

## GENÉTICA DA ASSOCIAÇÃO DE INSETOS COM PLANTAS HOSPEDEIRAS

VERA N. SOLFERINI & D. SELIVON

### Resumo

Apresentaremos aqui os princípios teóricos e as principais metodologias genéticas para o estudo da especiação de insetos herbívoros. A presença de polimorfismos genéticos em populações de herbívoros pode estar associada a fatores ecológicos, como variabilidade química das plantas hospedeiras. Neste sentido, são estudadas relações genético-ecológicas como preferência de oviposição e desenvolvimento larval, construção de tabelas de vida para herbívoros colocados em diferentes plantas hospedeiras e, principalmente, a variação geográfica para os caracteres de exploração de hospedeiros. A utilização do conceito de raças-hospedeiro, ou seja, populações de herbívoros que apresentam especializações na exploração de um determinado hospedeiro, vem adicionar ao estudo de espécies crípticas. Procura-se a existência destas espécies quando se encontra, no mesmo loco, alelos diferentes fixados em diferentes raças-hospedeiro simpátricas. Acreditamos que mudanças de hospedeiros foram os eventos preponderantes na diversificação simpátrica dos herbívoros e que estas estariam associadas a mudanças nos caracteres polimórficos associados à exploração de hospedeiros. Sugere-se que as mudanças de hospedeiro estejam associadas a restrições tanto de ordem ecológica quanto genética. Por outro lado, aceita-se que a grande diversidade de compostos químicos secundários em plantas evoluiu em resposta ao ataque de insetos herbívoros e que, por sua vez, alguns insetos evoluíram em resposta às mudanças nas suas plantas hospedeiras, ou seja, decorreu de uma coevolução difusa entre herbívoros e plantas. Um processo semelhante pretende explicar os padrões de diversificação em herbívoros e suas plantas hospedeiras, a "coevolução por escape e radiação". Finalmente, a análise de filogenias pode fornecer evidências, baseadas nos padrões de diversificação dos herbívoros e suas plantas hospedeiras, para as funções desempenhadas pela genética, fisiologia, ecologia e geografia na evolução destes grupos.

### Abstract

We present here the theoretical principles and main genetic methodologies for the study of speciation in insect herbivores. The presence of genetic polymorphism in herbivore populations may be associated to ecological factors, like the chemical variability in host plants. In this sense, we study the genetic-ecological relations like oviposition preference and larval performance, use of life tables of herbivore placed over different host plants, and mainly the geographic variation of the characters associated to host plant exploitation. The use of the concept of host-race, or, herbivore populations that present specializations to a certain host plant, adds to the study of cryptic species. We search the existence of these species when we find, in the same *locus*, different alleles fixed in different sympatric host-races. We believe that host shifts were the prevalent events in the sympatric differentiation of herbivores, and that these would be associated to shifts in the polymorph characters associated to host exploitation. It is suggested that host shifts are associated to ecological and genetic restrictions. It is accepted that the great diversity of plant secondary chemicals evolved as a response to the attack of insect herbivores and that some insects evolved in response to the changes in their host plants, so, resulting from a diffuse coevolution between plants and herbivores. A similar process seeks to explain the patterns of herbivore and plant diversification, namely, "escape and radiation coevolution". Finally, the analysis of phylogenies may provide evidence, based on the patterns of diversification of herbivores and their host plants, for the functions played by genetics, physiology, ecology, and geography in the evolution of these groups.

## Introdução

Em qualquer levantamento sobre a diversidade animal, é notável a contribuição dos insetos e, dentre estes, a dos insetos fitófagos. Estima-se que 70% dos insetos sejam parasitóides ou parasitas dos quais cerca de 50% parasitam plantas, a maioria ocorrendo em um ou poucos hospedeiros relacionados (Price, 1980).

Este dado, ainda que surpreendente pela proporção, pode ser explicado pela diferenciação dos insetos fitófagos sobre uma profusão de nichos gerados pela irradiação das angiospermas. Em termos de processo, também não parece haver dificuldade explanatória: teria sido através de adaptações às plantas hospedeiras que as populações se diferenciaram e por fim especiaram. O modelo geral propõe que uma vez superadas as dificuldades para a exploração de tecidos vegetais vivos, teria ocorrido uma grande diversificação. Mitter e cols. (1988) compararam a diversidade de espécies em pares de grupos de insetos que apresentam ou não fitofagia, mostrando que a adoção deste hábito está associada a maiores taxas de diversificação dos fitófagos em relação aos demais. Os principais problemas relacionados à fitofagia são as defesas físicas e químicas das plantas, além de seus tecidos serem nutricionalmente incompletos (são geralmente pobres ou desbalanceados quanto aos nutrientes essenciais, principalmente aminoácidos e vitaminas). Este último aspecto é superado através de associações simbióticas com microorganismos. Por outro lado, as defesas físicas e químicas das plantas são superadas através de mecanismos fisiológicos e comportamentais, que são em última instância genéticos.

Talvez as maiores questões, do ponto de vista genético, estejam em explicar como ocorre a mudança de hospedeiros, ou seja, quais os locos que devem sofrer modificações para que uma nova espécie seja estabelecida. Neste caso, o estudo de insetos fitófagos equipara-se em dificuldade a qualquer outro que tente quantificar e detalhar o processo de especiação a nível genético. Por outro lado, por apresentarem o ambiente bem definido (a planta hospedeira) talvez os insetos fitófagos sejam um dos materiais mais adequados para este tipo de estudo.

As abordagens para o estudo da genética da exploração de recursos são basicamente duas: 1) estuda-se uma espécie polífaga, procurando-se evidências de diferenciação entre as populações de hospedeiros diferentes (ou seja, buscam-se evidências da existência de raças hospedeiro ou de espécies crípticas); 2) estuda-se um grupo de espécies próximas de insetos (por exemplo de um mesmo gênero) e estabelecem-se relações filogenéticas com base em dados genéticos (citogenética, isozimas, DNA, etc.); a partir daí buscam-se correlações entre o padrão encontrado e outros parâmetros, numa tentativa de inferir eventos de mudança de hospedeiros, tendências à especialização, reversão de hábitos espe-

cializados, etc. Em ambos os casos, a premissa básica é que existem polimorfismos genéticos associados à exploração de recursos.

### **Polimorfismos genéticos associados à exploração de hospedeiros**

A manutenção da variabilidade genética através da heterogeneidade ambiental tem sido tratada por alguns modelos como os de Dempster e de Levene (cit. em Maynard-Smith, 1989). Estes modelos levam em conta como os indivíduos percebem o ambiente. Se cada indivíduo de uma população experimenta variações ambientais ao longo de sua existência, então o ambiente é o mesmo para todos os indivíduos da população e cada genótipo possui um valor adaptativo médio. Esta é uma variação de granulação fina e o polimorfismo será estável se houver superioridade do heterozigoto. Por outro lado, se cada indivíduo se desenvolve em um único ambiente (granulação grossa) cada genótipo pode ter um valor adaptativo diferente em cada variante ambiental, promovendo, assim a manutenção do polimorfismo na população. Mesmo se as pressões seletivas forem apenas ligeiramente diferentes entre os ambientes, a manutenção de polimorfismos é plausível se houver acasalamento preferencial dentro de cada um deles (esta situação pode ocorrer quando a capacidade de dispersão do organismo é menor do que a área que ele ocupa).

Uma vez que se detecta variabilidade em características relacionadas à utilização de hospedeiros, uma das questões principais é identificar se tal variação é um polimorfismo estável mantido por seleção ou se é produto de outros processos como por exemplo mutação recorrente, migração, etc. Este aspecto, que é fundamental, é metodologicamente difícil de ser estudado e apenas poucos casos de polimorfismos genéticos com significado ecológico foram descritos (Powers *et al.*, 1991). Não se pode também descartar a suposição de que os polimorfismos possam refletir uma dinâmica de frequências alélicas em desequilíbrio, ao invés de uma situação estável. Desta forma, as diferenças entre hospedeiros podem significar simplesmente um processo de perda de variabilidade genética e não um polimorfismo balanceado.

Do ponto de vista do modelo de polimorfismos de nichos múltiplos é necessário distinguir as características relacionadas aos processos de reconhecimento e seleção de hospedeiro daquelas relacionadas ao desempenho da larva em um determinado hospedeiro, uma vez que tenha sido escolhido; poderia ocorrer uma correlação genética entre preferência e desempenho. Esta correlação aconteceria, por exemplo, se ambas forem manifestações pleiotrópicas de um mesmo conjunto de genes (Jaenike, 1990). Foi observada correlação positiva entre a preferência de ovoposição e o desempenho da prole em *Liriomyza sativae*, um díptero minador de folhas. Nesta espécie, o peso das pupas femininas de uma determinada fêmea era maior quando a larva se desenvolvia no hospedeiro

deiro preferencial daquela fêmea (embora as fêmeas utilizadas no experimento tenham sido coletadas na natureza em estágio larval e, portanto, não se pode descartar um componente ambiental nestes resultados) (Via, 1986).

Existem poucas informações sobre as bases genéticas das diferenças de hábito alimentar entre populações devido às dificuldades técnicas de experimentação. Quase não há experimentos controlados, conduzidos por pelo menos duas gerações, com tamanhos de amostra adequados para análise estatística (discussão em Mitter & Futuyama, 1983).

A importância de um determinado caráter polimórfico poderia ser avaliada por observações ou manipulações mostrando que um dos morfos depende da presença de um dos hospedeiros.

Pode acontecer que a diferenciação entre hospedeiros seja subestimada quando alguns caracteres críticos não estão sendo avaliados. Este tipo de problema pode ser superado quando é possível a construção de tabelas de vida de uma população de insetos experimentalmente colocada em diferentes hospedeiros; nestes estudos, os parâmetros mais importantes (sobrevivência, crescimento e reprodução) são avaliados.

Além da variabilidade associada à exploração de hospedeiros, também pode-se encontrar variação geográfica para os caracteres de exploração de hospedeiros. A importância desta variação é considerada por Mitter & Futuyama (1983), que discutem a identificação das características mais propensas a mudanças evolutivas. Por exemplo, as plantas hospedeiras podem apresentar variações interpopulacionais que acarretam diferenças regionais quanto à amplitude de utilização de hospedeiros por parte dos insetos. Esta situação pode até resultar em diferenças na preferência de hospedeiro em pequena escala geográfica (Singer *et al.*, 1992). Ainda em outros casos é possível relacionar estas mudanças a fatores ambientais, que podem causar diferenças no valor adaptativo das larvas que se desenvolverem em diferentes plantas com consequências na amplitude de hospedeiros (Bernays & Graham, 1988).

Mudanças regionais quanto à utilização de hospedeiros são algumas vezes observadas em insetos que apresentam ampla distribuição geográfica. Por exemplo, *Anastrepha fraterculus* é um díptero tefritídeo cujas larvas infestam frutos de várias famílias mas preferencialmente de Myrtaceae, ocorrendo desde o sul do Texas até o norte da Argentina. Estudos de naturezas diversas têm proposto que, na verdade, *A. fraterculus* representa um grupo de espécies crípticas (Baker *et al.*, 1944; Morgante *et al.*, 1980; Solferini & Morgante, 1987). Num estudo comparativo entre populações de *A. fraterculus* (Selivon, 1996), foi encontrado um alto grau de diferenciação entre duas populações coletadas em goiabas, provenientes do Estado da Bahia e do Estado de São Paulo. Todos os parâmetros analisados apresentaram-se diferentes: morfológicos, isozímicos e cariotípicos; os cruzamentos entre as duas populações em laboratório indicaram

um certo grau de isolamento reprodutivo. Em 1992 foi encontrada uma população de *A. fraterculus* no Estado de São Paulo que apresentava grande semelhança à população da Bahia. Entretanto, o hospedeiro utilizado em São Paulo não eram goiabas, mas laranjas. A população que estava infestando as goiabas vizinhas às laranjas apresentavam as características das demais populações de São Paulo. Estes dados sugerem que a diferenciação na utilização de recursos pode estar relacionada a fatores ecológicos. Jermy (1984) discute a preponderância dos aspectos comportamentais de escolha de hospedeiro sobre os nutricionais. A especialização (ou a formação de raças-hospedeiro) poderia ocorrer nos mecanismos de reconhecimento do hospedeiro, onde os compostos secundários das plantas agiriam como um padrão de sinalização característico. Pequenas variações deste padrão poderiam alterar a "imagem química" da planta para o inseto. Isto poderia explicar porque insetos oligófagos, quando introduzidos numa nova área, mostram restrições quanto ao hábito alimentar, embora nunca tenha sido expostos às espécies do novo habitat.

Nos casos em que a variação geográfica no uso de hospedeiros depende da abundância dos hospedeiros, poderia não haver evolução de preferência por parte das fêmeas. Dodson (1987) verificou que populações de *Aciurina trixa* ocorrem em diferentes subespécies da planta hospedeira (*Chrysothalamnus nau-seosus*) no Novo Mexico e em Idaho. Embora a morfologia das galhas que estes tefritídeos formam seja ligeiramente diferente, as populações das duas localidades apresentam semelhanças quanto a biologia, alimentação larval e comportamento dos adultos, sem indícios de um processo de diferenciação. Por outro lado, Roininen *et al.* (1993) trabalharam com *Euura atra* (Hymenoptera, Tenthredinidae), uma espécie polífaga pertencente a um grupo estritamente monófago. Os insetos foram coletados em cinco hospedeiros cujas distribuições se sobrepõem, ainda que cada um deles seja mais abundante em determinadas regiões. Os experimentos de escolha de hospedeiro de ovoposição indicam quatro raças-hospedeiro, ao passo que as distâncias genéticas (isozimas) mostram a existência de duas ou três espécies crípticas. Os autores supõem que uma seleção forte para a localização eficiente do hospedeiro pode levar a especialização em hospedeiros localmente abundantes.

### *Raças-hospedeiro*

As raças-hospedeiro (host races) seriam populações que já apresentariam especializações na exploração de um determinado hospedeiro. A forma mais usual de identificação de raças-hospedeiro é comportamental, ou seja, identifica-se a preferência de fêmeas em depositar os ovos em um determinado hospedeiro (Craig *et al.*, 1993). Além disso, pode-se procurar evidências genéticas de locos (por exemplo através de análise de isozimas), cujos alelos, estão

em frequências diferentes nas populações de cada hospedeiro. *Tephritis bardanae* (Tephritidae) infesta inflorescências de plantas do gênero *Arctium* (Caryophyllaceae). Eber *et al.* (1991) estudaram populações (biotipos) de *T. bardanae* associadas a *A. tomentosum* e *A. minus*, e encontraram diferenciação no comportamento de ovoposição correlacionado à estrutura das flores: as inflorescências de *A. tomentosum* são maiores que as de *A. minus* e são pilosas. Em *A. minus* os ovos são depositados na base da inflorescência, o comportamento típico dos tephritídeos que infestam flores, enquanto que em *A. tomentosum* o local de ovoposição é o pedúnculo, logo abaixo da flor. Os autores sugerem que esta adaptação não tem bases genéticas pois os biotipos de *A. tomentosum* quando atacam plantas de *A. minus* raramente apresentam o seu comportamento típico. Por outro lado, as análises de isozimas e morfométricas resultam em matrizes de distâncias correlacionadas, que separam os dois biotipos; este pode ser um caso incipiente de diferenciação, onde o processo ainda é reversível (há outros exemplos de raças-hospedeiro em Waring *et al.*, 1990; Berlocher *et al.*, 1993). Quando se encontra, no mesmo loco, alelos diferentes fixados em diferentes raças-hospedeiro simpátricas, considera-se ausência de fluxo gênico e portanto, que são espécies crípticas.

O padrão de utilização de hospedeiros atualmente observado em insetos fitófagos, principalmente quando se observa espécies próximas, leva a crer que mudanças de hospedeiros (host shifts) foram os eventos preponderantes na diversificação deste grupo. O modelo clássico propõe que a mudança de hospedeiro envolve dois locos polimórficos, um para o reconhecimento do hospedeiro pelas fêmeas e o outro para a sobrevivência das larvas. Modelos mais realistas propõem o envolvimento de vários locos, sem ligação, para que possa ocorrer diferenciação (discussão em Bush & Diehl, 1982). Neste caso, a utilização de recursos apresentaria múltiplos picos adaptativos, separados por vales (combinações gênicas desvantajosas). Uma mudança de hospedeiro poderia ocorrer por seleção dos caracteres polimórficos associados a exploração de hospedeiros. Por outro lado, o vale adaptativo poderia ser superado através de um evento transiente, onde uma combinação nova e favorável de alelos poderia ser obtida por deriva genética, decorrente de um evento de fundador. Deste modo, a mudança de hospedeiro não ocorreria necessariamente para otimizar a dieta sob pressão de seleção, uma vez que eventos estocásticos poderiam estar envolvidos.

Populações locais de insetos fitófagos associadas a diferentes hospedeiros são geralmente bastante especializadas na escolha de seu local de ovoposição. Tal especificidade seria explicada pela escolha da planta na qual a sobrevivência da prole seria mais favorecida. No entanto, observações em diferentes raças-hospedeiro não corroboram este comprometimento fisiológico larval. Futuyama (1986) e Jermy (1984) sugerem que a diferenciação de uma população local ocorre primeiramente no comportamento de reconhecimento de

hospedeiros e que a adaptação fisiológica seria secundária. Uma série de estudos experimentais tem demonstrado que o desenvolvimento larval é equivalente em diferentes hospedeiros mesmo as fêmeas sejam altamente seletivas quanto a escolha do sítio de ovoposição (Wiklund, 1975; Fitt, 1986; Hare & Kennedy, 1986; Roininen & Tahvanainen, 1989). Por outro lado, Futuyama *et al.* (1993) encontraram variabilidade genética na alimentação e sobrevivência larval em *Ophraella communa* (Coleoptera, Chrysomelidae); esta variabilidade foi detectada tanto na utilização do próprio hospedeiro quanto em outros hospedeiros que são utilizados por espécies do mesmo gênero. Os resultados sugerem que as mudanças de hospedeiro podem estar sujeitas a restrições tanto de ordem ecológica como genética.

O exemplo de raça-hospedeiro mais explorado tem sido o de *Rhagoletis pomonella* por seu envolvimento no modelo simpátrico de especiação (Bush, 1975). Embora bastante controverso, este modelo é aceito para espécies de insetos fitófagos, pois neste caso, a especialização em um novo ambiente (nova planta hospedeira) pode ocorrer dentro da área de distribuição da espécie original. *R. pomonella* é um tefritídeo de ocorrência norte americana, cujo hospedeiro nativo é *Crataegus*. No século passado, começou a ser encontrada também infestando maçãs, que haviam sido introduzidas 200 anos antes. Uma série de diferenças genéticas, comportamentais e fenológicas já foram relatadas entre as populações de insetos de *Crataegus* e de maçãs (Bush, 1975; Diehl & Bush, 1984; Prokopy *et al.*, 1988; Berlocher *et al.*, 1993).

### *Padrões de diferenciação*

Segundo Thompson (1994), coevolução é a mudança evolutiva recíproca em espécies que interagem. O processo coevolutivo tanto requer como produz um certo grau de especialização na interação entre as espécies, ainda que nem toda interação especializada seja fruto de coevolução.

A coevolução é um tema presente nos estudos das interações entre insetos e plantas. Aceita-se que a grande diversidade de compostos químicos secundários em plantas evoluiu em resposta ao ataque de insetos herbívoros e que, por sua vez, alguns insetos evoluíram em resposta às mudanças nas suas plantas hospedeiras. Muitos autores questionam se mudanças deste tipo podem ser encaradas como coevolutivas, pois adaptações recíprocas deveriam se dar de forma restrita e mútua (Janzen, 1980; Jermy, 1984). No caso de insetos fitófagos, as interações parecem ser o produto de coevolução difusa, que seria um processo evolutivo em resposta a uma série de demandas. Na coevolução difusa, as defesas vegetais teriam surgido para impedir ataques de um modo geral e não apenas de uma espécie de inseto; por sua vez, as adaptações dos insetos não podem ser atribuídas à sua interação com uma única espécie de planta.

Thompson (1989) sugere a aplicação do termo "escape and radiate co-evolution", que se aplicaria aos processos de evolução das interações insetos-plantas. Neste modelo, uma espécie de planta, sob seleção de herbívoros, evoluiria uma nova defesa que a protegeria da herbivoria. Assim esta planta poderia se diversificar e as espécies descendentes possuiriam a nova defesa. Posteriormente, uma ou mais espécies podem ser colonizadas por uma linhagem de inseto que experimentará sua própria irradiação adaptativa, onde as espécies descendentes colonizariam os hospedeiros daquele grupo. Como consequência, espécies relacionadas de insetos serão associadas a plantas relacionadas. Porém, como a diversificação das plantas precedeu a dos insetos, pode haver ou não concordância completa entre as estruturas filogenéticas de ambos os clados. Assim, este modelo é mais flexível que o modelo original de coevolução proposto por Ehrlich & Raven (1964), em que a filogenia dos insetos deveria sempre acompanhar a das plantas.

A análise de filogenias fornece evidências das taxas e padrões de evolução e diversificação, permitindo inferências sobre processos ecológicos e evolutivos; permite também diferenciar os caracteres que surgiram por convergência adaptativa daqueles que são compartilhados por origem comum. Uma crítica ao uso de filogenias para testar hipóteses a cerca da evolução de caracteres adaptativos pode ser encontrada em Frumhoff & Reeve (1994).

A análise de padrões de coevolução entre insetos e plantas pode também ser feita com base em filogenias. Além da análise filogenética propriamente dita, uma série de dados podem ser submetidos a análise fenética. Através de matrizes de distância e similaridade, podem-se construir dendrogramas que refletem relações fenéticas; é possível inferir que até certo ponto estas relações são congruentes com as relações filogenéticas dos grupos em questão (argumentação em Sokal, 1986). Matrizes de similaridade podem ser elaboradas com dados genéticos, morfológicos, bioquímicos, ecológicos, geográficos, etc. Estas matrizes podem ser construídas tanto para os insetos como para as plantas, e comparadas estatisticamente, assim como podem-se buscar correlações entre as filogenias dos dois grupos.

*Anastrepha striata* e *A. bistrigata* são espécies que infestam frutos de Myrtaceae, sendo colocadas no mesmo grupo de espécies através de características morfológicas (Norrbom & Kim, 1988). A análise de isozimas também coloca estas duas espécies no mesmo grupo (Morgante *et al.*, 1980) e seus cariótipos são muito semelhantes (Solferini & Morgante, 1990). Seu comportamento, entretanto, é muito diferente, tanto em relação aos períodos de atividade diária como nas etapas do comportamento de corte e cópula (Selivon, 1991). Neste caso, a diferenciação primária pode ter ocorrido a nível comportamental, embora inferências acerca dos processos de especiação sejam especulativas, pois suas distribuições geográficas atuais não se sobrepõem.



Farrell & Mitter (1990) encontraram grande congruência entre as filogenias de espécies de *Phyllobotria* (Chrysomelidae) e suas plantas hospedeiras, apoiando a hipótese de que a diversificação dos insetos ocorreu em paralelo à das plantas. Por outro lado, nas 12 espécies de *Ophraella* (Coleoptera, Chrysomelidae) estudadas por Futuyma e McCafferty (1990) foi encontrada mudança de hospedeiros entre espécies do mesmo gênero (dois casos), entre gêneros da mesma tribo (cinco casos) e entre tribos de Asteraceae (quatro casos); isto mostra que a filogenia de *Ophraella* não é congruente com a de seus hospedeiros.

O gênero *Tomoplagia* (Diptera: Tephritidae) é associado a espécies da tribo Vernoniae (Asteraceae), principalmente da subtribo Vernoniinae. Prado e Lewinsohn (1994) propõem que esta subtribo seria o grupo primário de hospedeiros de *Tomoplagia*. O padrão de similaridade genética (análise de isozimas) observado neste grupo mostra concordância com o padrão de exploração de grupos de plantas hospedeiras. O dendrograma de similaridade genética mostra três conjuntos distintos: um deles agrupa a maioria das espécies, todas associadas à subtribo Vernoniinae; o segundo é composto por duas espécies que exploram a subtribo Eremanthinae, enquanto que as duas espécies que exploram a tribo Mutisiae formam o terceiro grupo. Presumindo que exista concordância entre a fenética e a filogenia de *Tomoplagia*, o padrão indica que os eventos de mudança de tribo e subtribo devem ter ocorrido num ancestral das espécies amostradas (Solferini *et al.*, in prep.)

Uma série de estudos de natureza genética podem ser desenvolvidos para contribuir para o entendimento das interações insetos-plantas. Alguns grupos que são mais facilmente manipuláveis permitem uma análise mais aprofundada, por exemplo sobre a herdabilidade dos caracteres relacionados à exploração de hospedeiros. Outros grupos, ainda que não se consiga mantê-los por diversas gerações em laboratório, podem permitir manipulações quanto a escolha e viabilidade em diferentes hospedeiros. Existem ainda alguns grupos onde é possível somente o estudo de padrões de variabilidade genética em populações naturais. Evidentemente estes enfoques não são mutuamente exclusivos e, ainda que existam algumas dificuldades metodológicas, os insetos fitófagos são um excelente material para uma série de investigações genéticas de processos evolutivos.

### Referências bibliográficas

Baker, A.C.; Stone, W.E.; Plummer, C.C.; MacPhail, H. 1944. A review of studies on the mexican fruit fly and related mexican species. *United States Dept. Agric. Miscellaneous Publication* v. 531

- Bernays, E.; Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892
- Berlocher, S.H.; McPherson, B.A.; Feder, J.L.; Bush, G.L. 1993. Genetic differentiation at allozyme loci in the *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) species complex. *Annals of the Entomological Society of America* 86: 716-727
- Bush, G.L. 1975. Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. In: Price, P.W. (ed.) *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. Plenum, New York,
- Bush, G.L.; Diehl, S.R. 1982. Host shifts, genetic models of sympatric speciation and the origin of parasitic insect species. In Visser, J.H.; Minks, A.K. (ed.) *5th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Wageningen*
- Craig, T.P.; Itami, J.K.; Abrahamsom, W.G.; Horner, J.D. 1993. Behavioral evidence for host-race formation in *Eurosta solidaginis*. *Evolution* 47: 1696-1710
- Diehl, S.R.; Bush, G.L. 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annual Review of Entomology* 29: 471-504
- Dodson, G. 1987. Biological observations on *Aciurina trixa* and *Valentibulla dodsoni* (Diptera: Tephritidae) in New Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 80: 494-500
- Eber, S.; Sturm, P.; Brandl, R. 1991. Genetic and morphological variation among biotypes of *Tephritis bardanae*. *Biochemical Systematics and Ecology* 19: 549-557
- Ehrlich, P.R.; Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study on coevolution. *Evolution* 18: 586-608
- Farrell, B.; Mitter, C. 1990. Phylogenesis of insect/plant interactions: have *Phyllobrotica* leaf beetles (Chrysomelidae) and the Lamiales diversified in parallel? *Evolution* 44: 1389-1403
- Fitt, G.P. 1986. The roles of adult and larval specialization in limiting the occurrence of five species of *Dacus* in cultivated fruits. *Oecologia (Berlin)* 69: 101-109
- Frumhoff, P.C.; Reeve, H.K. 1994. Using phylogenies to test hypotheses of adaptation. *Evolution* 48: 172-180

- Futuyma, D.J. 1986. The role of behavior in host-associated divergence in herbivorous insects. In: Huettel, M.D. (ed.) - *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behaviour*. Plenum Press, NY, USA
- Futuyma, D.J.; McCafferty, S.S. 1990. Phylogeny and the evolution of host plant associations in the leaf beetle genus *Ophraella* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Evolution* 44:1885-1913
- Futuyma, D.J.; Keese, M.C.; Schefer, S.J. 1993. Genetic constraints and the phylogeny of insect-plant associations: responses of *Ophraella communa* (Coleoptera, Chrysomelidae) to host plants of its congeners. *Evolution* 47: 888-905
- Hare, J.D.; Kennedy, G.G. 1986. Genetic variation in plant-insect associations: survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. *Evolution* 40: 1031-1043
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612
- Jeanike, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273
- Jermyn, T. 1984. Evolution of the insect/host plant relationship. *American Naturalist* 124: 609-630
- Maynard-Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, Oxford,
- Mitter, C.; Farrell, B.; Wiegmann, B. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist* 132: 107-128
- Mitter, C.; Futuyma, D.J. 1983. An evolutionary-genetic view of host plant utilization by insects. In: Denno, R.F.; McClure, M.S. (eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York,
- Morgante, J.S.; Malavasi, A.; Bush, G.L. 1980. Biochemical systematics and evolutionary relationships of Neotropical *Anastrepha*. *Annals of the Entomological Society of America* 73: 622-630
- Norrbom, A. L.; Kim, L.C. 1988. A list of the reported host plants of the species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). USDA, APHIS 88-52

- Powers, D.A.; Laverman, T.; Crawford, D.; DiMichele, L. 1991. Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. *Annual Review of Genetics* 25: 629-659
- Prado, P.I.K.L.; Lewinsohn, T.M. 1994. Genus *Tomoplaga* (Diptera, Tephritidae) in the Serra do Cipó, MG, Brazil: host ranges and notes of taxonomic interest. *Revista Brasileira de Entomologia* 38: 669-680
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton Univ. Press, Princeton
- Prokopy, R.J.; Diehl, S.R.; Cooley, S. 1988. Behavioral evidence for host races in *Rhagoletis pomonella* flies. *Oecologia (Berlin)* 76: 138-147
- Roininen, H.; Tahvanainen, J. 1989. Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies. *Ecology* 70: 129-136
- Roininen, H.; Vuorinen, J.; Tahvanainen, J.; Julkunen-Tiitto, R. 1993. Host preference and allozyme differentiation in shoot galling fly *Euura atra*. *Evolution* 47: 300-308
- Selivon, D. 1991. Alguns aspectos do comportamento de *Anastrepha striata* (Schiner) e *A. bistrigata* (Bezzi) (Diptera: Tephritidae). Dissertação de Mestrado. Depto. de Biologia, IBUSP
- Selivon, D. 1996. Estudo sobre a diferenciação populacional em *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Tese de Doutorado, Depto. de Biologia, IBUSP
- Solferini, V.N.; Morgante, J.S. 1987. Karyotype study of eight species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Caryologia* 40: 229-241
- Solferini, V.N.; Morgante, J.S. 1990. X1X1X2X2: X1X2Y mechanism of sex determination in *Anastrepha bistrigata* and *A. serpentina* (Diptera: Tephritidae). *Revista Brasileira de Genética* 13: 201-208
- Singer, M.C.; Ng, D.; Vasco, D.; Thomas, C.D. 1992. Rapidly evolving associations among oviposition preferences fail to constrain evolution of insect diet. *American Naturalist* 139: 9-20
- Sokal, R.R. 1986. Phenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 423-442
- Thompson, J.N. 1989. Concepts of Coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 179-183

- Thompson, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago
- Via, S. 1986. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. *Evolution* 40: 778-785
- Waring, G.L.; Abrahamson, W.G.; Howard, D.J. 1990. Genetic differentiation among host-associated populations of the gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Evolution* 44: 1648-1655
- Wiklund, C. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia (Berlin)* 18: 185-197

**Endereço:**

VERA SOLFERINI

Departamento de Genética, IB-Unicamp

CP. 6109 - Campinas - SP, Brasil

CEP 13083-970

e-mail: vsolferini@unicamp.br