dos mecanismos: (1) las especies vegetales más comunes crecen en más hábitats diferentes que las raras, por lo que diferentes especies de insectos son encontradas en diferentes partes del área de distribución de las plantas, y (2) las plantas distribuidas ampliamente presentan blancos más conspicuos para los organismos colonizadores (Southwood, 1961). La diversidad de insectos fitófagos está también

influenciada por la arquitectura de la planta: su tamaño, su forma de crecer y la variedad de recursos presentes en la misma (Lawton & Schröder, 1977). Por este motivo los árboles tienen más especies de insectos herbívoros que los arbustos, los cuales a su vez tienen más que las herbáceas (Strong & Levin, 1979). Otras características de las plantas tienen un enigmático efecto en la diversidad de los insectos: la bioquímica de la planta, su afinidad taxonómica y su abundancia local (Southwood, 1961; Janzen, 1973; Fowler & Lawton, 1982).

Distintas cuestiones ecológicas y evolutivas han proporcionado el principal motivo para muchos estudios sobre las relaciones entre insectos fitófagos y plantas. Como consecuencia de la gran diversidad y abundancia de insectos fitófagos, éstos suponen el eslabón más importante entre los productores primarios, las plantas verdes, y una multitud de animales de niveles tróficos superiores. La abundancia de

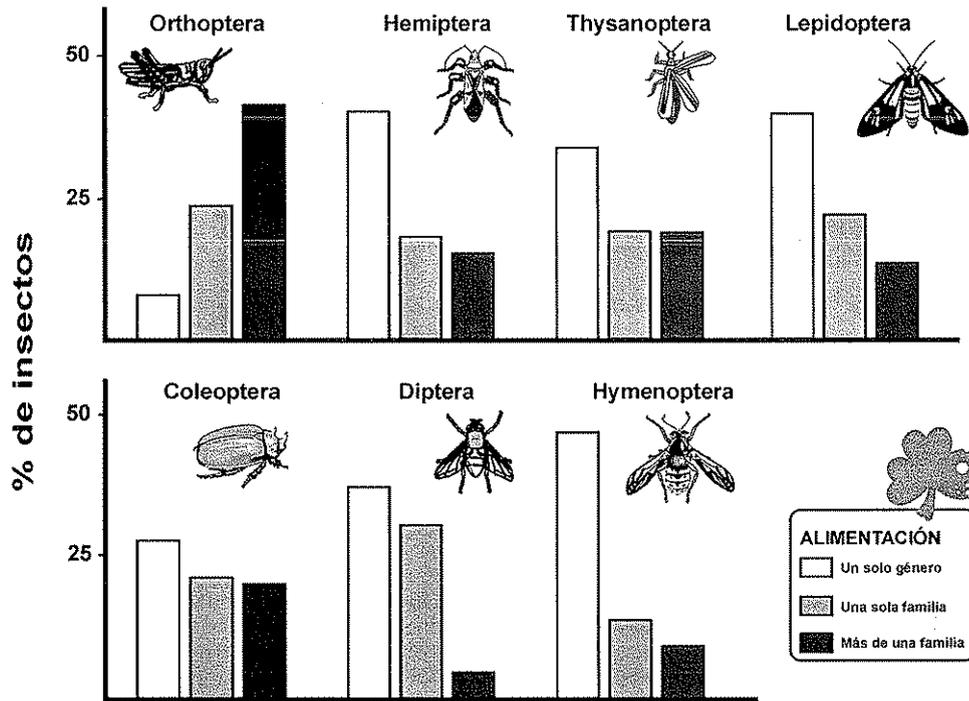


Fig. 1.- Especialización de planta para insectos de diferentes órdenes. Los porcentajes están basados en datos para la fauna británica (Chapman, 1982) (en Bernays & Chapman, 1994).

insectos parasitoides y predadores es una consecuencia directa de la abundancia de insectos fitófagos. Muchos vertebrados, desde los peces hasta los mamíferos, dependen de ellos para su sustento. Los insectos fitófagos pueden haber influido en la evolución de las plantas, dando lugar a procesos coevolutivos de gran interés.

Un segundo campo de estudio está centrado en el hecho de que algunos insectos son muy importantes en actividades humanas. Muchas especies comen en un rango muy limitado de plantas y, con el desarrollo de grandes áreas de cultivo, algunos de estos especialistas se ha convertido en grandes plagas. Otras, sin embargo, se han convertido también en grandes plagas pero precisamente por su falta de especialización.

La diversidad comportamental dentro de una población de insectos es normal, y la variación con respecto a la aceptación del hospedador es simplemente un caso especial, ya que la variación genética en casi todos los rasgos de todos los organismos es la norma. Antes de 1975 esto no fue realmente apreciado, pero ahora constituye un importante aspecto de la investigación biológica. Una de las principales razones del interés por la variación genética en la elección de hospedador es que la variabilidad a nivel individual dentro de una población proporciona una medida del potencial para la selección natural y para una rápida evolución. También el estudio de cómo diferentes poblaciones varían y cómo una sola población puede dividirse proporciona información sobre cómo pueden surgir nuevas especies con diferentes características de hospedador.

El objetivo de éste trabajo es abordar el estudio de las relaciones fitófago-planta siguiendo un hilo conductor creciente en complejidad, pero a su vez creciente en interés. Empezaré con aspectos tan básicos como son sentar unas bases de conocimiento sobre la especialización de planta. Después entraré en las causas de la especialización, intentando contestar a la pregunta de por qué se mantiene y qué es lo que determina la amplitud de hospedador de una especie fitófaga en cuestión. A partir de aquí la cosa se "complicará" un poco, ya que trataré la gran variación en la elección de planta

hospedadora, lo que me va a permitir introducirme en otro bloque fascinante: la evolución de la especialización. Terminaré la secuencia lógica con el estudio de la coevolución, viendo la teoría clásica y otras teorías posteriores alternativas.

2. ESPECIALIZACIÓN DE PLANTA

2.1. Terminología de la especialización de planta

Para empezar, resulta útil repasar la terminología de la especialización o generalización de dieta mostrada por los herbívoros. Los insectos que en la naturaleza se alimentan de una o unas pocas especies relacionadas de plantas se denominan **monófagos**. Muchas larvas de lepidópteros, hemípteros y coleópteros forman parte de esta categoría. Las especies **oligófagas**, como la mariposa *Pieris brassicae* o el escarabajo de la patata, *Leptinotarsa decemlineata*, se alimentan de varias especies de plantas aunque todas pertenecientes a la misma familia. Las especies de insectos **polífagos** muestran poca elección y aceptan muchas plantas de diferentes familias, como por ejemplo el áfido *Myzus persicae*, del que se sabe que se alimenta de plantas pertenecientes a más de 50 familias.

Es importante señalar que no está clara la división entre estos grupos, y diferentes autores la usan de distinta manera. El primer problema es que existe un gradiente continuo entre especies que comen un solo tipo de planta y aquéllas que regularmente consumen distintos tipos. Segundo, individuos de la misma especie de insecto, e incluso individuos pertenecientes a la misma población, pueden mostrar diferentes preferencias de planta en diferentes puntos de su área de distribución (Fox & Morrow, 1981; Pashley, 1986; Karban & Myers, 1989; Howard et al., 1994). Por otro lado, en discusiones sobre la especialización de planta y su terminología (Klausnitzer, 1983) se ha llegado a la conclusión de que algunos insectos oligófagos e incluso polífagos deberían ser considerados como monófagos cuando su elección de planta hospedadora está basada en una sustancia química específica

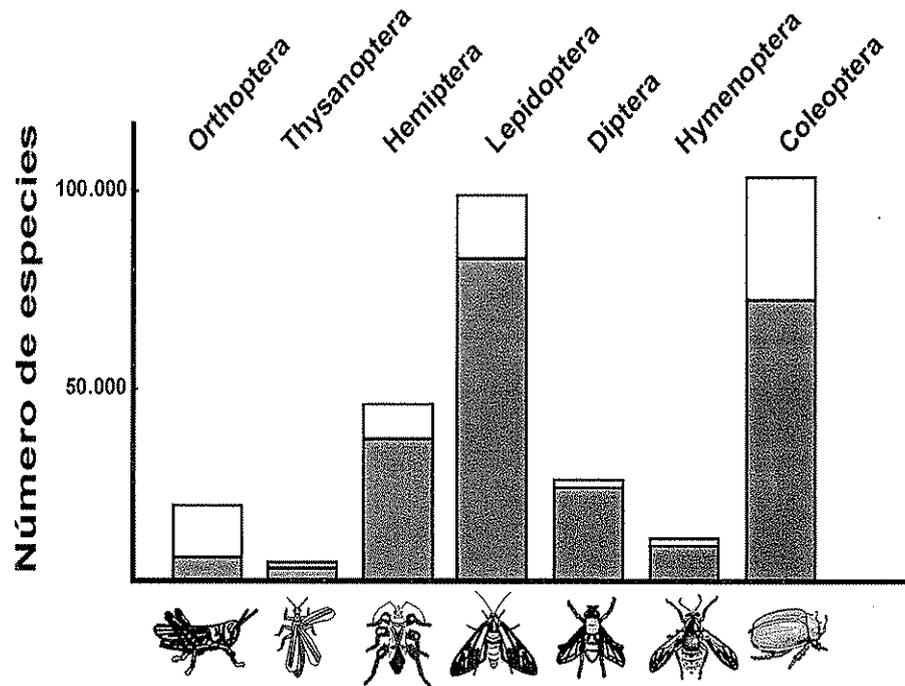


Fig. 2.- Número de especies de insectos fitófagos en cada uno de los órdenes mayoritarios. Las áreas sombreadas muestran el número de especies oligófagas o monófagas. El grado de especialización está basado en datos de la fauna británica (tomado de Bernays & Chapman, 1994).

de las plantas. Por ejemplo, las larvas de *Pieris brassicae*, que están restringidas a plantas crucíferas, son ocasionalmente encontradas en especies del género *Reseda*. Estas nuevas plantas tienen en común con la planta hospedadora normal de este insecto el presentar glucosinolatos, sustancias químicas que se encuentran típicamente en las crucíferas. Uno podría pensar, por tanto, que esta mariposa es monófaga en plantas que contienen glucosinolatos, pero el uso de este término en dicho sentido ignora el hecho de que otras características adicionales de la planta juegan normalmente un papel en la elección de planta hospedadora. El mismo razonamiento ha sido realizado para caracterizar la larva polífaga de la polilla *Euproctis chrysorrhoea* como una especialista, puesto que come predominantemente en especies de árboles que tienen taninos en sus hojas (Grevillius, 1905).

En vista de estas observaciones se tiende a distinguir sólo entre especialistas (especies monófagas y oligófagas) y generalistas (especies polífagas). Ocasionalmente, algunos autores usan el término estenófagas para referirse a las de hábitos alimentarios especialistas, mientras que eurifagas es usado para las especies generalistas.

2.2. Frecuencia de la especialización de planta hospedadora

Una de las características más llamativas de las relaciones fitófago-planta es el hecho de que los insectos son unos *gourmets* especialistas. De todas maneras, aunque hay ejemplos de especies monófagas, oligófagas y polífagas en los principales grupos de insectos fitófagos, estos casos no están distribuidos uniformemente a lo largo de los diferentes taxones. En concreto, los ortópteros destacan entre todos los demás órdenes de insectos por su relativa falta de especialización de planta. Casi el 60 % de los saltamontes que han sido investigados son polífagos, y un 25 % son oligófagos (Fig. 1). En el resto de órdenes de insectos el 70 % o más de las especies son oligófagas o monófagas. En la fauna británica, alrededor del 80 % de todos los hemípteros, dípteros, himenópteros y lepidópteros fitófagos son monófagos u oligófagos,

y menos del 20 % polífagos (Bernays & Chapman, 1994). Un patrón similar ocurre para datos de otras regiones del mundo.

La figura 2 muestra el número aproximado de especies fitófagas en el planeta en los diferentes órdenes de insectos. El mayor número ocurre en los coleópteros y lepidópteros. Extrapolando desde los porcentajes de los especialistas (monófagos u oligófagos) en la fauna británica se ve que la gran mayoría de las especies fitófagas de insectos exhiben un alto grado de especialización de planta (Fig. 2, áreas grises). De las aproximadamente 310.000 especies de insectos fitófagos, alrededor de 230.000 (el 75 %) son monófagos u oligófagos. Los ortópteros especialistas, como ya se dijo, comprenden sólo una pequeña proporción del total de especies para ese orden.

Por tanto, se puede considerar que la especialización de planta hospedadora es la regla más que la excepción. Bernays & Graham (1988) han calculado que menos del 10 % de las especies de herbívoros comen en plantas de más de tres familias diferentes. La monofagia, en el otro extremo, es una característica común y, en algunos grupos de insectos, es incluso el hábito dominante. Incluso los fitófagos generalistas están restringidos a unos pocos cientos de especies de plantas. Algunos grados de preferencia están casi siempre presentes. Incluso un polífago arquetípico como la langosta del desierto, *Schistocerca gregaria*, que se alimenta de plantas de familias muy diferentes, muestra una preferencia por determinadas plantas, comiendo algunas en pequeñas cantidades y otras en grandes (Chapman, 1990).

2.3. Rango de planta hospedadora en los estados larvario y adulto

En muchas especies de insectos herbívoros la hembra ovopositora selecciona la planta en la cual sus hijos se alimentarán, y la cuestión reside en si la elección de planta hospedadora por el adulto coincide o no con el rango de planta nutricia del estado larvario. Aunque, como era de esperar, los dos rangos de hospedador muestran una similitud bastante clara, a menudo no son idénticos. Esta observación indica que el

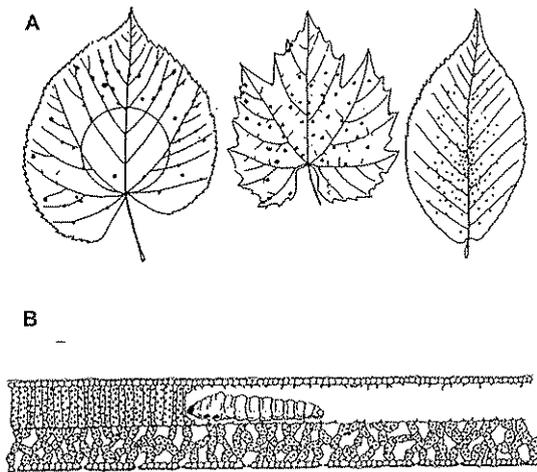


Fig. 3.- (A) Distribución de las minas en tres especies distintas de insectos fitófagos sobre tres plantas hospedadoras. (B) Sección transversal de una hoja con una larva de coleóptero alimentándose del parénquima en empalizada (tomado de Schoonhoven et al., 1998).

comportamiento de elección de hospedador en la hembra está gobernado por diferentes partes del genoma de las que codifican el comportamiento de elección de alimento en la larva (Wiklund, 1975). De manera interesante, la amplitud de la dieta de las larvas es a menudo mayor que el rango de las plantas aceptables como sustrato de ovoposición por la hembra adulta.

Obviamente, la selección natural prevendrá el desarrollo de una gran discrepancia entre las preferencias de ovoposición y las preferencias alimenticias larvianas. Varios estudios han ido encaminados a resolver la cuestión de si las preferencias de ovoposición de los insectos fitófagos se corresponden con el desarrollo de la descendencia en estas plantas en términos de supervivencia, crecimiento y reproducción. En un gran número de casos hay una buena asociación (por ejemplo, las hembras ovopositan preferentemente en plantas donde sus hijos se desarrollan mejor), pero en otros casos la asociación es débil (Morgan & Cobinah, 1977; Thompson, 1988a; Via, 1990; Horner & Abrahamson, 1992). Estos últimos casos representan situaciones de constricciones a la evolución, las cuales son quizás debidas a la falta de adecuada variación genética en los loci que determinan la preferencia de ovoposición (Schoonhoven et al., 1998).

2.4. Especialización en partes de la planta

Además de la especialización de planta hospedadora, los insectos también muestran especialización desde el punto de vista de los sitios de alimentación que ocupan en la misma. Los insectos pueden consumir varias partes anatómicas de la planta. Muchas orugas, escarabajos y saltamontes se alimentan de hojas. Otros insectos muestran necesidades más específicas, como los que penetran en las células de la epidermis e ingieren contenidos de la célula, o como los áfidos que succionan la savia o elementos del floema. Otros utilizan como recurso el xilema. Los insectos minadores de hojas viven y se alimentan durante su estado larvario entre la epidermis superior y la inferior, devorando tejidos del parénquima. Además, las especies minadoras de hojas a menudo muestran predilección por determinadas partes de la hoja (Fig. 3). En este último caso, diferentes especies pueden coexistir en las diferentes capas del parénquima de la hoja. Las hojas del abedul, por ejemplo, son atacadas por dos himenópteros

minadores, *Fenusa pumila*, que se alimenta en el mesófilo, y *Messa nana*, que se alimenta sólo en el parénquima en empalizada (Kimmerer & Potter, 1987; Damman, 1993).

Diferentes partes de la hoja muestran diferencias, no sólo en los minadores sino también en los insectos que ingieren trozos de hoja. Las larvas de varias especies de lepidópteros, por ejemplo *Lymantria dispar* y *Catocala* spp., pueden discriminar entre los ramilletes de hojas basales, laterales y terminales de sus plantas, mostrando rechazo por los basales (Gall, 1987). En el caso de *Lymantria dispar*, en una situación de elección de alimento, muestra predilección por las hojas que crecen en el lado soleado del árbol (Schoonhoven, 1977). Los tallos de las plantas pueden abrigar a los consumidores de yemas, principalmente larvas de lepidópteros, dípteros y coleópteros, y la corteza de plantas leñosas está a menudo infestada por coleópteros escolítidos y otros. La madera, por otro lado, puede contener las larvas de algunos lepidópteros, coleópteros e himenópteros. Las raíces de las plantas soportan muchos tipos de insectos, que se alimentan bien de raicillas o bien las perforan y succionan sus fluidos. Otros insectos se alimentan específicamente de flores, frutos o semillas y miembros de varios órdenes de insectos inducen la formación de agallas en diversas partes de la planta (Shorthouse & Rohfritsch, 1992; Williams, 1994).

La interminable variación en adaptaciones a ciertos tejidos de la planta es, hasta cierto punto, debida a factores nutricionales. El valor nutritivo de las diferentes partes de la planta e incluso de diferentes tejidos es tan diferente que no es sorprendente que muchos insectos sean especialistas. Por tanto, la especialización del hospedador tiene dos dimensiones: las especies de planta hospedadora y las partes de la planta hospedadora. Sólo a través de la combinación de estas dos características los insectos han podido evolucionar y alcanzar una diversidad no sobrepasada por otros grupos de animales.

3. CAUSAS DE LA ESPECIALIZACIÓN DE PLANTA

3.1. ¿Por qué se mantiene la especialización de planta hospedadora?

Al discutir los procesos evolutivos que resultan en una especialización de planta hospedadora hay un aspecto que merece especial atención: el significado adaptativo de la especialización. Se ha postulado que la especialización de alimento tiene una ventaja selectiva sobre los hábitos alimenticios generalistas (Bernays & Graham, 1988). Implícita o explícitamente, las siguientes ventajas son vistas principalmente como explicaciones y/o fuerzas evolutivas que conducen a la especialización de planta hospedadora: (1) escape de la competencia interespecífica (Ehrlich & Raven, 1964), que presupone que los cambios a otras plantas hospedadoras pueden haber resultado del escape de la competencia con otras especies de herbívoros que utilizan el hospedador ancestral, (2) menor exposición a los predadores (Gilber & Singer, 1975; Smiley, 1978), (3) incremento de la eficiencia en la eliminación de la toxicidad de sustancias nocivas de las plantas (Whittaker & Feeny, 1971), (4) costes basados en el desarrollo de los hijos (Jaenike, 1990), según los cuales un incremento en el desarrollo de la descendencia sobre una especie de planta supone una reducción en la posibilidad de adaptación a otros hospedadores, y (5) incremento de la eficiencia en la búsqueda de hospedador (Futuyma, 1983).

Ninguna de estas ventajas por sí sola explica satisfactoriamente la fuerte dominancia de los especialistas. Sin embargo, es concebible que varios mecanismos operen en

combinación, conduciendo a un sistema de presiones selectivas que es extremadamente difícil de desenredar.

3.2. ¿Qué determina la amplitud de la dieta y por qué son tantos los insectos fitófagos relativamente especialistas?

La amplitud del rango de planta hospedadora mostrada por una especie particular de insecto es probablemente una de sus principales características biológicas, y está restringida por factores ecológicos, fisiológicos y morfológicos (Schoonhoven et al., 1998). Claramente hay ventajas en ser capaz de comer de muchas especies vegetales distintas; las especies de insectos con hábitos de alimentación generalizados pueden tener un área de distribución amplia, muchas generaciones cada año y una certeza de disponibilidad de alimento en cualquier momento. Los individuos también pueden tener la ventaja de ser capaces de seleccionar entre alimentos distintos para equilibrar así la ingesta de alimentos. En principio, el éxito reproductor debería ser mayor para las especies polífagas pero, a pesar de esto, muchas especies son especialistas. Por tanto, lo que exige una explicación es la especialización. La opinión generalizada es que hay muchos factores implicados en la evolución y el mantenimiento de la especialización y que ninguno de ellos puede ser considerado aisladamente como predominante. Está aún lejos de entenderse por qué, por ejemplo, las mariposas licaénidas en los trópicos son predominantemente generalistas, en contraste con las especies cofamiliares en climas templados (Fiedler, 1996).

Por otro lado, es difícil decidir si un factor causó especialización, o evolucionó más tarde como un resultado de la misma. Por ejemplo, si los especialistas muestran un bajo nivel de tolerancia a metabolitos secundarios de varias plantas, no está claro si es debido a que su incapacidad está específicamente asociada con la evolución de la alimentación especializada o si la habilidad de tratar con sustancias químicas fue perdida después de evolucionar a una dieta especializada.

La tabla 1 presenta la variedad de factores que han sido asociados con los hábitos de alimentación especializados (Bernays & Chapman, 1994). A continuación se revisan algunos de ellos.

3.2.1 Factores relacionados con la escala

La longitud media del cuerpo de los insectos es de 4 mm. Además, el total de recursos necesarios obviamente varía con el tamaño del herbívoro. Hay un patrón que relaciona el tamaño los insectos fitófagos con la especialización de su dieta: las especies pequeñas están generalmente más especializadas que las grandes (Niemelä et al., 1981; Lindström et al., 1994). Quizás las especies grandes corren mayor riesgo de escasez de alimento y por eso escogen menos. Los datos parecen apoyarlo. Por ejemplo, la especie británica de lepidópteros fueron divididas en formas macro y micro y se examinaron sus rangos de hospedador. Los resultados indicaron un patrón de dietas amplias en los macrolepidópteros comparados con los microlepidópteros (Gaston & Reavey, 1989). En un estudio con las especies grandes de lepidópteros en el estado de Nueva York, se encontró que el total de la amplitud de la dieta estuvo positivamente relacionada con el tamaño (Wasserman & Mitter, 1978).

Por otro lado, la disponibilidad de recursos es un factor responsable, en muchos casos, de la especialización. Se ha sugerido que, cuando una especie de planta es extremadamente abundante, la tasa de encuentro por los insectos será relativa-

Tabla 1

Factores relacionados con la especialización de planta en los insectos fitófagos (tomado de Bernays & Chapman, 1994).

Factores que permiten la especialización

1. Disponibilidad de recursos - disponibilidad de una especie de planta de manera predecible.
 - a. disponibilidad en el espacio, gran número, grandes áreas y/o gran tamaño.
 - b. disponibilidad en el tiempo, tanto ecológico como evolutivo.
 - c. disponibilidad en relación al tamaño del insecto.
2. Competencia entre especies, que puede conducir a la división de los recursos entre ellas.
3. Patrones de comportamiento no asociados con la alimentación, que pueden jugar un papel en prevenir el uso de muchas plantas en un hábitat determinado.
4. La acumulación de compuestos secundarios en las plantas puede limitar la aceptabilidad de muchas especies de plantas por los insectos.
5. Limitaciones en el proceso sensorial. Esto significa que la eficiencia en la alimentación será mayor cuando las elecciones son pocas.

Factores que mantienen la especialización

1. Adaptaciones morfológicas al hospedador específico.
2. Adaptaciones del sistema digestivo a plantas específicas, con la pérdida posterior de la capacidad generalista.
3. Cambios en el sistema sensorial y adaptación comportamental asociada, tal como el rechazo de plantas con incremento de metabolitos secundarios.
4. Comportamiento reproductor. El hospedador puede ser el punto de encuentro entre los sexos y puede proporcionar un beneficio en términos de búsqueda de pareja.
5. Fenología acoplada entre insecto y planta que puede limitar la amplitud de dieta.
6. Comportamientos específicos asociados con un particular hospedador pueden favorecer la reducción de factores de mortalidad.

mente alta y, a la larga, individuos de especies aparentemente no adaptadas probablemente aceptarán la planta, sobrevivirán y se reproducirán. Entre los vertebrados, los pocos especialistas que existen son aquellos que viven en regiones dominadas por un sólo género de planta. Por ejemplo, los eucaliptos en Australia han permitido la evolución de especies como los koalas, y el bambú en China ha permitido la evolución de los hábitos alimenticios especialistas de los pandas.

Con respecto a los factores fenológicos de la planta, se ha visto que, durante su desarrollo, las plantas varían en su disponibilidad para los insectos herbívoros. No sólo cambia la calidad del follaje a lo largo del tiempo, sino la disponibilidad y calidad de las flores, frutos y semillas. Además, muchas plantas herbáceas están disponibles durante un período limitado del año (Rathke & Lacey, 1985). La duración de este período varía con el hábitat y con el taxón de planta. En desiertos este período está asociado con la lluvia; a altas altitudes, con temperaturas veraniegas. Diferentes familias de plantas tienden a tener diferentes fenologías y florecen en distintas épocas. Si una especie de insecto se adapta al uso de una planta tendrá restricciones temporales en la disponibilidad de otras. Automáticamente esto tendrá el efecto de reducir el

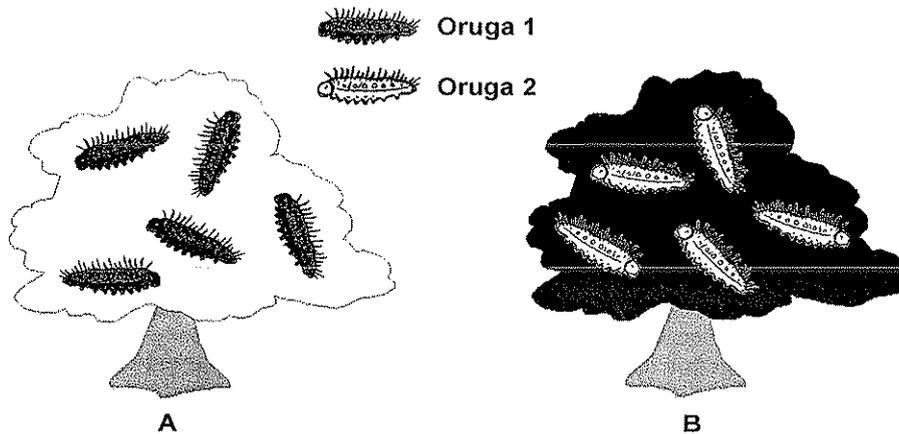


Fig. 4.- Situación teórica en la que la depredación ejercería una presión selectiva que conduciría a una reducción en el rango de planta en dos fenotipos de lepidópteros.

rango de hospedador. Por tanto, la fenología de la planta es un factor que puede restringir el uso de la planta. No está claro, sin embargo, hasta qué punto los insectos herbívoros se han adaptado a la fenología de la planta siguiendo la restricción del hospedador, o hasta qué punto las características fenológicas de la planta han determinado la amplitud de la dieta. Además, el uso diferencial de las especies de planta de acuerdo con las diferencias fenológicas entre ellas puede tener su origen en interacciones competitivas.

3.2.2 Interacciones entre insectos

Tanto las interacciones intra e interespecíficas de especies de insectos fitófagos como la acción de predadores o parasitoides tienen relación con la amplitud del rango de hospedador, proporcionando, en algunos casos, presiones selectivas para dietas especializadas.

Una de las teorías asociadas con la amplitud de la dieta es que los rangos reducidos de hospedador son consecuencia de la **competencia interespecífica**. La base es que las especies pueden maximizar su éxito desarrollando medios de monopolizar una planta hospedadora y excluyendo de ésta a otras especies fitófagas.

El primer requerimiento para determinar si la competencia interespecífica es relevante en el desarrollo de la especificidad de hospedador es demostrar que tal competencia existe. Algunos autores han argüido que la competencia entre insectos es rara, y hay varios estudios con gremios de insectos fitófagos que no proporcionan evidencia en absoluto de competencia. No es sorprendente, pues, que la importancia de la competencia esté todavía en debate. No obstante, una revisión reciente de Damman (1993) muestra que, de 99 estudios, 58 proporcionaron evidencias de interacciones competitivas, indicando que hubo un efecto negativo en una o más de las especies interactuantes.

Hay también ejemplos de **competencia intraespecífica**. El marcaje con feromonas durante la ovoposición es común entre herbívoros y, a menudo, aleja a otros individuos de la misma especie (Shapiro, 1981; Courtney, 1984). La competencia intraespecífica está vista como una presión para el uso de hospedadores alternativos favoreciendo así el aumento del rango de especies de planta.

En conclusión, las interacciones competitivas ocurren y parece razonable creer que ocurrieron en aquellas situaciones en las que la especialización podría evolucionar. El limitado número de ejemplos actuales de competencia es inevitable, ya que parece que el patrón actual es consecuencia de la competencia en el pasado.

Otro aspecto a tener en cuenta en este apartado son las **interacciones sexuales**. Los encuentros sexuales en insectos fitófagos ocurren a menudo sobre las plantas

hospedadoras. Esto ha conducido a la teoría de que rangos estrechos de hospedador son importantes en la selección sexual y en la búsqueda de pareja. Es decir, rangos estrechos de hospedador facilitan el encuentro de pareja en hospedadores específicos ya que es más fácil que buscarlos en diversos hospedadores. La importancia de la búsqueda de la pareja, como la razón para rangos estrechos de hospedador, ha sido llamada "hipótesis de la cita sexual" (Ward, 1991). Se conocen pocos casos de influencia de la planta hospedadora en la búsqueda de la pareja, pero indican sin duda que la especialización tiene un beneficio desde el punto de vista reproductor. El beneficio ha sido probablemente secundario al origen de la especialización, pero quizás muy importante en el mantenimiento de ésta, al menos en aquellos grupos donde claramente ocurre.

Un tercer grupo de interacciones relacionadas con la amplitud del rango de hospedador son las que tienen lugar entre los insectos fitófagos con sus **predadores y parásitos**. Brower (1958) fue el primero en sugerir que la depredación podría ser un factor importante en la evolución de dietas especialistas en los insectos fitófagos. Su escenario constaba de dos especies de plantas A y B, las cuales eran ocupadas cada una por dos fenotipos de lepidópteros, 1 y 2. La oruga 2 estaba mejor protegida (más mimética) en A y la 1 estaba mejor protegida en B. La depredación persistente por pájaros debería conducir a la restricción de la oruga 2 a la planta A, y de la oruga 1 a la planta B (Fig. 4). En otras palabras, la depredación podría causar la evolución de una elección más específica de hospedador.

En términos evolutivos, la depredación probablemente actúa en concierto con otros factores, especialmente la disponibilidad de recursos. Bernays & Chapman (1994) proporcionan un ejemplo teórico de tal situación:

- Un herbívoro generalista encuentra por sí mismo un nuevo ambiente con plantas disponibles en diferentes proporciones. De cuatro especies de plantas aceptables, A, B, C y D, la disponibilidad está en las proporciones 10:5:3:1.
- El herbívoro puede alimentarse en las cuatro especies por igual, así que la alimentación predicha en las cuatro especies estará en proporción a su disponibilidad, 10:5:3:1.
- Puesto que A es la especie más abundante, el mayor tiempo empleado en alimentarse será en A. En este caso, los insectos se beneficiarán si son relativamente más miméticos en A que en las otras tres especies. Habrá una selección para los individuos menos conspicuos en A. Si ellos sufren menos depredación en A, entonces será más probable que se seleccione una preferencia por A. En otras palabras, el papel de los predadores será aumentar la preferencia de los insectos por la planta más abundante.

La conclusión es que los predadores generalistas y los parasitoides son importantes en el mantenimiento de rangos estrechos de hospedador, y en algunos casos es probable que hayan estado implicados en su evolución.

3.2.3 Química de la planta

Se sabe desde hace mucho tiempo que, en muchos grupos de insectos, hay una tendencia a que especies relacionadas se alimenten de plantas emparentadas con composiciones químicas similares. Hay evidencias de que las familias más antiguas de insectos están asociadas con los grupos de plantas vasculares más antiguos filogenéticamente.

En la planta hay sustancias que resultan inhibitorias de la alimentación por varias razones diferentes. Por un lado, puede ser perjudicial ingerirlas y eso las hace inaceptables. En este caso, uno debería esperar que la composición química fuese un factor selectivo para reducir el rango de hospedador. La selección natural favorecerá a los insectos que rechacen estas plantas y acepten otras especies menos nocivas. Alternativamente, la química de la planta puede reflejar, en un sentido evolutivo, a plantas con su éxito reducido debido a varios factores ecológicos. En este caso, las especies de plantas pueden ser rechazadas por razones no relacionadas con los efectos nocivos de las sustancias químicas, sino por otros factores relacionados con la calidad de la planta. De esta manera, la química de la planta, combinada con otros componentes de calidad de la misma, pueden reducir el rango de hospedador.

A nivel intraespecífico, si la química de la planta es de importancia, los genotipos que tienen un reducido uso de hospedador deberían mostrar mayor éxito en los hospedadores apropiados que los genotipos con amplios patrones de uso de hospedador. Además, si un genotipo se vuelve particularmente competente en el uso de un recurso y, al mismo tiempo, pierde su habilidad para ser eficiente en el uso de recursos alternativos, esto debería ser una evidencia fuerte para la idea de que el rango limitado de hospedador debería ser favorecido por selección natural si no hay costes importantes.

Un aspecto que ocurre con frecuencia es que los herbívoros con rangos de hospedador estrechos normalmente muestran una preferencia por hojas jóvenes mientras, en general, las larvas de especies polífagas prefieren hojas maduras en sus plantas hospedadoras. Las hojas jóvenes son generalmente más nutritivas (Slansky & Scriber, 1985), pero a la vez más tóxicas, que las hojas maduras (Cates, 1980).

3.2.4 Otras características de la planta

Los insectos que viven en plantas herbáceas a menudo muestran un grado de especialización mayor que los que viven en arbustos o en árboles (Futuyma, 1976; Cates, 1980). Esto puede ser explicado por el hecho de que las especies de plantas herbáceas muestran una mayor diversidad, por ejemplo, en ciclos vitales y composición química, que las plantas leñosas.

4. VARIACIÓN EN LA ELECCIÓN DE PLANTA HOSPEDADORA

El rango de planta hospedadora de una especie no es una propiedad fija e inmodificable. Algunos estudios han mostrado que algunos individuos, o incluso poblaciones enteras pertenecientes a especies de insectos, pueden rechazar plantas aunque formen parte del rango "normal" de esa especie. Tanto el rango de planta hospedadora como las preferencias dentro de este rango, son a menudo variables dentro y entre poblaciones, por lo que asumir que los insectos herbívoros poseen preferencias

de hospedador fijas es erróneo (Schoonhoven et al., 1998). Las diferencias en la búsqueda y la aceptabilidad de plantas hospedadoras, por parte de los insectos, pueden estar genéticamente determinadas o pueden resultar de la experiencia previa. Esta segunda opción incluye aprendizaje asociativo y otros tipos de aprendizaje. De la multitud de observaciones descritas en la literatura se desprende que la variación fenotípica en la preferencia de planta hospedadora entre individuos o poblaciones de insectos fitófagos es común. La diferenciación genética individual en la preferencia del hospedador es probablemente más común que los pocos registros que hay sobre este fenómeno (Futuyma & Peterson, 1985; Gould, 1993). Es decir, cada insecto, como individuo, puede desviarse de la media y poseer sus propias preferencias y aversiones alimentarias.

4.1. Variación geográfica

Se conocen numerosos casos en que los insectos, en diferentes partes de su área de distribución, muestran preferencias por diferentes plantas hospedadoras. Por ejemplo, la polilla minadora de hojas *Phyllonorycter blancardella* está restringida en Norteamérica a los miembros del género *Malus*, mientras que en Europa, su área de distribución nativa, tiene un amplio rango de planta hospedadora, creciendo en plantas de al menos otros siete géneros de Rosáceas (Maier, 1985). Una situación contraria ocurre en el cicadélido *Graphocephala ennahi*. Mientras que las poblaciones indígenas neárticas come exclusivamente en *Rhododendron*, esta especie muestra hábitos polífagos en Europa, donde empezó a establecerse a principios de siglo. El porqué estas dos especies muestran respuestas contrarias permanece aún sin resolver. Cualesquiera que sean las causas, estos ejemplos muestran que el rango alimentario de un insecto puede cambiar después de su introducción en una nueva región.

Se han citado muchos casos y todos muestran que, aunque las especies puedan ser polífagas en su área de distribución global, las larvas de poblaciones locales pueden ser muy especialistas (Cates, 1980). Por ejemplo, *Schistocerca shoshone* es un saltamontes que puede ser clasificado como altamente polífago como especie, aunque algunas de sus poblaciones son claramente monófagas. Las diferencias en sus hábitos alimenticios entre poblaciones no resultan simplemente de diferencias en la disponibilidad de alimento de las distintas poblaciones, sino que también está probablemente basada en diferencias genéticas entre los individuos (Sword & Chapman, 1994).

4.2. Diferencias entre poblaciones de la misma región

A veces existen diferencias muy llamativas en la preferencia de hospedador entre diferentes poblaciones de insectos que viven a poca distancia una de la otra. Por ejemplo, los adultos de la mariposa ninfálica *Euphydryas editha* pueden ovopositar en California en cinco especies diferentes de plantas hospedadoras de la familia de las escrofulariáceas. Algunas poblaciones de esta mariposa son estrictamente monófagas mientras otras poblaciones incluyen a veces un segundo hospedador en su dieta, y hay unas pocas poblaciones en las que las hembras ovopositan en más de cuatro especies vegetales, cada una de diferente género. Estas diferencias interpopulacionales en la amplitud de uso de hospedador no son causadas primariamente por diferencias en la disponibilidad de las especies hospedadoras, ya que se dan en hábitats con idéntica disponibilidad de especies de plantas.

El grado de especialización de hospedador en estas poblaciones parece ser una variable continua (Singer, 1983).

Aunque bajo condiciones de laboratorio las preferencias de hospedador de esta mariposa son menos marcadas que en condiciones naturales, las diferencias entre poblaciones observadas en la naturaleza se mantienen, indicando de nuevo una base genética para una variación ecotípica tan extensa en el uso de hospedador (Singer et al., 1988).

4.3. Diferencias entre individuos

Todos los que investigan las respuestas alimenticias de los insectos a diferentes especies de plantas encuentran individuos que muestran un comportamiento "aberrante" y que no siguen las preferencias dictadas por el rango "normal" de hospedador de esa especie. Esto ocurre demasiado a menudo como para considerarlas unas meras anomalías. La abundancia de registros de "errores" en la ovoposición por insectos en plantas fuera de su rango normal de hospedador (Papaj, 1986; Scriber et al., 1991) merece más atención de la que normalmente recibe. La presencia de individuos "anormales", por el contrario, refleja la flexibilidad que permite a las especies hacer frente a condiciones cambiantes de su ambiente (Schoonhoven et al., 1998).

4.4. Factores ambientales que causan cambios en la preferencia de planta hospedadora

Dos factores juegan un papel importante en los cambios de preferencia de planta en los insectos fitófagos: la estacionalidad y las sustancias químicas de las plantas.

Con respecto a la estacionalidad, las preferencias de planta hospedadora pueden variar con el tiempo entre y dentro de poblaciones. La variación estacional afecta a un gran número de especies de áfidos, las cuales muestran un cambio obligatorio entre plantas hospedadoras no relacionadas, a través de sucesivas generaciones. Estos cambios también ocurren en otras especies. Por ejemplo, la cicada *Muelleriana fairmairi* es bivoltina en el oeste de Europa. Ovoposita en primavera en *Holcus lanatus* (Gramineae) pero las hembras de la segunda generación sólo aceptan *Juncus effusus* (Juncaceae) para la puesta de huevos (Drosopoulos, 1977). Otros ejemplos se encuentran también en mariposas bivoltinas, las cuales alternan entre dos hospedadores completamente diferentes durante sucesivas generaciones.

El segundo factor resulta evidente, ya que dos plantas nunca son idénticas químicamente. Nutricionalmente, la planta siempre está en un estado de flujo. Hay cientos de miles de metabolitos secundarios diferentes. Incluso dentro de una especie de planta dichos compuestos presentan diferencias tanto cualitativas como cuantitativas. Las plantas proporcionan una dieta para los insectos extremadamente variable. Se ha encontrado variación genética intraespecífica para la producción de sustancias químicas donde quiera que se ha buscado. Además, los factores medioambientales que influyen en la química de la planta están constantemente variando, por lo que hay efectos diferenciales a causa de estos factores en diferentes sustancias químicas. Por ejemplo, las preferencias de alimento a menudo cambian con la temperatura. Es posible que la composición química de las plantas cambie con la temperatura, afectando las impresiones sensoriales en el insecto y, por tanto, su aceptabilidad.

4.5. Cambios ontogenéticos en las preferencias de planta hospedadora

La preferencia de alimento de un insecto no permanece siempre constante a lo largo de su vida, sino que puede

cambiar, por ejemplo cuando cambian las necesidades nutritivas durante su ontogenia. En muchas especies de insectos herbívoros el rango de alimento puede variar durante su desarrollo larvario. Durante su estadio final muchas orugas aceptan más especies de plantas que en los estadios jóvenes. Por el contrario, también hay casos en los que las larvas desarrolladas son comedoras más "exigentes" que las larvas recién eclosionadas.

Los cambios en la preferencia de alimento durante el desarrollo pueden ser una expresión de una alteración en los requerimientos nutricionales. Efectivamente, no hay razones para esperar *a priori* que las necesidades nutricionales del insecto permanezcan constantes durante su ontogenia. Algunas especies de orugas muestran un cambio claro a una parte diferente de su planta hospedadora conforme crecen. Aunque la razón de tales cambios en el comportamiento de alimentación no está clara, factores nutricionales o cambios en el riesgo de depredación al incrementar de tamaño pueden ejercer unas presiones selectivas que conduzcan a un cambio de sitio (Reavey & Lawton, 1991). Los cambios estacionales en la calidad de la planta también pueden jugar un papel importante, pero podrían igualmente reflejar cambios en la habilidad para aceptar sitios de alimentación alternativos debido a los cambios morfológicos asociados a un incremento del tamaño del cuerpo, por ejemplo, trasladándose a comer a tejidos más duros.

Un cambio muy espectacular en los hábitos alimenticios durante el estado larvario es el que presentan ciertas especies de mariposas licaénidas (Cottrell, 1984; Baylis & Pierce, 1993). En su primer estadio son herbívoras, pero en algún estadio posterior de su desarrollo dejan de comer y descienden al suelo. Luego pueden ser adoptadas por hormigas y llevadas al nido, donde son alojadas entre las crías de las hormigas. La larva produce, a través de unas glándulas especiales, secreciones que contienen más del 20 % de azúcares y, a veces, pequeñas cantidades de aminoácidos. Estas sustancias satisfacen a las hormigas y, en muchas especies, la oruga será protegida de predadores y parasitoides. Las orugas, una vez dentro de la cámara de cría del hormiguero, se alimentan de las larvas de sus hospedadoras. El cambio de la herbivoría a la depredación de crías de hormiga en muchos licaénidos guarda cierta analogía con los hábitos de canibalismo que, bajo ciertas condiciones, son exhibidos incluso por varias especies de insectos herbívoros altamente especializados (Dickinson, 1992; Tarpley et al., 1993).

En otros casos se ha visto que diferencias hormonales entre larvas macho y hembra presumiblemente controlan el equilibrio de la dieta, concretamente de la ingesta de proteínas y lípidos. Esto se ha comprobado en varios estudios de lepidópteros y ortópteros, sobre todo, en los que incluso se ha observado que, de un modo raro, genotipos de machos y hembras pueden ocupar diferentes nichos alimenticios (Ueckert & Hansen, 1971). También se encuentran grandes diferencias de alimentación entre el estado adulto y larvario de un insecto.

4.6. Cambios en la preferencia de planta hospedadora inducidos por la experiencia

El comportamiento en general de los insectos herbívoros y, en particular, el comportamiento relacionado con la alimentación están determinados genéticamente. No obstante, en varios casos, diferentes tipos de aprendizaje pueden cambiar el comportamiento de alimentación o de ovoposición. Los dos tipos de aprendizaje más comunes son la habituación a las sustancias inhibitorias de la alimentación y el aprendizaje de

la aversión al alimento. Con respecto al primer tipo, la habituación es la forma más simple de aprendizaje, y es la respuesta a un estímulo presentado repetidamente (Thompson & Spencer, 1966). Puesto que la especificidad de aceptación de planta por insectos herbívoros está determinada principalmente por la aparición de sustancias secundarias de la planta que inhiben la alimentación, la habituación al estímulo inhibidor de la alimentación ha sido estudiada con algún detalle. La habituación ocurre sólo a una intensidad relativamente débil del estímulo. Los insectos no se habitúan a las plantas no hospedadoras, incluso si éstas están exactamente bajo el nivel de aceptación (Jermy, 1987). El nivel de aceptación de las plantas hospedadoras marginales, sin embargo, puede aumentar después de la habituación cruzada con algunas sustancias inhibidoras de la alimentación (Huang & Renwick, 1995). En las plantas no hospedadoras de insectos especializados es probable que la presencia de un complejo de estímulos inhibidores (Jermy, 1983) evite la habituación al efecto inhibidor de estas plantas.

El aprendizaje de la aversión al alimento es, de acuerdo con la definición de Dethier (1980), una aversión adquirida hacia una planta que ha provocado una enfermedad temporal. Este fenómeno es posiblemente más común en especies generalistas que en las especialistas (Dethier & Yost, 1979).

Un defecto común de los estudios sobre los cambios inducidos por la experiencia en el comportamiento de preferencia de hospedador es que están basados, casi sin excepción, en experimentos de laboratorio. No se sabe hasta qué punto los resultados pueden ser extrapolables a lo que ocurre en la naturaleza. Sin embargo, suponiendo que estos fenómenos tienen un papel bajo condiciones naturales, es lógico preguntarse, ¿cuál es el valor adaptativo de tales cambios?

El significado adaptativo de la habituación al estímulo inhibidor de la alimentación podría encontrarse en la posibilidad de que un insecto pueda superar incrementos leves en la concentración de sustancias químicas inhibidoras en sus plantas hospedadoras debido, por ejemplo, a factores medioambientales. Podría también llevar a los insectos a explotar plantas inicialmente no aceptables, debido a los inhibidores de la alimentación, en una situación donde plantas mejores no están disponibles.

La ventaja adaptativa del aprendizaje de la aversión al alimento es evidente por sí misma: previene el consumo de plantas venenosas o nutricionalmente inadecuadas. Los insectos polífagos son especialmente propensos a ingerir plantas venenosas. La selección natural ha promovido en estos insectos la evolución del aprendizaje de la aversión, mientras que los especialistas evitan comer en plantas no adecuadas por su fina elección de planta hospedadora. Estas especies pueden entonces perder la capacidad de aprendizaje de la aversión, pero el conocimiento sobre este punto es escaso.

4.7. Experiencia preadulta y adulta temprana

Algunos entomólogos han sugerido hace tiempo que la experiencia larvaria obtenida en una especie de planta hospedadora incrementa la preferencia por esa planta como alimento y/o sustrato de ovoposición en el estado adulto. El entomólogo americano Hopkins (1917) fue el primero en publicar evidencias sobre este fenómeno y apuntó su relevancia para cambios evolutivos en la preferencia de planta hospedadora. Esto es lo que se denomina "principio de elección de hospedador de Hopkins".

Jaenike (1983) propuso un nuevo "principio de elección de hospedador de Hopkins", según el cual la exposición de insectos adultos a un tipo particular de hospedador a menudo

incrementará su preferencia por dicho hospedador. Esto ha sido demostrado en *Drosophila* (Thorpe, 1939).

4.8. Variación genética en la elección de hospedador

Puede encontrarse variación en diferentes puntos en la secuencia conductual que influencia la elección de hospedador: actividad de forrajeo, atracción al hospedador, aceptación o rechazo, y aceptabilidad relativa. Diferencias genéticas pueden estar implicadas en la variación a cada uno de estos niveles.

4.8.1 Diferencias dentro de las poblaciones

Con frecuencia se ha encontrado que dentro de una población hay grupos de individuos que utilizan diferentes hospedadores, y se ha asumido que éstos son variantes genotípicas dentro de las especies. Por ejemplo, en un estudio sobre la mariposa *Euphydryas editha* en Nevada algunas hembras ovopositaron en plantas del género *Collinsia* (Scrophulariaceae), mientras otras usaron el género *Plantago* (Plantaginaceae). En este caso se demostró la heredabilidad de la preferencia de planta (Singer et al., 1988).

Otro ejemplo bien documentado es el que ocurre en *Papilio zelicaon* (Thompson, 1988b), una mariposa del oeste de Norteamérica. La poblaciones dentro de una pequeña parte de su área de distribución en Oregón tienen preferencias por diferentes hospedadores, varias especies de umbelíferas y de rutáceas. Las hembras fueron colectadas de un solo sitio y se examinó su aceptación de diferentes especies de hospedadores. Al examinar las preferencias de su progenie, en el estado adulto, se observaron preferencias similares a las exhibidas por sus madres.

Una definición para referirse a diferencias en el uso de las plantas es la de biotipos. Los biotipos son tipos de insectos con diferencias heredadas en su habilidad para explotar distintas variedades de hospedador. Tradicionalmente han sido identificados por el uso diferencial de variedades particulares de hospedador, sin ningún análisis genético. Típicamente, en agricultura, cuando una variedad de cultivo no es muy resistente surge una nueva plaga biotipo. El término es más adecuado para definir un grupo de individuos que tiene similares respuestas a un determinado rasgo en alguna variedad de planta. Sin embargo, el biotipo puede constar realmente de individuos diferentes genéticamente, y éstos pueden mostrar distintas habilidades en una diferente variedad de cultivos (Diehl & Bush, 1984). Por ejemplo, un biotipo incapaz de crecer en una variedad puede consistir de individuos con habilidades diferentes para crecer en una segunda variedad.

Por otra parte, los experimentos de laboratorio proporcionan información acerca de la variación genética disponible sobre la que la selección natural puede actuar, y la posibilidad de que los patrones de uso de hospedador pueden ser alterados bajo presiones selectivas fuertes. Uno de los primeros experimentos fue realizado con el ácaro *Tetranychus urticae* por Gould (1979). Uno de los hallazgos interesantes de este experimento fue la existencia de variabilidad genética para el cambio de planta hospedadora estaba presente en la población colectada en el campo. Los resultados también indicaron que la evolución del rango de hospedador puede ser rápida.

4.8.2 Diferencias entre poblaciones

Muchas especies de insectos fitófagos muestran diferencias entre poblaciones en los patrones de uso del hospedador. En muchos casos, estas diferencias parecen reflejar la abundancia,

seguridad o calidad de las plantas hospedadoras en diferentes áreas. Los componentes genéticos de estas diferencias son aún desconocidos.

En la mariposa *Papilio glaucus* se han identificado al menos dos subespecies, *P. glaucus glaucus* en el sudeste de Estados Unidos y *P. glaucus canadensis* en el norte de Estados Unidos y Canadá. Ambas subespecies utilizan diferentes especies de plantas hospedadoras, pero en la zona donde las distribuciones de esta mariposa se solapan prefieren la misma planta hospedadora. Los híbridos entre las dos subespecies aceptan plantas hospedadoras de las dos subespecies (Scriber, 1982).

Pocos estudios se han concentrado en la genética del comportamiento. Singer et al. (1988, 1991) fueron unos de los primeros en documentar diferencias significativas en la preferencia de ovoposición entre diferentes poblaciones de herbívoros. Mostraron que diferentes poblaciones de la mariposa *Euphydryas editha*, en California, prefirieron ovopositar en diferentes especies de plantas, indicando la existencia de diferencias genéticas. Después se encontró una relación entre la elección de las madres y la de sus hijas.

Un detallado estudio sobre el comportamiento de la alimentación ha sido realizado en dos poblaciones diferentes de la mariposa *Pieris rapae*. Esta especie es nativa de Europa, pero llegó a Australia en 1939. En la actualidad existen diferencias muy grandes en el comportamiento entre las hembras australianas y las británicas. Cuando las dos poblaciones se sometieron a las mismas condiciones ambientales y de alimento, las diferencias se mantuvieron incluso en las generaciones sucesivas (Jones, 1987).

4.8.3 Mecanismos responsables de la variabilidad comportamental

En los casos en que la variación genética ha sido documentada poco se sabe acerca de qué puede estar mediando los niveles de aceptabilidad o rechazo de un potencial hospedador. Sin embargo, Wieczorek (1976) examinó la fisiología de un quimiorreceptor de dos tipos diferentes en *Mamestra brassicae*, una oruga noctuida. Examinó 14 metabolitos secundarios y en 12 de éstos encontró diferencias significativas en la sensibilidad relativa entre los tipos.

En el estudio de quimiorreceptores de insectos aparentemente estandarizados, la variación es bien conocida y a menudo debida a la experiencia. Sin embargo, se ha prestado poca atención a diferencias entre individuos y normalmente los datos están disponibles sólo en forma de valores medios, sin indicar su variabilidad. Algunos estudios revelan que hay diferencias entre individuos que no pueden ser atribuidas fácilmente a la experiencia previa. Por ejemplo, en estudios neurofisiológicos de *Pieris brassicae*, se observaron diferencias considerables entre individuos en parámetros como la intensidad de respuesta a la sacarosa, la glucosa y la fructosa (Ma, 1972).

Aunque no son fitófagos, es interesante que hay varios mutantes de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* con diferentes tipos de quimiorreceptores antenales ausentes. Estos individuos exhiben electroantenogramas débiles y respuestas comportamentales menos marcadas a varias clases de compuestos volátiles relacionados con el alimento, comparados con insectos normales (Venard & Stocker, 1991). Además, hay muchas mutaciones identificadas que implican alteraciones en el funcionamiento de receptores del gusto y del olor, y en las propiedades de algunas neuronas relevantes. En futuros estudios, quizá se identifiquen cambios en receptores asociados con diferentes respuestas comportamentales a las plantas nutricias.

5. EVOLUCIÓN DE LA ESPECIALIZACIÓN DE PLANTA

Como hemos visto en el bloque anterior, toda la variación presente en la elección de planta hospedadora constituye un aspecto de gran importancia, ya que compone la materia prima para la evolución de nuevas relaciones fitófago-planta, así como para la especiación y la evolución del especialismo.

5.1. Mecanismos de especiación en insectos fitófagos

La oportunidad para la evolución de diferencias entre poblaciones de insectos fitófagos varía con factores tales como el tamaño de la población y el área de distribución, la capacidad migratoria y el rango de planta hospedadora. La rapidez de los cambios depende también del tiempo de generación.

La visión convencional de la especiación es que tiene lugar alopatricamente (Mayr, 1963; Bush, 1975a; Hammond, 1980). Un acervo genético es separado por barreras geográficas; la deriva genética y diferentes presiones selectivas operan sobre los dos acervos aislados, conduciendo así a la evolución de dos especies donde antes sólo hubo una. Bush (1975a) reconoce dos tipos de especiación alopatrica. El "Tipo 1a" ocurre lentamente, probablemente durante muchos miles de generaciones, conforme grandes, pero aislados, acervos genéticos divergen gradualmente bajo diferentes fuerzas selectivas. El "Tipo 1b" es rápido y conducido por efectos fundadores en pequeños fragmentos de acervos genéticos aislados geográficamente. Esta especiación es capaz probablemente de crear nuevas especies más rápidamente. El requerimiento esencial para que ocurra la especiación es la interrupción del flujo de genes y diferentes presiones selectivas entre subpoblaciones. Bush (1975a, b) apunta, para animales que viven sobre su fuente de alimento, que las barreras que interrumpen el flujo de genes pueden desarrollarse y pueden surgir nuevas especies dentro de la misma región geográfica. Este proceso es denominado especiación simpátrica (Mayr, 1963). Para insectos relativamente inmóviles, la atenuación del flujo de genes que conduce a especiación alopatrica puede ocurrir en pequeñas distancias físicas. Entonces el problema semántico y práctico reside en decidir exactamente cuándo el acervo genético está fragmentado (alopátrico) y cuando es continuo (simpátrico).

Existen mecanismos intermedios entre la especiación simpátrica y la alopatrica (parapatrica, estasiapatrica y cuasi-simpátrica, etc.) en los cuales el acervo genético se une y se solapa de varias formas (Key, 1974, 1981; Pielou, 1979; White, 1978; Hammond, 1980).

5.1.1 Especiación alopatrica

Varias poblaciones pertenecientes a la misma especie usan diferentes hospedadores en diferentes regiones y estas poblaciones separadas están sujetas probablemente a diferentes presiones selectivas. Si las poblaciones se aislasen geográficamente, y las diferencias genéticas aumentasen, podrían surgir nuevas especies. Esto se considera como uno de los caminos usuales para que la especiación ocurra y es conocido como especiación alopatrica. Es más, muchos ejemplos primitivos de diferencias intraespecificas en poblaciones de insectos citados en la literatura han sido considerados después como especies separadas.

Obviamente especies ampliamente distribuidas de insectos fitófagos experimentan diferentes presiones selectivas en diferentes partes de su área de distribución. Por ejemplo, algunas especies polífagas realmente consisten en poblaciones

locales monófagas u oligófagas (Fox & Morrow, 1981) y proporcionan amplio material bruto para la especiación siempre que estas poblaciones se aislen por barreras geográficas (la existencia de razas en la misma especie de planta hospedadora implica que existen ya barreras parciales al flujo de genes). Un buen ejemplo es la subespecie británica de la mariposa *Papilio machaon*, geográficamente aislada de los miembros de la misma especie del continente y, a diferencia de aquellas, restringida a una de las especies de Umbelliferae, *Peucedanum palustre* (Ford, 1945). Si tal aislamiento continuase por tiempo suficiente, podría resultar en dos especies donde antes había una.

5.1.2 Especiación simpátrica

Bush (1975a, b) perfiló las condiciones necesarias para que esta especiación ocurra en insectos fitófagos. El paso esencial es que los alelos apropiados necesarios para superar la resistencia de la nueva planta hospedadora, comer, reproducirse y sobrevivir, deberían estar presentes entre algunos de los individuos que la alcanzan por procesos de dispersión normal (Southwood, 1978). Si tales pioneros incrementan el rango de hospedador de la especie representan una especiación incipiente que dependerá del grado en que su cambio de especie de planta nutricia ha atenuado su flujo de genes (el grado en que hay un aumento de la probabilidad de que un individuo se aparee con otro de la colonia pionera; Maynard Smith, 1966). Bush (1975a, b) sugiere que para que ocurra la especiación simpátrica deben darse las siguientes condiciones, válidas para muchos insectos fitófagos: (1) la reproducción debe ocurrir en, o cerca de, la planta hospedadora, (2) las hembras ovopositoras seleccionarán la planta nutricia, puesto que las larvas no eligen las plantas que comen, y (3) el insecto debe ser monófago u oligófago antes de hacer el cambio al nuevo hospedador.

Estas condiciones de Bush contribuyen a los mecanismos de reproducción que causan la atenuación del flujo de genes. Dentro de poblaciones donde hay polimorfismo genético en el uso de hospedador, factores ecológicos como cambios en la fenología de la planta pueden reducir el apareamiento entre genotipos, dando lugar a diferencias que originarían razas, precursoras de nuevas especies. El mecanismo más probable, denominado aislamiento alocrónico, es la separación en el tiempo de los períodos de reproducción (Tauber & Tauber, 1981). Por lo tanto, si el período de vida del adulto (más específicamente que el del apareamiento) es breve, el flujo de genes entre las dos poblaciones será muy reducido. La efectividad del aislamiento alocrónico debido a diferencias en el tiempo de desarrollo en diferentes especies de plantas será mayor si se cumplen las siguientes condiciones: (1) que no haya diapausa ni otro mecanismo que asegure la sincronía de la emergencia del adulto, y (2) que el movimiento pre-reproductor sea mínimo. Esta condición se cumplirá particularmente si la migración a larga distancia es rara y donde el modo normal de locomoción sea caminando.

Este escenario predice, por ejemplo, que muchos grupos de Lepidoptera arbóreos, que no cumplen ninguna de las condiciones anteriores, tendrán amplios rangos de hospedador y no especiación simpátrica. Sin embargo, muchos hemípteros que viven en los árboles se ajustan a ambas condiciones y tienen estrechos rangos de hospedador.

5.2. De la colonización a la especiación

Hay evidencias que sugieren que la colonización de nuevas especies de plantas puede conducir relativamente con rapidez

a la formación de nuevas especies de fitófagos especializados. Realmente hay dos clases de problemas asociados con la especiación en un nuevo hospedador, cuáles son sus mecanismos y la frecuencia con que ocurre.

Los cambios en el uso del hospedador han ocurrido probablemente muchas veces durante la evolución de los insectos y las angiospermas, puesto que grupos de especies de insectos estrechamente relacionadas a menudo difieren en su uso de especies de plantas. Además, existen muchos ejemplos de especies de insectos fitófagos que han añadido nuevos hospedadores a su dieta en los últimos 100 años. Esto se denomina a menudo cambio de hospedador, pero es más correcto considerarlo una expansión del rango de hospedador. En muchos casos hay simplemente un incremento de la oportunidad ecológica, tal como el reclutamiento de insectos sobre plantas que han invadido una nueva área, o han sido traídas a una nueva área por la actividad humana. Hay ejemplos extremos en cultivos como el café y la caña de azúcar. En este último caso, la introducción en nuevas regiones, desde su origen en Nueva Guinea, ha ocurrido desde hace 2000 años. El reclutamiento de insectos locales ha ocurrido dondequiera que ha sido plantada. Inicialmente, las especies polífagas estaban normalmente implicadas, pero más tarde insectos más específicos hicieron uso de la nueva planta.

En general, los insectos a menudo buscan y colonizan rápidamente nuevas plantas introducidas. Sin embargo, hay algunas excepciones interesantes, como el cactus *Opuntia* en el Viejo Mundo; estas plantas aparentemente no han reclutado herbívoros después de varios cientos de años. Dos factores determinan las tasas de colonización de nuevos hospedadores por insectos: (1) el área plantada (o el tamaño del área de distribución alcanzada por la extensión natural) y (2) la similaridad, desde el punto de vista taxonómico, fenológico, bioquímico y morfológico, de las plantas introducidas y las nativas.

Ninguno de los eventos de colonización documentados por la Entomología moderna ha mostrado haber conducido a la evolución de nuevas especies de insectos fitófagos, por lo que se puede concluir que las nuevas especies de especialistas han evolucionado probablemente en períodos de más de 1000 años; en muchos casos períodos de tiempo mucho mayores que éste pueden ser requeridos para la especiación.

6. COEVOLUCIÓN

6.1. Teoría coevolutiva clásica

Coevolución es la evolución recíproca en especies que interaccionan. La especie A evoluciona en respuesta a la selección impuesta por la especie B; la especie B evoluciona luego en respuesta al cambio en A. La coevolución podría ocurrir, en teoría, en varios tipos de interacciones pareadas, como parásitos y sus hospedadores, predadores y presas (Thompson, 1982). Las plantas superiores, a su vez, podrían coevolucionar con polinizadores, micorrizas, patógenos o fitófagos de todos los tipos.

La coevolución es un tema interesante en los estudios de las relaciones entre insectos y plantas y, en general, se acepta que la gran diversidad de metabolitos secundarios de las plantas evolucionan en respuesta al ataque de los herbívoros, particularmente los insectos, y que muchos insectos evolucionan en respuesta a los cambios en sus plantas hospedadoras. El modelo de Ehrlich & Raven (1964) constituye la exposición más común del cambio coevolutivo (Tabla 2).

Precisamente porque es tan plausible, muchos investigadores lo han aceptado sin crítica. Por ejemplo, estrechas

Tabla 2
Modelo de coevolución planta-fitófago, elaborado por Ehrlich & Raven (1964)
y Berenbaum (1983) (en Strong et al., 1984).

1. Muchas especies de plantas fabrican sustancias fitoquímicas que son ligeramente nocivas para los insectos y que pueden tener una función autoecológica o fisiológica en la planta.
2. Algunas especies de insectos se alimentan de estas plantas, reduciendo la eficacia biológica de las mismas.
3. Una mutación en la planta causa la producción de una nueva sustancia más nociva, que puede aparecer independientemente en distintos grupos de plantas relacionados.
4. La alimentación del insecto se reduce a causa de esta nueva sustancia, por lo que las plantas que incrementen las sustancias nocivas serán seleccionadas por la presión de la herbivoría de los insectos.
5. Se produce una radiación evolutiva de las plantas.
6. Los insectos evolucionan tolerancia, o incluso atracción y utilización del nuevo compuesto, de manera que un insecto puede especializarse en comer sólo plantas con el nuevo compuesto.
7. El ciclo puede repetirse, resultando en la producción de más sustancias fitoquímicas y una posterior especialización de los insectos.

asociaciones entre grupos taxonómicos particulares de plantas y algunos insectos, mediadas por la química de la planta, son bien conocidas y son tomadas a menudo como pruebas de coevolución. Por ejemplo, los glucosinolatos en las crucíferas juegan un papel importante en las interacciones entre insectos y este grupo de plantas (Feeny, 1976; Chew, 1979; Etten & Tookey, 1979). Estas sustancias son tóxicas para muchos herbívoros, pero proporcionan estimulantes para la alimentación y son usados para la localización de la planta hospedadora por un gran número de especies adaptadas a las crucíferas (mariposas del género *Pieris*, y por áfidos como *Brevicoryne brassicae*) y por, al menos, uno de sus parasitoides (*Diaeretilla rapae*). Tales adaptaciones por los herbívoros son anticipadas por el modelo de Ehrlich y Raven (Tabla 2, paso 6), pero también son esperadas bajo simples argumentos de evolución, por ejemplo la evolución de la resistencia a un insecticida, y la adquisición de nuevos herbívoros por una planta introducida. El término coevolución debería, por tanto, estar restringido a situaciones donde puede demostrarse que hay un efecto evolutivo recíproco (Strong et al., 1984).

6.2. Componentes de coevolución: adaptaciones de los insectos a las defensas químicas y físicas

Una de las cuestiones claves en coevolución es estudiar si las plantas ejercen presiones selectivas sobre los insectos. En este sentido, uno de los principales caminos es estudiar las adaptaciones de los insectos a las defensas químicas y físicas de las plantas. Los enzimas de función mixta oxidasa (MFO) proporcionan el principal medio de tolerancia de los insectos a las plantas que contienen sustancias químicas nocivas (Tabla 2, paso 6). Todos los animales tienen estos enzimas y los emplean en metabolizar los compuestos extraños que son potencialmente tóxicos. La MFO en los vertebrados está centrada en el hígado. En los insectos está centrada en las células del intestino, la grasa del cuerpo y los túbulos de Malpighi. El mecanismo metabólico básico de estos enzimas es convertir las sustancias extrañas lipofílicas en polares, solubles en agua, de manera que el animal pueda deshacerse de ellas por medio de su sistema excretor.

La actividad MFO es inducible dentro del período que un insecto usa una planta que contiene una sustancia nociva. Por ejemplo, los niveles de MFO en el intestino de las orugas de *Spodoptera eridania* dependen de la composición química de la planta comida durante las 24 horas previas (Brattsten et al., 1977).

No sólo las plantas preferidas como alimento por especies fitófagas inducen menos actividad MFO que las menos preferidas. En general, altos niveles de actividad MFO pueden ser inducidos en especies polífagas más que en oligófagas o monófagas (Krieger et al., 1971). Ya que la síntesis de enzimas MFO es presumiblemente costosa, se ha sugerido que una ventaja ecológica de la especialización de planta puede ser la menor inversión en enzimas de detoxificación, y una consiguiente mayor eficiencia de crecimiento. Paradójicamente, los datos sobre las eficiencias de crecimiento muestran que las especies ampliamente polífagas no son menos eficientes en metabolizar el alimento que las especies más especializadas (Fox & Morrow, 1981).

Aparte de la actividad MFO, son diversas las defensas evolucionadas por los herbívoros contra las toxinas de las plantas (Rosenthal & Janzen, 1979). Tales defensas incluyen comportamientos especializados como cortar circularmente una abertura en la hoja antes de comérsela, previniendo así la movilización de sustancias inhibitorias de la alimentación (Carroll & Hofman, 1980), y muchas formas más generales pero no menos especializadas de explotar plantas, tales como alimentarse de floema o la estrategia de los minadores de hojas, métodos ambos que pueden evitar las toxinas de determinadas células de la hoja (Feeny, 1970).

Los insectos también han evolucionado numerosas formas de evitar defensas físicas como las espinas de las hojas, pelos y tricomas (Gilber, 1971; Levin, 1973; Johnson, 1975; Pillemer & Tingey, 1976). Un ejemplo de esto lo proporciona la oruga de la mariposa *Mechanitis isthmia*, la cual ha evolucionado nuevas respuestas a los tricomas por medio de tejer un hilo sobre el cual avanza por los bordes espinosos de las hojas (Rathcke & Poole, 1974).

Por otro lado, otras características de las plantas ejercen presiones selectivas sobre los insectos. Se ha considerado que la abundancia de la planta promueve la adaptación de insectos a nuevas plantas (Futuyma, 1983). Este argumento es válido en el sentido de que puede surgir un nuevo genotipo dentro de una población de insectos y puede estar más "sintonizado" con otra planta hospedadora que con su planta hospedadora inicial.

6.3. Efectos de los fitófagos sobre las plantas: Problemas para la teoría de la coevolución

Otra cuestión clave en el estudio de coevolución es "descubrir" si los insectos ejercen presiones selectivas sobre las plantas, de manera que éstas respondan eficazmente al daño realizado por los fitófagos. En algunas especies de plantas

éstas son comidas o usadas como sustrato para la ovoposición por un número reducido de especies de insectos. Esta limitación de uso es llamada resistencia o defensa. Muchos autores usan estos términos como sinónimos pero, sin embargo, hay una diferencia conceptual entre ellos. De acuerdo con la definición de Rausher (1992): “*la resistencia es el grado en el cual la planta (o una parte de la planta) evita el daño por los herbívoros*”, y “*un rasgo resistente es cualquier carácter de la planta que influye en la cantidad de daño sufrido por la planta*”, mientras que “*defensa o rasgo defensivo es cualquier rasgo resistente que ha evolucionado o es mantenido en una población de plantas a causa de las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros*”. Esto significa que el término defensa debería ser usado sólo en aquellos casos donde el origen evolutivo de la resistencia se debe al ataque por herbívoros (Owen, 1990). Existen dos hipótesis sobre el grado de defensa o resistencia de la planta:

1. **La hipótesis de la apariencia de la planta** propone que el tipo de defensa depende de la facilidad con que la planta puede ser encontrada por los herbívoros (Feeny, 1991). De esta manera, las “plantas aparentes” son grandes, perennes, muy abundantes y poseen grandes cantidades de compuestos defensivos cuantitativos, tales como taninos o sílice. Por otro lado, las plantas herbáceas que son efímeras en el espacio y en el tiempo son relativamente más difíciles de encontrar por los herbívoros especialistas. Además están protegidas por pequeñas cantidades de compuestos de defensa cualitativos, tales como glucosinolatos, alcaloides, etc. (Feeny, 1975, 1991).
2. **La hipótesis de la disponibilidad de recursos** (Coley et al., 1985) propone que la disponibilidad de recursos de la planta determina tanto la cantidad como el tipo de defensa de la planta. Por ejemplo, las plantas que viven en hábitats favorables, tales como los claros en los bosques tropicales, crecen rápidamente, compensando así el daño producido por los herbívoros como consecuencia de tener unos bajos niveles de defensa. Por otro lado, los hábitats con recursos limitados provocan un crecimiento lento en las plantas pero favorece unos altos niveles de defensas.

Una vez que un insecto se ha adaptado a un mecanismo particular de defensa o rango de defensas, puede volverse al paso 2 de la tabla 2. ¿Puede asumirse entonces que generalmente los fitófagos reducen el éxito de las plantas de manera que las presiones selectivas para una nueva sustancia química nociva son altas y la coevolución, por tanto, inevitable? Éste es un aspecto de la coevolución que ha recibido menos atención y el cual tiene menos apoyo.

La existencia de genotipos de la planta que varían en la susceptibilidad al ataque de los insectos proporciona la materia prima para la selección natural que opera sobre la planta. Además, no hay duda de que algunas poblaciones de insectos tienen un efecto profundo y directo sobre la abundancia de sus plantas hospedadoras, como pone de manifiesto el uso de especies de insectos como herbicidas en casos de control biológico (De Bach, 1964, 1974). Un gran número de estudios, sin embargo, revela efectos deletéreos en los componentes del éxito de la planta hospedadora, por ejemplo producción de semillas, por especies de insectos fitófagos, sin demostrar efectos significativos en la abundancia de las plantas. La herbivoría intensa de este tipo es exactamente lo que se requiere para que ocurra coevolución (Tabla 2, pasos 2 y 3).

El problema con tales ejemplos es doble. Primero, ¿cómo cuantificar o medir el efecto de los insectos fitófagos?, y segundo, ¿cómo es modificada y restringida la potencial coevolución entre

un par de especies (un herbívoro y su planta hospedadora) por grupos enteros de herbívoros actuando en concierto? A continuación se examina cada uno de estos problemas.

6.3.1 Sistemas interactivos y no interactivos

Caughley & Lawton (1981), siguiendo a Monro (1967), dividieron los sistemas herbívoro-planta en dos tipos que representan los puntos extremos de un continuo. Por un lado, en los sistemas no interactivos, los herbívoros no tienen un impacto medible en el desarrollo de sus plantas hospedadoras. Por otro lado, en los sistemas interactivos sí lo tienen. La mayoría de los insectos están probablemente en el extremo no interactivo del espectro por lo impredecible y duro de las condiciones ambientales, un reducido número de sitios de refugio, o por el impacto de enemigos naturales.

6.3.2 Grupos de fitófagos

El segundo problema con el modelo de Ehrlich y Raven se centra en los efectos de grupos de herbívoros actuando en concierto. En algunas plantas el daño infringido por las especies individuales de insectos es evidente, a menudo devastador, y es ciertamente suficiente para seleccionar resistencia en el hospedador. Además de los efectos impuestos por especies únicas de herbívoros, varios experimentos han mostrado que si grupos enteros de herbívoros que atacan a una planta son eliminados, el desarrollo de la planta mejora (Janzen, 1970; Kulman, 1971; Morrow & La Marche, 1978). El efecto de eliminar o reducir los herbívoros ha sido mostrado en un estudio de Waloff & Richards (1977) en *Sarothamnus scoparius*, un arbusto que vive más de una década. Los arbustos protegidos por insecticidas tuvieron altas tasas reproductoras y, después de cinco años de edad, sobrevivieron mejor que aquellos expuestos a los niveles naturales de herbivoría. Por tanto, cuando grupos de herbívoros actúan en concierto en este sentido, la coevolución recíproca estricta entre la planta hospedadora y uno o dos tipos de insectos fitófagos parece particularmente improbable. En cuanto que el desarrollo de la planta está influenciado por varias especies de herbívoros, pueden generarse presiones selectivas conflictivas que restrinjan o impidan la coevolución.

Estas presiones selectivas en conflicto están claramente demostradas en dos predadores de semillas especialistas de *Xanthium strumarium*. Hare & Futuyma (1978) mostraron que los cambios en la estructura y composición química de las semillas de esta planta redujeron la susceptibilidad al ataque por orugas de la polilla tortricida *Phaneta imbridana*, pero incrementaron la susceptibilidad a la mosca tefrítica *Euaesta aequalis*.

6.3.3 Más de una especie de planta

Finalmente, el impacto de una única especie de fitófago puede ser radicalmente alterado por la comunidad en que la planta está creciendo. Muchas plantas están sujetas a una presión competitiva intensa por otras plantas, por lo que cantidades relativamente pequeñas de defoliación diferencial pueden a veces influenciar el resultado de esta competencia (Whittaker, 1979). Por ejemplo, Bentley & Whittaker (1979) sugieren que la herbivoría ejercida por el crisomélido *Gastrophysa viridula* limita la distribución de una especie de planta, *Rumex crispus*, particularmente cuando está creciendo en presencia de otra planta competidora, *Rumex obtusifolius*. Este coleóptero ataca ambas especies, pero prefiere ésta última. *R. crispus* es competitivamente inferior a *R. obtusifolia* y la herbivoría por el escarabajo puede ser suficiente para

eliminar a *R. crispus* enteramente de algunos hábitats. Bajo estas circunstancias es muy difícil saber si la herbivoría por este crisomélido es enteramente dañina o parcialmente beneficiosa para *Rumex obtusifolia*, porque elimina a uno de sus potenciales competidores, *R. crispus*.

6.4. Otras teorías coevolutivas

6.4.1 Coevolución difusa, coevolución de la comunidad

La teoría de la **coevolución difusa** propone que, en lugar de las interacciones recíprocas pareadas supuestas por la teoría coevolutiva clásica, la coevolución debe ser considerada en el contexto de la comunidad y no simplemente como una interacción aislada entre dos especies (Fox, 1988) ya que muchas interacciones no resultan en especiales y mutuas contraadaptaciones (Janzen, 1980; Fox, 1981). La coevolución difusa implica que las defensas de las plantas han evolucionado para hacer frente a los ataques de muchos grupos, no de uno solo, y que las adaptaciones de los insectos no pueden normalmente ser atribuidas a una carrera de armamentos coevolutiva con una única especie de planta.

En el sentido más amplio del término, la coevolución difusa puede ser útil para explicar fenómenos como la expansión de las angiospermas y la subsecuente diversificación de los insectos fitófagos. La herbivoría en general selecciona defensas de las plantas y entre los herbívoros hay especies o grupos de especies (algunos de ellos insectos) que deprimen significativamente las poblaciones de plantas, reduciendo la competencia intraespecífica entre plantas y permitiendo que más especies de plantas coexistan. El resultado, a la larga, es una expansión en la diversidad de los insectos que colonizan nuevas especies de plantas; pero muchos de estos insectos son incapaces de coevolucionar estrechamente con sus nuevos hospedadores.

De forma similar a la coevolución difusa, la teoría de la **coevolución de la comunidad** propone que las interacciones entre las especies de una comunidad son tan fuertes que la evolución de cualquier especie afectará a la evolución de todas las demás (Van Valen, 1973). Un análisis de las consecuencias de la introducción de especies en una comunidad ha mostrado que en la mayoría de los casos la aparición de una nueva especie causa cambios en la comunidad (Simberloff, 1981), lo cual indica que una nueva especie puede afectar fuertemente la evolución de todos o la mayoría del resto de miembros de la comunidad.

6.4.2 Teoría de coevolución del mosaico geográfico

Esta teoría sugiere que el proceso coevolutivo es mucho más dinámico de lo que se aparenta en el estudio de las poblaciones individuales o por la distribución de caracteres encontrados en los árboles filogenéticos (Thompson, 1994). Las diferencias entre poblaciones en la especialización en una o más especies crea un mosaico geográfico en interacciones, lo que constituye el material bruto para la coevolución. Este mosaico también crea la posibilidad de que la evolución total de una especie sea el resultado de la coevolución con varias especies, incluso aunque poblaciones individuales estén especializadas en sólo una o dos especies.

6.4.3 Evolución secuencial

La teoría de la evolución secuencial (Jermy, 1976, 1984, 1991, 1993), también llamada colonización secuencial (Mitter

& Brooks, 1983), propone que la evolución de los insectos herbívoros sigue la evolución de las plantas, sin afectar significativamente la evolución de éstas.

Todas estas teorías suponen, implícita o explícitamente, la siguiente secuencia de pasos evolutivos: (1) algunas fuerzas selectivas, tal como la presencia de compuestos inhibidores de la alimentación o tóxicos en las plantas, o la actividad de herbívoros competitivos o enemigos naturales, obligan al insecto (a su genotipo) a especializarse en una o unas pocas especies vegetales, (2) los insectos se adaptan fisiológicamente a estas nuevas plantas, o sea, que la selección impuesta por los factores ecológicos permite el establecimiento de un nuevo genotipo, y (3) los insectos reconocen con éxito estas plantas como hospedadoras, es decir, una vez establecido, una selección adicional por factores nutricionales facilita la adaptación fisiológica del nuevo genotipo al nuevo hospedador.

7. CONCLUSIONES

Mediante este recorrido por los aspectos de la especialización de planta, se ha tratado de demostrar la existencia de cantidades significativas de variación en el comportamiento de alimentación y ovoposición dentro de una misma especie, tanto para la preferencia de hospedador o el grado de especialización en una planta hospedadora particular, como para la disponibilidad de hospedador. El estudio de tal variación contribuye enormemente al entendimiento del uso de los recursos y otros procesos ecológicos, y de la adaptación a ambientes estresados como los producidos por la agricultura (Denno & McClure, 1983; Kim & McPherson, 1993). Por otra parte, el análisis de la variación o flexibilidad del comportamiento de un insecto es complicado por una variación similar por parte de la planta. Su calidad nutricional varía con el tiempo y, además, su constitución genética varía con el sitio y con el tiempo.

Algunas variaciones en la especialización alimentaria dentro y entre poblaciones son también causadas por diferencias en la experiencia o efectos maternos, mientras otras reflejan diferencias en el genotipo. El hecho de que las preferencias inducidas por la experiencia han sido observadas en casi todos los taxones de insectos herbívoros sugiere que representa un fenómeno común.

En conclusión, un insecto que posee la totalidad de características comportamentales (y otras biológicas) no existe. Cada individuo es una combinación única de rasgos heredados y adquiridos. El análisis de la variación resultante entre individuos nos ayudará a entender tanto los mecanismos como la función, un preludio para entender la evolución.

Además, podría parecer por el creciente número de estudios que muestran diferenciación genética en el uso de hospedadores dentro de una población, que esto es una cosa universal, sugiriendo que la especiación simpátrica, asociada con un uso diferencial de hospedadores, ha sido muy común y quizás uno de los elementos que ha conducido al gran número de especies de insectos fitófagos.

Una de las cuestiones más interesantes que surgen fuera de la existencia de variación con respecto al comportamiento de elección y uso del hospedador, es por qué esta característica debe ser tan variable. Un posible factor que contribuye, en sistemas naturales, es que las plantas no son homogéneas. La variación en los insectos puede reflejar cambios en las presiones de selección debidas al continuo cambio en las poblaciones del hospedador. Otro factor puede ser los cambios en la disponibilidad de diferentes taxones de planta debidos a

cambios en el área de distribución en cualquiera de los dos miembros de la interacción, insectos o plantas hospedadoras.

Por otro lado, hay una falta de información en cuanto a qué cambios fisiológicos ocurren cuando los individuos difieren en su comportamiento. No se sabe casi nada de la genética de los factores neurofisiológicos relevantes para el entendimiento de diferencias genéticas intraespecíficas, o incluso interespecíficas en el comportamiento de la elección de hospedador. En este sentido, un gran campo se abre en espera de investigaciones futuras.

Con respecto a las distintas teorías coevolutivas, se ha hecho patente que la evolución recíproca estrecha es sólo probable bajo condiciones bastante restrictivas (Thompson, 1982), y numerosos científicos han cuestionado cada vez más el papel de la coevolución como un mecanismo general o común dentro de la estructura de las comunidades de insectos fitófagos (Janzen, 1980; Fox, 1981). De manera global, no todas las poblaciones de insectos imponen presiones selectivas significativas en sus hospedadores. Algunos sistemas implican varias especies de insectos y éstas pueden imponer demandas evolutivas conflictivas sobre sus hospedadores, mientras las consecuencias de ser comido pueden depender también de otras especies de plantas que coexisten en el hábitat. Todos estos fenómenos plantean problemas para la coevolución.

La noción de que la coevolución está ampliamente extendida y que es un proceso común en las interacciones insecto-planta es también puesta en duda por otros fenómenos. Primero, los insectos no son los únicos organismos que atacan a las plantas, y no puede asumirse que las defensas de las plantas hayan evolucionado siempre para repeler insectos. Segundo, muchos insectos explotan más de una especie de planta hospedadora. Es improbable que diferentes especies de hospedadores impongan idénticas presiones selectivas en insectos oligófagos o polífagos; es más, la interacción recíproca necesaria para conducir a coevolución parece más improbable para insectos polífagos. Finalmente, muchas interacciones insecto-planta son variables e impredecibles en el espacio y en el tiempo. Plantas de una especie en diferentes partes de un área geográfica o en diferentes lugares y hábitats a menudo soportan distintos grupos de insectos, mientras que en un lugar unos insectos pueden ser muy comunes un año, en otro año pueden ser raros o ausentes. No está claro, por tanto,

cómo la variación en las presiones selectivas en el tiempo y en el espacio influyen la coevolución.

La coevolución en la forma prevista por Ehrlich y Raven es más probable cuando relativamente pocas especies de insectos específicos de hospedador explotan plantas de vida corta dispersas en diversas comunidades. Ciertamente, la coevolución propuesta por Ehrlich y Raven puede ser muy rara cuando las plantas tienen unos tiempos de generación mayores que los de sus insectos herbívoros, y cuando soportan fauna abundante y diversa. En este sentido, es difícil imaginar por ejemplo coevolución pareada y estricta entre los robles y cada uno de los cientos de especies de insectos fitófagos que comen en ellos (Fox, 1981).

Por último, aunque no ha sido tratado en este trabajo por falta evidente de espacio, cabe mencionar que actualmente hay un interés considerable en estudiar cómo los cambios evolutivos pueden influir en la herbivoría de plantas importantes desde el punto de vista de la agricultura, y cómo los insectos pueden adaptarse a utilizar especies o variedades resistentes.

Como conclusión final y expresado de manera simple, la evidencia de adaptaciones de los insectos contra las defensas de las plantas es arrolladora, rica en detalles, y hay para todos los gustos. Sin embargo, tales adaptaciones no constituyen una prueba de coevolución, aunque todas ellas claramente ilustran evolución. La existencia de muchos experimentos que incluso arrojan dudas sobre la supuesta ventaja selectiva de la especialización, junto con todos los aspectos aún oscuros en las relaciones insecto-planta, son un ineludible estímulo para posteriores y fascinantes trabajos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer sinceramente a la Dra. C. Zamora-Muñoz por haberme propuesto la elaboración de este trabajo y al Dr. M. Méndez por permitirlo, además de soportar alguna que otra duda. También a los doctores M. Martín-Vivaldi, J. G. Martínez y M. Soler por la revisión de diversos aspectos del manuscrito. Por último, quiero agradecer a P. Prados Linares su desinteresado apoyo y ayuda durante la elaboración de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- BAYLIS, M. & PIERCE, N., 1993. The effects of ant mutualism on the foraging and diet of lycaenid caterpillars. En: N. E. STAMP & T. M. CASEY (eds.) *Caterpillars. Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, Nueva York: 404-421.
- BENTLEY, S. & WHITTAKER, J. B., 1979. Effects of grazing by a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *J. Ecol.*, **67**: 79-90.
- BEREMBAUM, M., 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. *Evolution*, **37**: 163-179.
- BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F., 1994. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman and Hall, Nueva York, 312 pp.
- BERNAYS, E. A. & GRAHAM, M., 1988. On the evolution of host selection in phytophagous arthropods. *Ecology*, **69**: 886-892.
- BRATTSTEN, L. B., WILKINSON, C. F. & EISNER, T., 1977. Herbivore-plant interactions: mixed-function oxidases and secondary plant substances. *Science*, **196**: 1349-1352.
- BROWER, L., 1958. Bird predation and foodplant specificity in closely related procyptic insects. *Am. Nat.*, **64**: 183-187.
- BUSH, G. L., 1975a. Models of animal speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 339-364.
- BUSH, G. L., 1975b. Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. En: P. W. PRICE (ed.) *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum Press, Nueva York: 187-206.
- CARROLL, C. R. & HOFFMAN, C. A., 1980. Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, **209**: 414-416.
- CATES, R. G., 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia*, **46**: 22-31.
- CAUGHLEY, G. & LAWTON, J. H., 1981. Plant-herbivore systems. En: R. M. MAY (ed.) *Theoretical Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 132-166.
- CHAPMAN, R. F., 1982. Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Adv. Insect Physiol.*, **16**: 247-356.
- CHAPMAN, R. F., 1990. Food selection. En: R. F. CHAPMAN & A. JOERN (eds.) *Biology of Grasshoppers*. John Wiley, Nueva York: 39-72.
- CHEW, F. S., 1979. Community ecology and *Pieris*-crucifer coevolution. *Jl. N. Y. ent. Soc.*, **87**: 128-134.
- COLEY, P. D., BRIANT, J. P. & CHAPIN, T., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, **230**: 895-899.
- COTTRELL, C. B., 1984. A phytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zool. J. Linn. Soc.*, **79**: 1-57.
- COURTNEY, S. P., 1984. The evolution of egg clustering by butterflies and other insects. *Am. Nat.*, **123**: 276-281.
- DAMMAN, H., 1993. Patterns of interaction among herbivore species. En: N. E. STAMP & T. M. CASEY (eds.) *Caterpillars. Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, Nueva York: 132-169.
- DEBACH, P., 1964. *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman and Hall, Londres, 844 pp.
- DEBACH, P., 1974. *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press, Cambridge, 323 pp.
- DENNO, R. F. & MCCLURE, M. S., 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, San Diego, CA, 717 pp.
- DETHIER, V. G., 1980. Food-aversion learning in two polyphagous caterpillars, *Diacrisia virginica* and *Estigmene congrua*. *Physiol. Entomol.*, **5**: 321-325.
- DETHIER, V. G. & YOST, M. T., 1979. Oligophagy and absence of food-aversion learning in tobacco hornworms *Manduca sexta*. *Physiol. Entomol.*, **4**: 125-130.
- DICKINSON, J. L., 1992. Egg cannibalism by larvae and adults of the milkweed leaf beetle (*Labidomera clivicollis*, Coleoptera, Chrysomelidae). *Ecol. Entomol.*, **17**: 209-218.
- DIEHL, S. R. & BUSH, G. L., 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annu. Rev. Entomol.*, **29**: 471-504.
- DROSOPOULOS, S., 1977. Biosystematic studies on the *Muellerianella* complex (Dephacidae, Homoptera, Auchenorrhyncha). *Meded. Land-bouwhogeschool Wagenigen*, **77-14**: 1-133.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H., 1964. Butterflies and plants, a study in coevolution. *Evolution*, **18**: 586-608.
- ETTEN, C. H. & TOOKEY, H. L., 1979. Chemistry and biological effects of glucosinolates. En: G. A. ROSENTHAL & D. H. JANZEN (eds.) *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York: 471-500.
- FEENY, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **62**: 620-624.
- FEENY, P., 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. En: L. E. GILBERT & P. H. RAVEN (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, TX: 3-19.
- FEENY, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. Phytochem.*, **10**: 1-40.
- FEENY, P., 1991. Theories of plant chemical defense, a brief historical survey. *Symp. Biol. Hung.*, **39**: 163-175.
- FIEDLER, K., 1996. Host-plant relationships of lycaenid butterflies, large-scale patterns, interactions with plant chemistry, and mutualism with ants. *Entomol. Exp. Appl.*, **80**: 259-267.
- FORD, E. B., 1945. *Butterflies*. Collins, Londres, 368 pp.
- FOWLER, S. V. & LAWTON, J. H., 1982. The effects of host-plant distribution and local abundance on the species richness of agromyzid flies attacking British umbellifers. *Ecol. Entomol.*, **7**: 257-265.
- FOX, L. R., 1981. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *Amer. Zool.*, **21**: 853-864.
- FOX, L. R., 1988. Diffuse coevolution within complex communities. *Ecology*, **69**: 906-907.
- FOX, L. R. & MORROW, P. A., 1981. Specialization, species property or local phenomenon? *Science*, **211**: 887-893.
- FUTUYMA, D. J., 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. *Am. Nat.*, **110**: 285-292.
- FUTUYMA, D. J., 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En: D. J. FUTUYMA & M. SLATKIN (eds.) *Coevolution*. Sinauer, Nueva York: 207-231.
- FUTUYMA, D. J. & PETERSON, S. C., 1985. Genetic variation in the use of resources by insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **30**: 217-238.
- GALL, L. F., 1987. Leaflet position influences caterpillar feeding and development. *Oikos*, **49**: 172-176.
- GASTON, K. J. & REAVEY, D., 1989. Patterns in the life histories and feeding strategies of British macrolepidoptera. *Biol. J. Linn. Soc.*, **37**: 367-381.
- GILBERT, L. E., 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? *Science*, **172**: 585-586.
- GILBERT, L. E. & SINGER, M. C., 1975. Butterfly ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 365-397.
- GOULD, F., 1979. Rapid host change evolution in a population of the phytophagous mite *Tetranychus urticae*. *Evolution*, **3**: 791-802.
- GOULD, F., 1993. The spatial scale of genetic variation in insect populations. En: K. C. KIM & B. A. MCPHERON (eds.) *Evolution of Insect Pests. Patterns of Variation*. John Wiley, Nueva York: 67-85.
- GREVILLIUS, A. Y., 1905. Zur Kenntnis der Biologie des Goldafters *Euproctis chrysorrhoea*. *L. Bot. Cbl. Beiheft*, **18**: 222-322.
- HAMMOND, P. M., 1980. Speciation in the face of gene flow - sympatric-parapatric speciation. En: P. L. FOREY (ed.) *The Evolving Biosphere*. British Museum (Natural History), Cambridge University Press, Cambridge: 37-48.
- HARE, J. D. & FUTUYMA, D. J., 1978. Different effects of variation in *Xanthium strumarium* L. (Compositae) in two insect seed predators. *Oecologia*, **37**: 109-120.
- HOPKINS, A. D., 1917. A discussion of C.C. Hewitt's paper on "Insect Behavior". *J. Econ. Entomol.*, **10**: 92-93.
- HORNER, J. D. & ABRAHAMSON, W. G., 1992. Influence of plant genotype and environment on oviposition and offspring survival in gallmaking herbivores. *Oecologia*, **90**: 323-332.
- HOWARD, J. J., RAUBENHEIMER, D. & BERNAYS, E. A., 1994. Population and individual polyphagy in the grasshopper *Taeniodopa eques* during natural foraging. *Entomol. Exp. Appl.*, **71**: 167-176.
- HUANG, X. P. & RENWICK, J. A. A., 1995. Cross habituation to feeding deterrents and acceptance of a marginal host plant by *Pieris rapae* larvae. *Entomol. Exp. Appl.*, **76**: 295-302.

- JAENIKE, J., 1983. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*, **58**: 320-325.
- JAENIKE, J., 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **21**: 243-273.
- JANZEN, D., H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, **104**: 501-528.
- JANZEN, D., H. 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.*, **107**: 786-790.
- JANZEN, D., H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*, **34**: 611-612.
- JERMY, T., 1976. Insect-host-plant relationships - coevolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.*, **16**: 109-113.
- JERMY, T., 1983. Multiplicity of insect antifeedants in plants. En: D. L. WHITEHEAD & W. S. BOWERS (eds.) *Natural Products for Innovative Pest Management*. Pergamon Press, Oxford: 223-236.
- JERMY, T., 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *Am. Nat.*, **124**: 609-630.
- JERMY, T., 1987. The role of experience in the host selection of phytophagous insects. En: R. F. CHAPMAN, E. A. BERNAYS & J. G. STOFFOLANO (eds.) *Perspectives in Chemoreception and Behavior*. Springer-Verlag, Nueva York: 142-157.
- JERMY, T., 1991. Evolutionary interpretations of insect-plant relationships - a closer look. *Symp. Biol. Hung.*, **39**: 301-311.
- JERMY, T., 1993. Evolution of insect-plant relationships - a devil's advocate approach. *Entomol. Exp. Appl.*, **66**: 3-12.
- JONHSON, H. B., 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.*, **41**: 233-258.
- JONES, R. E., 1987. Behavioural evolution in the cabbage butterfly (*Pieris rapae*). *Oecologia*, **72**: 69-76.
- KARBAN, R. & MYERS, J. H., 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **20**: 331-348.
- KEY, K. H. L., 1974. Speciation in the Australian morabine grasshoppers. Taxonomy and ecology. En: M. J. D. WHITE (ed.) *Genetics Mechanisms of Speciation of Insects*. Australia and New Zealand Book Co., Sydney: 34-56.
- KEY, K. H. L., 1981. Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. *Syst. Zool.*, **30**: 425-458.
- KIM, K. C. & MCPHERON, B. A., 1993. *Evolution of Insect Pests. Patterns of Variation*. John Wiley, Nueva York, 479 pp.
- KIMMERER, T. W. & POTTER, D. A., 1987. Nutritional quality of specific leaf tissues and selective feeding by a specialist leafminer. *Oecologia*, **71**: 548-551.
- KLAUSNITZER, B., 1983. Bemerkungen über die Ursachen und die Entstehung der Monophagie bei Insekten. En: *Verhandlungen des SIEEC X*, Budapest: 5-12.
- KRIEGER, R. I., FEENY, P. P. & WILKINSON, C. F., 1971. Detoxification enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? *Science*, **172**: 579-581.
- KULMAN, H. M., 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annu. Rev. Entomol.*, **16**: 289-324.
- LAWTON, J. H. & SCHRÖDER, D., 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, **265**: 137-140.
- LEVIN, D. A., 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.*, **48**: 3-15.
- LINDSTRÖM, J., KAILA, L. & NIEMELÄ, P., 1994. Polyphagy and adult body size in geometrid moths. *Oecologia*, **78**: 130-132.
- MA, W.-C., 1972. Dynamics of feeding responses in *Pieris brassicae* Linn. as a function of chemosensory input: a behavioural, ultrastructural and electrophysical study. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, **72**, 11.
- MAIER, C. T., 1985. Rosaceous hosts of *Phyllonorycter* species (Lepidoptera, Gracillariidae) in New England. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **78**: 826-830.
- MAYNARD SMITH, J., 1966. Sympatric speciation. *Am. Nat.*, **100**: 637-650.
- MAYR, E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 797 pp.
- MITTER, C. & BROOKS, D. R. 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En: D. J. FUTUYMA & M. SLATKIN (eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, MA: 65-98.
- MONRO, J., 1967. The exploitation and conservation of resources by populations of insects. *J. Anim. Ecol.*, **36**: 531-547.
- MORGAN, F. D. & COBINAH, J. R., 1977. Oviposition and establishment of *Uraba lugens* (Walker) the gum leaf skeletoniser. *Aust. For.*, **40**: 44-55.
- MORROW, P. A. & LA MARCHE, V. C. JR., 1978. Tree ring evidence for chronic insect suppression of productivity in subalpine *Eucalyptus*. *Science*, **201**: 1244-1246.
- NIEMELÄ, P., HANHIMÄKI, S. & MANNILA, R., 1981. The relationship of adult size in noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae) to breadth of diet and growth form of host plant. *Ann. Entomol. Fenn.*, **47**: 17-20.
- OWEN, D. F., 1990. The language of attack and defense. *Oikos* **57**: 133-146.
- PAPAJ, D., 1986. An oviposition "mistake" by *Battus philenor* L. (Papilionidae). *J. Lepidop. Soc.*, **40**: 348-349.
- PASHLEY, D. P., 1986. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae), a sibling species complex? *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **79**: 898-904.
- PIELOU, E. C., 1979. *Biogeography*. Wiley-Interscience, Nueva York, 351 pp.
- PILLEMER, E. A. & TINGEY, W. M., 1976. Hooked trichomes: a physical plant barrier to a major agricultural pest. *Science*, **193**: 482-484.
- RATHCKE, B. J. & POOLE, R. W., 1974. Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptation to plant trichomes. *Science*, **187**: 175-176.
- RATHKE, B. & LACEY, E. P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **16**: 179-214.
- RAUSHER, M. D. 1992. Natural selection and the evolution of plant-insect interactions. En: B. D. ROITBERG & M. B. ISMAN (eds.) *Insect Chemical Ecology*. Chapman and Hall, Nueva York: 20-88.
- REAVEY, D. & LAWTON, J. H., 1991. Larval contribution to fitness in leaf-eating insects. En: W. J. BAILEY & J. RIDSDILL-SMITH (eds.) *Reproductive Behaviour of Insects, Individuals and Populations*. Chapman and Hall, Londres: 293-329.
- ROSENTHAL, G. A. & JANZEN, D. H., 1979. *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York, 718 pp.
- SCHOONHOVEN, L. M., 1977. Feeding behaviour in phytophagous insects, on the complexity of the stimulus situation. *Coll. Int. CNRS*, **265**: 391-398.
- SCHOONHOVEN, L. M., JERMY, T. & VAN LOON, J. J. A., 1998. *Insect-Plant Biology*. Chapman and Hall, Londres, 408 pp.
- SCRIBER, J. M., 1982. Food plants and speciation in the *Papilio glaucus* group. En: J. H. VISSER & A. K. MINKS (eds.) *Insect-Plant Relationships*. Centre for Agricultural Publishing, Wageningen: 307-314.
- SCRIBER, J. M., GIEBINK, B. L. & SNIDER, D., 1991. Reciprocal latitudinal clines in oviposition behavior of *Papilio glaucus* and *P. canadensis* across the great Lakes hybrid zone: Possible sex-linkage of oviposition preference. *Oecologia*, **87**: 360-368.
- SHAPIRO, A. M., 1981. The pierid red-egg syndrome. *Am. Nat.*, **117**: 276-294.
- SHORTHOUSE, J. D. & ROHFRITSCH, O., 1992. *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford University Press, Oxford, 285 pp.
- SIMBERLOFF, D. S., 1981. Community effects of introduced species. En: M. H. NITECKI (ed.) *Biotic Crisis in Ecological and Evolutionary Time*. Academic Press, Nueva York: 53-81.
- SINGER, M. C., 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution*, **37**: 389-403.
- SINGER, M. C., NG, D. & THOMAS, C. D., 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. *Evolution*, **42**: 977-985.
- SINGER, M. C., NG, D. & MOORE, R. A., 1991. Genetic variation in oviposition preference between butterfly populations. *J. Insect Behav.*, **4**: 531-536.
- SLANSKY, F. & SCRIBER, J. M., 1985. Food consumption and utilization. En: G. A. KERKUT & L. I. GILBERT (eds.) *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, vol. 4*. Pergamon Press, Oxford: 87-163.
- SMILEY, J., 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science*, **201**: 745-747.

- SOUTHWOOD, T. R. E., 1960. The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species. *Proc. Hawaiian ent. Soc.*, **17**: 299-303.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1961. The number of species associated with various trees. *J. Anim. Ecol.*, **30**: 1-8.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1978. The components of diversity. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.*, **9**: 19-40.
- STRONG, D. R. JR & LEVIN, D. A., 1979. Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. *Am. Nat.*, **114**: 1-22.
- STRONG, D. R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R., 1984. *Insects on Plants*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 313 pp.
- SWORD, G. A. & CHAPMAN, R. F., 1994. Monophagy in a polyphagous grasshopper, *Schistocerca gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.*, **73**: 255-264.
- TARPLEY, M. D., BRENDEN, F. & CHIPPENDALE, F., 1993. Genetic control of geographic variation for cannibalism in the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. *Entomol. Exp. Appl.*, **66**: 145-152.
- TAUBER, C. A. & TAUBER, M. J., 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 281-308.
- THOMPSON, J. N., 1982. *Interaction and Coevolution*. John Wiley, Nueva York, 179 pp.
- THOMPSON, J. N., 1988a. Evolutionary ecology of the relationship between preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl.*, **43**: 3-14.
- THOMPSON, J. N., 1988b. Evolutionary genetics of oviposition preference in swallowtail butterflies. *Evolution*, **42**: 1223-1234.
- THOMPSON, J. N., 1994. *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago, IL, 376 pp.
- THOMPSON, R. F. & SPENCER, W. A., 1966. Habituation, a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behaviour. *Psychol. Rev.*, **73**: 16-43.
- THORPE, W. H., 1939. Further studies in preimaginal olfactory conditioning in insects. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **127**: 424-433.
- UECKERT, D. N. & HANSEN, R. M., 1971. Dietary overlap of grasshopper on sandhill rangeland in northeastern Colorado. *Oecologia*, **8**: 276-295.
- VAN VALEN, L., 1973. A new evolutionary theory. *Evol. Theory*, **1**: 1-30.
- VENARD, R. & STOCKER, R. F., 1991. Behavioral and electroantennogram stimulation in *lozenge*: a *Drosophila* mutant lacking antennal basiconic sensilla. *J. Insect Behav.*, **4**: 683-705.
- VIA, S., 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects, the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Annu. Rev. Entomol.*, **35**: 421-446.
- WALOFF, N. & RICHARDS, O. W., 1977. The effect of insect fauna on growth, mortality and natality of broom, *Sarothamnus scoparius*. *J. Appl. Ecol.*, **14**: 787-798.
- WARD, S., 1991. Reproduction and host selection by aphids: the importance of "rendez-vous" hosts. En: W. J. BAILEY & J. RIDSILL-SMITH (eds.) *Reproductive Behavior of Insects*. Chapman and Hall, Nueva York: 202-226.
- WASSERMAN, S. S. & MITTER, C., 1978. The relationship of body size to breadth of diet in some Lepidoptera. *Ecol. Entomol.*, **3**: 155-160.
- WHITE, M. J. D., 1978. *Modes of Speciation*. W. H. Freeman, San Francisco, CA, 455 pp.
- WHITTAKER, J. B., 1979. Invertebrate grazing, competition and plant dynamics. *Symp. Brit. Ecol. Soc.*, **20**: 207-222.
- WHITTAKER, J. B. & FEENEY, P. P., 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, **171**: 757-770.
- WIECZOREK, H., 1976. The glycoside receptor of the larvae of *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae). *J. Comp. Physiol.*, **106**: 153-176.
- WIKLUND, C., 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L.. *Oecologia*, **18**: 186-197.
- WILLIAMS, M. A. J., 1994. *Plant galls. Organisms, Interactions, Populations*. Oxford University Press, Oxford, 400 pp.