



# Respuestas inmunológicas de las plantas frente al ataque de insectos

Jorge A Zavala  
Investigador del Conicet

Las plantas se defienden de sus consumidores a través de complejos mecanismos que incluyen pelos urticantes, espinas, compuestos tóxicos para los atacantes o bien compuestos atrayentes para sus depredadores. La comprensión de los procesos moleculares que subyacen en estas respuestas defensivas develan algunos de los misterios acerca de la íntima relación que une a plantas y herbívoros.

Los insectos que se alimentan de plantas generalmente reducen el rendimiento de los cultivos. Por su parte, las plantas no actúan como víctimas indefensas, sino que responden a la agresión produciendo compuestos tóxicos o proteínas que suelen detener o reducir el ataque de los insectos. Esta respuesta inmunológica comienza con el reconocimiento, por parte de la planta, de las secreciones bucales de los insectos y de los daños celulares que ellos producen y se transmiten dentro de la planta en una serie de procesos que le otorga cierta resistencia contra los insectos. El entendimiento detallado del funcionamiento del sistema inmunológico de las plantas frente al ataque de insectos abre nuevas perspectivas para la protección y el mejoramiento genético de los cultivos.

Existen muchas razones por las que las interacciones entre plantas e insectos han recibido una atención creciente por parte de biólogos y agrónomos. Los insectos herbívoros están unidos a las plantas en una intrincada relación: los primeros dependen de las plantas para sobrevivir y, a su vez, muchas plantas dependen de los insectos para procesos cruciales para su supervivencia, tales como la polinización. Esta interacción fue expuesta y resaltada por Paul Ehrlich y Peter Raven en un trabajo que propone que la interacción planta-herbívoro ha generado la mayor diversidad de la vida terrestre, y también sugiere que, debido a esta interacción, los insectos se adaptaron a vivir de las plantas y las plantas a vivir con los insectos, un proceso conocido como *coevolución*.

Como consecuencia del proceso de coevolución, las plantas pueden tolerar el ataque de los insectos, y los insectos pueden alimentarse de las plantas a pesar de sus mecanismos de defensa. Sin embargo, algunas plantas son

más preferidas como alimento que otras; así, es posible observar, por ejemplo, que mientras muchos insectos se alimentan de plantas de lechuga, muy pocos se alimentan de plantas de algodón. Estas diferencias en preferencias se deben a que algunas plantas producen compuestos químicos que son tóxicos para los insectos y que, por lo tanto, afectan su calidad como alimento. Sin embargo, muchos insectos se han adaptado a alimentarse de plantas que producen toxinas como defensa. Por ejemplo, las larvas de *Manduca sexta* se alimentan de hojas de tabaco a pesar del alto contenido de nicotina de esta especie. Estas larvas pueden detoxificar su cuerpo de nicotina y evitar el efecto neurotóxico de este alcaloide, que detiene el ataque de la mayoría de los herbívoros. Esta especialización de algunos insectos en ciertas especies tiene un costo de oportunidad importante, ya que se alimentan de un número reducido de especies. Por otro lado, las especies de insectos generalistas se pueden alimentar de un rango mucho mayor de especies pero su tolerancia a las defensas que estas producen es mucho menor que la de los especialistas.

Es interesante notar que la especialización de los insectos herbívoros a cierto tipo de alimento constituye más la regla que la excepción. Menos del 10% de los insectos herbívoros se alimenta a partir de más de tres familias de plantas. En el otro extremo, los especialistas son más frecuentes en hábitats naturales. Por ejemplo, en Inglaterra, de un censo de 5000 especies de insectos herbívoros, más del 80% eran especialistas. Debido a que el ataque de insectos disminuye la producción de semillas, y de esta manera su progenie, los individuos con mayores niveles de defensa resultan más exitosos porque producen más semillas y dejan proporcionalmente más hijos en la siguiente generación con respecto a los individuos con menores niveles de defensa. A su vez, mayores defensas en plantas aumentan la presión de selección hacia los insectos más tolerantes a estos compuestos tóxicos. De esta manera el proceso de coevolución produce una *carrera armamentista* entre las plantas (aumentan sus defensas contra insectos herbívoros) y los insectos (aumentan su tolerancia a las defensas de las plantas).

## Tipos de defensa

Las defensas de las plantas pueden ser constitutivas, cuando se encuentran activas todo el tiempo, o inducidas, cuando aumentan solo luego de un ataque. Las defensas constitutivas incluyen desde pelos glandulares (trichomas) y espinas hasta compuestos químicos repelentes, antinutritivos o toxinas. Sin embargo, cuando las plantas no son atacadas por herbívoros, invertir en defensas puede resultar costoso, ya que los recursos empleados en defensas de este tipo podrían ser utilizados para otras funciones vitales como el crecimiento y la reproducción.

En cambio, muchas plantas invierten recursos en la producción de compuestos de defensa solo cuando perciben el ataque de los insectos herbívoros, por lo que permiten una mayor eficiencia en la utilización de recursos.

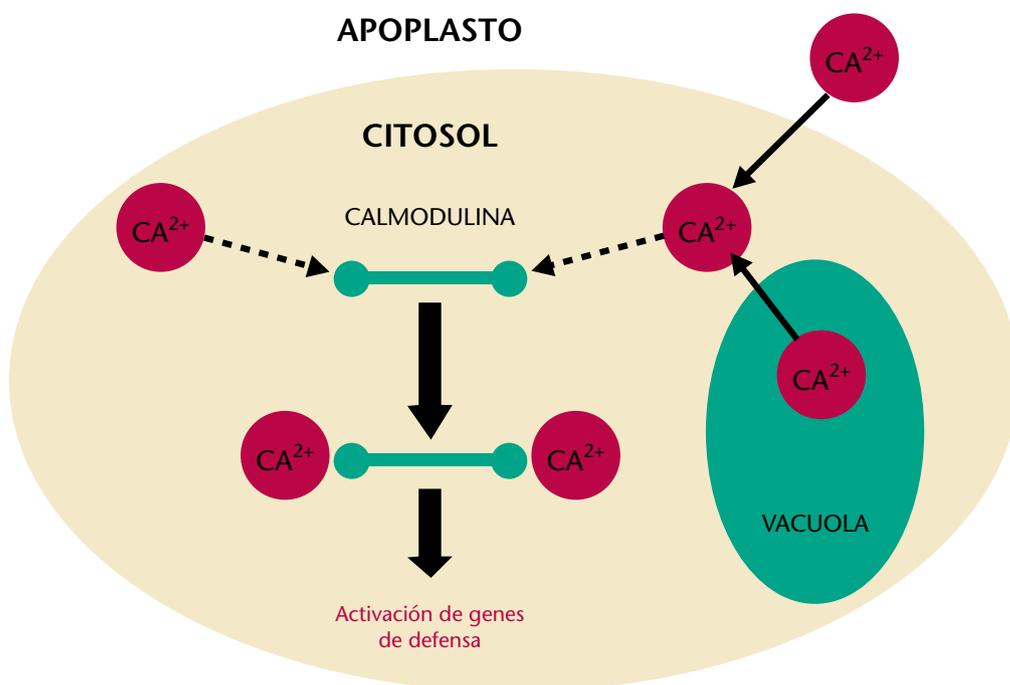
El daño producido por larvas de *Manduca sexta* en el tabaco aumenta más de cuatro veces la concentración de nicotina. Además, el ataque de insectos no solamente induce la acumulación de toxinas en las plantas (defensas directas), sino que también induce la producción de compuestos volátiles (defensas indirectas) que, si bien no afectan directamente a los atacantes, atraen insectos que los parasitan o los depredan. Por ejemplo, las plantas de *Brassica oleracea* (col silvestre) responden al ataque de larvas de *Plutella xylostella* (polilla de las coles) produciendo compuestos volátiles que atraen a parasitoides que se alimentan de estas larvas. Dicho de otro modo, las defensas indirectas son la segunda línea de defensa de las plantas contra los insectos herbívoros.

## Reconocimiento y respuesta temprana de las plantas al ataque

Conocemos relativamente poco sobre los eventos moleculares que inician y permiten el proceso de reconocimiento del ataque de insectos en plantas. El hecho de que las plantas activan varios compuestos de defensa como respuesta al daño mecánico indica que el daño celular cumple una función importante en la percepción del ataque. El concepto de respuesta a un trauma o daño que activa defensas tiene su analogía en los vertebrados que disparan señales de peligro e inducen la activación del sistema inmunológico. En animales, la síntesis de

prostaglandinas es originada a partir del ácido araquidónico, proceso relacionado con el dolor y las respuestas inflamatorias al daño de tejidos. Sorprendentemente, en plantas, las respuestas al daño celular están reguladas por una hormona de estructura química muy similar al ácido araquidónico, el ácido jasmónico. Esta hormona vegetal está relacionada con señales químicas (jasmonatos) que inducen defensas en las plantas como respuesta al ataque de insectos.

La primera pregunta que surge es cómo las plantas diferencian el daño mecánico producido por el viento —u otro factor abiótico— del daño producido por insectos. Las plantas deben diferenciar estos dos tipos de daño mencionados para lograr utilizar los recursos invertidos en defensa solo cuando es necesario. Aunque cualquier tipo de daño induce la transcripción de genes relacionados con la reparación celular, la producción de compuestos de defensa beneficia a las plantas solo en condiciones de daño por herbivoría. Por ejemplo, experimentos que evalúan la expresión de muchos genes al mismo tiempo, muestran que, aunque existe una superposición en el patrón de expresión de genes entre ambos tipos de daño, ciertos genes solo se expresan cuando el daño lo produce un herbívoro. Algunos estudios en árboles y en plantas herbáceas mostraron que las plantas dañadas mecánicamente tienen patrones de expresión genética diferentes de aquellas a las que se les agregaron secreciones bucales de los insectos en las heridas producidas por el daño mecánico, lo que indica que las plantas identifican el ataque de insectos a través de sus secreciones bucales, y que los compuestos químicos en la saliva de los insectos aumentan la producción de compuestos tóxicos en las plantas atacadas.



**Figura 1.** Activación de las moléculas de calmodulina por iones calcio ( $Ca^{2+}$ ). El  $Ca^{2+}$  es producido en los tejidos vegetales como respuesta a estreses bióticos. Estos iones provienen del apoplasto o de las vacuolas y se acumulan en el citoplasma de las células de hojas dañadas, activando moléculas de calmodulina y otras proteínas sensibles al  $Ca^{2+}$ . La activación de la calmodulina induce la activación de pasos metabólicos y transcripción de genes relacionados con las defensas de las plantas.

Recientemente se ha estudiado que la saliva de los insectos o los fluidos secretados durante la puesta de huevos serían posibles transportadores de compuestos que activan el sistema inmunológico de las plantas atacadas. La saliva de larvas de la oruga militar (*Spodoptera exigua*) contiene un compuesto llamado volicitina que induce la producción de defensas en plantas de maíz. Algo similar ocurre con las larvas de *Manduca sexta*, que contienen compuestos similares a los *Spodoptera exigua* en su saliva e inducen la producción de nicotina y proteínas de defensa en plantas de tabaco. Las plantas también pueden responder a otro tipo de secreciones de los insectos, como los fluidos relacionados con la oviposición, que les permitiría aumentar sus defensas anticipadamente. Aparentemente, la membrana de las células de las hojas posee un receptor para estos compuestos que le permite a la planta percibir el ataque de los insectos y, así, activar sus defensas.

Los iones de calcio han sido identificados como posibles mensajeros celulares frente a la repuesta a estreses abióticos y bióticos, como la deshidratación y el daño por insectos. Estos iones se acumulan dentro de las células dañadas y activan moléculas de calmodulina y otras proteínas sensibles al calcio, induciendo la activación de pasos metabólicos y la transcripción de genes relacionados con las defensas (figura 1). El daño celular en hojas de *Phaseolus lunatus* (una especie de poroto) producido por larvas de *Spodoptera litoralis* (oruga militar) aumenta la cantidad de calcio que activa la calmodulina, compuesto que se une a proteínas del núcleo celular para activar la expresión de genes de defensa (figura 2). Es interesante destacar que este proceso se desactiva cuando se neutraliza la actividad del calcio, lo que demuestra su importancia como señal en el reconocimiento del ataque y en la activación de las primeras defensas de la planta.

## Los jasmonatos como reguladores de la respuesta al ataque

Actualmente existe una abundante evidencia acerca de la importancia que tienen los jasmonatos en la regulación de las respuestas de las plantas frente al ataque de insectos. Experimentos en laboratorio y a campo con plantas incapaces de expresar genes relacionados con la acumulación de ácido jasmónico (mutantes) muestran una alta susceptibilidad al ataque de insectos. Además, se ha observado que los pasos metabólicos relacionados con los jasmonatos tienen un papel dominante en la regulación de la expresión génica como respuesta a la herbivoría. Los jasmonatos están involucrados en el incremento de varias defensas tales como la resistencia al ataque de pulgones, el desarrollo de tricomas en las hojas y el aumento de la producción de defensas químicas directas e indirectas ya comentadas.

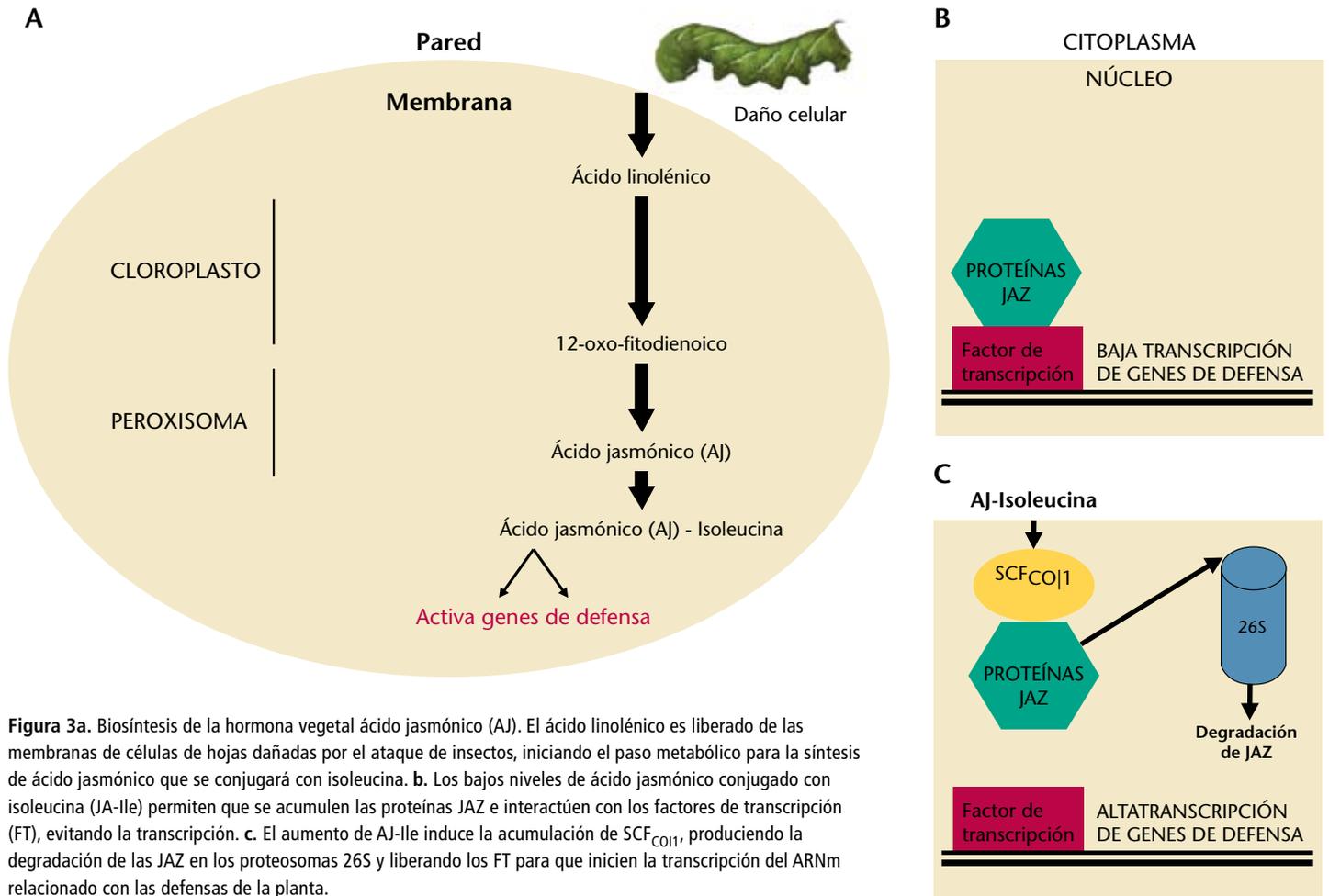
Tanto el daño mecánico como el producido por el



**Figura 2.** El daño celular en hojas de *Phaseolus lunatus* producido por larvas de *Spodoptera litoralis* (oruga militar) induce la síntesis de compuestos de defensa debido a que aumenta la cantidad de  $\text{Ca}^{2+}$  en el citosol, activando la calmodulina.

ataque de insectos incrementan la acumulación de ácido jasmónico en las células en menos de treinta minutos. La síntesis de jasmonatos se produce en plantas a partir de un compuesto llamado ácido linolénico, que se desprende de la pared celular dañada mecánicamente o por el ataque de insectos. De esta forma, el ácido linolénico inicia la producción de ácido jasmónico a través de la denominada ruta de los octadecanoides. La ruta de biosíntesis de los jasmonatos es compleja, no solo por el número y tipo de procesos involucrados sino también porque ocurre en distintos lugares de la célula (figura 3a).

Una vez que el ácido jasmónico es sintetizado en el peroxisoma debe ser transportado al citoplasma, donde activa el sistema de degradación de proteínas, que funciona como activador de los genes de defensa. La estricta necesidad del ácido jasmónico para la síntesis de compuestos de defensa fue probada por medio de la utilización de plantas mutantes incapaces de producir este compuesto y que demostraron estar indefensas frente al ataque de insectos. Sin embargo, este compuesto debe unirse al aminoácido isoleucina para ser activado y po-



**Figura 4a.** Plantas de *Arabidopsis thaliana* atacadas por larvas de lepidóptero, *Pieris rapae* y *Spodoptera littoralis*, y trips, *Frankliniella occidentalis*. **b.** Pulgones *Myzus persicae* y mosca blanca *Bemisia tabaci*. El ataque de distintas especies de insectos indujo diferentes patrones de respuesta de la planta.

der actuar (figura 3a). El conjugado de ambos compuestos es requerido por muchas especies de plantas para activar sus defensas, tal como el caso de las plantas de tabaco para defenderse del ataque de larvas de *Manduca sexta*.

Los nuevos descubrimientos sobre el mecanismo de acción del ácido jasmónico sugieren que, en plantas sanas, niveles bajos del complejo formado por la unión del ácido jasmónico y la isoleucina permiten que se acumule un grupo de proteínas denominadas JAZ. Las proteínas JAZ reprimen la transcripción del ARN mensajero, responsable de la síntesis de compuestos de defensa o bien de proteínas involucradas en la síntesis de estos compuestos (figura 3b). Sin embargo, la disrupción de los tejidos vegetales por el ataque de insectos aumenta la producción del complejo ácido jasmónico-isoleucina que, a su vez, activa el sistema de degradación de proteínas, que se ocupa de destruir las proteínas que ya perdieron su función (por ejemplo, las JAZ). Debido a que la proteína JAZ es en-

viada a un proteosoma para ser destruida, el factor de transcripción es liberado y se desreprime la expresión de los genes de defensa (figura 3c). Es importante destacar que el daño celular también induce la transcripción de los genes *JAZ*, con la consecuente acumulación de la proteína *JAZ* y el bloqueo de la expresión de los genes relacionados con la defensa. De esta manera, una vez que el ataque ha cesado, la rápida resíntesis de los represores *JAZ* asegura un control de la producción de compuestos de defensa, que son costosos para la planta.

El mayor entendimiento logrado en el control de expresión de los genes de defensa plantea la pregunta sobre si las plantas tienen respuestas específicas al ataque de diferentes especies de insectos. Sorprendentemente, la planta puede diferenciar el tipo de insecto que se alimenta de ella: cuanto más difiere la forma en que se alimentan distintos tipos de insecto, mayor es la diferencia en los patrones de expresión de genes de defensa. Por ejemplo, una serie de estudios en plantas de *Arabidopsis thaliana* atacadas por larvas de dos especies, una especialista y otra generalista, mostraron patrones similares de respuesta en la expresión de genes relacionados con la defensa. En cambio, el ataque de trips, que rompe las paredes celulares de la superficie de las hojas, y el de larvas que se alimentan de toda la hoja indujeron patrones distintos (figura 4a).

Además, las plantas pueden percibir el ataque de insectos que prácticamente no producen daño celular. El ataque por áfidos como los pulgones, que se alimentan a partir del floema (vasos por los que circulan muchas sustancias nutritivas dentro de la planta) con un daño mínimo a la planta, tiene un patrón de respuesta de expresión de genes relacionados con jasmonatos y con ácido salicílico, respuesta considerada intermedia entre enfermedades y el ataque de insectos (figura 4b). Las respuestas a enfermedades están mayormente reguladas por la hormona ácido salicílico y, en general, se lo considera antagónico al ácido jasmónico. El caso más extremo es el ataque de la mosca blanca (*Bemisia tabaci*), que prácticamente no daña el tejido de las plantas, y produce respuestas similares a las enfermedades; en algunos casos, hasta inhibe la producción de ácido jasmónico (figura 4b).

## Defensas directas

Una de las defensas contra insectos reguladas por el ácido jasmónico es la de los inhibidores de las proteasas digestivas. Estas proteínas inhibidoras, al ser ingeridas por los insectos, inhiben la actividad de las enzimas (proteasas) encargadas de digerir las proteínas y disminuyen la asimilación de aminoácidos por parte del insecto. Los efectos de defensa de los inhibidores de proteasas en el sistema *Manduca sexta-Nicotiana attenuata* es uno de los más estudiados en la interacción planta-insecto (figura 5). Utilizando

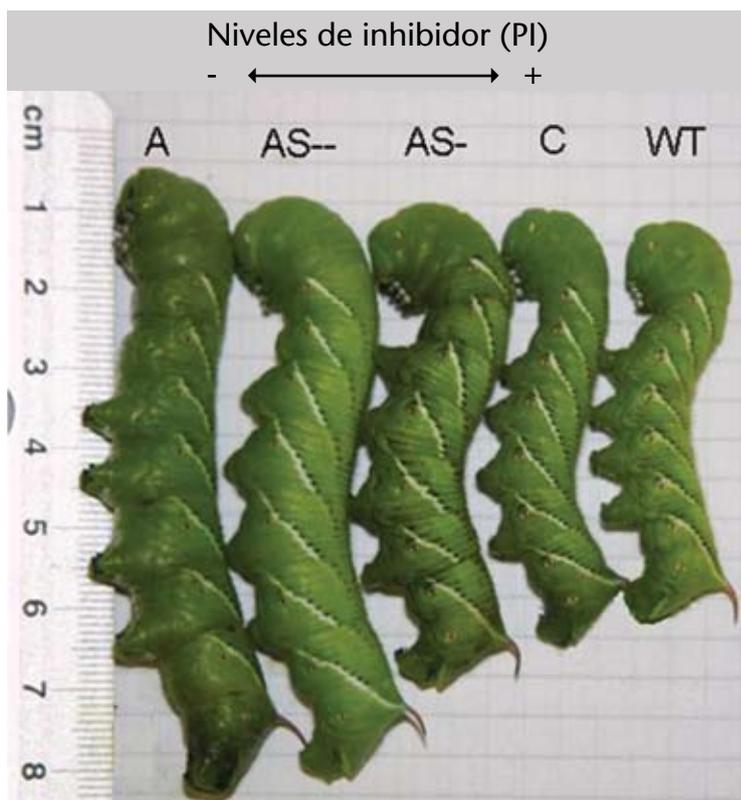


*Manduca sexta*

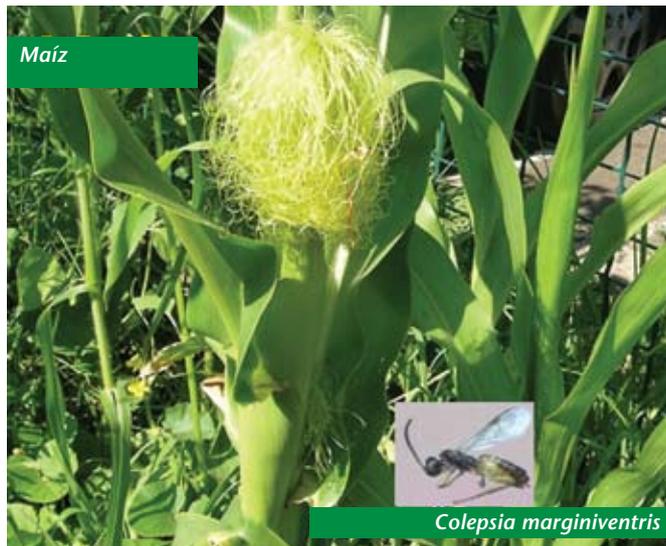
**Figura 5.** Planta de *Nicotiana attenuata* (tabaco silvestre) atacada por larvas de *Manduca sexta*. *N. attenuata* es nativa del desierto de Utah en el sudeste de los Estados Unidos. Debido a que *M. sexta* está adaptada a alimentarse de plantas de *N. attenuata* puede detoxificar la nicotina que produce esta planta como defensa contra herbívoros. *Geocoris pallens* (insecto carnívoro) alimentándose de larvas pequeñas de *M. sexta* que se alimentaban de *N. attenuata* (panel inferior izquierdo).



*Geocoris pallens*



**Figura 6.** Larvas de *Manduca sexta* alimentadas sobre plantas con altos y bajos niveles de inhibidores de proteasas. Las larvas alimentadas con altos niveles de inhibidores tuvieron menor tamaño. Las plantas de *N. attenuata* fueron transformadas genéticamente para que aumenten o disminuyan la producción de inhibidores de proteasas en las hojas.



**Figura 7.** Frente al ataque de larvas de *Spodoptera litoralis*, la planta de maíz emite volátiles que atraen las avispas parasitoides, *Cotesia marginiventris*. Las avispas parasitoides oviponen sobre las larvas *S. litoralis*. Larva de *Manduca sexta* parasitada por larvas del parasitoide *Cotesia*.

plantas de *N. attenuata* transformadas genéticamente para que no produzcan inhibidores de proteasas, se demostró que afectan la supervivencia, la tasa de crecimiento y la fecundidad de las larvas (figura 6). El menor crecimiento de las larvas las mantiene en una talla apetecible para los predadores naturales como *Geocoris pallens*, insecto carnívoro que se alimenta de larvas pequeñas de *M. sexta* (figura 5). Sorprendentemente, los diferentes niveles de inhibidores de proteasas de la planta no solo producen cambios bioquímicos en el intestino del insecto para compensar la inhibición de las enzimas, sino que también afectan el comportamiento de las larvas. En un estudio en laboratorio se observó que las larvas alimentadas en plantas con altos niveles de inhibidores se movían hasta dos días antes desde el lugar de oviposición —en la parte inferior de la planta, con menor calidad de alimento— a la parte superior, para alimentarse de las hojas de mejor calidad, con mayores niveles de proteína y menores de inhibidores. Las larvas podían identificar las hojas con mayores niveles de inhibidores de proteasas y moverse dentro de la planta para alimentarse de hojas de mayor calidad, evitando el efecto inhibitorio de estos compuestos defensivos.

Debido a que los inhibidores de proteasas disminuyen la digestibilidad de las proteínas foliares, en general las larvas tienden a compensar la disminución de la asimilación de aminoácidos aumentando el consumo de área foliar. Sin embargo, experimentos con plantas de tabaco transgénicas que no producían nicotina o inhibidores de proteasas mostraron que las larvas no aumentan el consumo de área foliar para compensar los altos niveles de inhibidores de proteasas de las plantas. Aparentemente, la nicotina les impide aumentar el consumo de área foliar porque superarían el umbral de detoxificación de nicotina tolerado por estos insectos (figura 5). Estos estudios muestran no solo que los insectos tienen diferentes estrategias para tolerar las defensas de las plantas, sino que las plantas no dependen de un compuesto específico

para defenderse del ataque de herbívoros sino de varios compuestos y de su interacción para tener un efecto eficiente y efectivo contra los herbívoros.

## Defensas indirectas (volátiles) Atracción de enemigos naturales

Frente al ataque de insectos las plantas responden produciendo compuestos volátiles, como los monoterpenos o sesquiterpenos, que atraen a insectos carnívoros o parasitoides que se alimentan de las larvas que dañaron las hojas. Es interesante destacar que el ácido jasmónico regula la activación no solo de las defensas directas, ya mencionadas, sino también las indirectas (volátiles), coordinando la defensa contra los insectos herbívoros. Tanto los insectos carnívoros como los parasitoides tienen receptores que pueden detectar los diferentes compuestos volátiles que emiten las plantas. La atracción de avispas parasitoides por compuestos volátiles de plantas es un fenómeno bastante conocido y muy bien estudiado en el maíz. Este responde al daño producido por larvas de lepidópteros *Spodoptera litoralis* emitiendo volátiles específicos que atraen al parasitoide *Cotesia*, que ovipone sobre estas larvas. Las larvas nacidas de estos huevos se alimentan de la larva de *S. litoralis* parasitándola (figura 7). La especificidad de esta interacción fue muy bien demostrada en plantas de *Arabidopsis thaliana* transgénicas, que fueron transformadas por ingeniería genética para expresar la enzima de maíz terpenosintetasa. Esta transformación genética permitió expresar y producir compuestos volátiles terpenoides de maíz en *A. thaliana*. Hembras de avispas del parasitoide *Cotesia marginiventris*, que ya habían aprendido a reconocer las señales producidas por su presa en maíz, fueron atraídas por los nuevos volátiles producidos por las plantas transformadas de *A. thaliana*.

Debido a que las plantas de *A. thaliana* no producen naturalmente estos compuestos volátiles, este experimento demuestra que la inducción de un gen puede provocar la producción de defensas indirectas. El efecto combinado de las defensas indirectas con las defensas directas puede brindar a las plantas una protección contra los insectos más efectiva y duradera en los diferentes ecosistemas.

## Perspectivas

En los ambientes naturales las plantas se encuentran bajo el efecto de una fuerte selección, que optimiza la utilización de defensas directas e indirectas, como las defensas químicas y los enemigos naturales de los insectos herbívoros. Las diferentes interacciones entre plantas e insectos les permitieron a las plantas crear un mecanismo de defensa frente al ataque de insectos, y muchos insectos debieron buscar especies de plantas alternativas para alimentarse. La efectividad de las defensas químicas de las plantas sugiere que muchos insectos fitófagos pueden morir de hambre en un mar de hojas verdes. La noción de que las plantas tienen defensas naturales contra el ataque de insectos fitófagos llevó a realizar cruzamientos entre variedades de cultivos de alto rendimiento con variedades resistentes al ataque de insectos, para lograr nuevas variedades que conservaran los altos rendimientos pero que a la vez fueran resistentes a insectos plaga. Recientemente, con el desarrollo de la biología molecular, se desarrollaron los cultivos transgénicos, que tienen el mismo propósito que los cruzamientos tradicionales, pero con la posibilidad de incorporar un gen específico que genere resistencia contra insectos en una sola generación.

La utilización de cultivos transgénicos (plantas transformadas genéticamente para cambiar la expresión de algunos genes) que expresan nuevas defensas contra el ataque de insectos, como los que expresan la toxina de la bacteria *Bacillus thuringiensis*, ha tenido un gran éxito en la agricultura moderna. Sin embargo, debido a la fuerte selección que estos cultivos provocan sobre la población de

insectos susceptibles a la toxina, la población de insectos resistentes es cada vez mayor, con la consecuente pérdida de efectividad de la resistencia adquirida por estos cultivos. También existen ejemplos de plantas que han sido transformadas genéticamente para sobreexpresar algunas de sus defensas naturales contra insectos y adquirir resistencia al ataque de herbívoros. Sin embargo, posiblemente en el corto o en el mediano plazo las sucesivas generaciones de insectos lograrán alimentarse de estas plantas y evitar las defensas. Se ha intentado resolver un problema complejo, como la resistencia de las plantas al ataque de insectos, en el que están involucrados varios factores y genes de la planta, modificando la expresión de un gen.

Para estudiar las interacciones de las plantas con los insectos hace falta un enfoque ecológico-molecular, que requiere tanto una visión reduccionista sofisticada a nivel de la expresión génica, como un igualmente sofisticado entendimiento del funcionamiento del agroecosistema. Como muestran los ejemplos de interacciones planta-insecto presentados, las plantas tienen distintas estrategias de defensa, que deben funcionar en conjunto para ser efectivas contra los herbívoros y evitar que estos se adapten rápidamente a tolerar sus defensas. El mecanismo de regulación de defensas de los jasmonatos es un mecanismo conservado evolutivamente en distintas especies de plantas, que regula las defensas directas y las indirectas. Además, este sistema de regulación puede discriminar entre distintos tipos de insectos, respondiendo con la producción de defensas químicas específicas. El entendimiento detallado de los mecanismos moleculares que subyacen en la coevolución entre plantas e insectos nos permitirá manipular esta interacción e incrementar la resistencia de las plantas cultivadas contra el ataque de insectos. Aunque el presente trabajo muestra que recién se comienzan a conocer las complejas interacciones de señales celulares que participan en el sistema de defensa de las plantas contra el ataque de herbívoros, el desarrollo y la aplicación de este conocimiento a la agricultura permitirá lograr un nuevo enfoque para la protección y el mejoramiento de cultivos. **CH**

### LECTURAS SUGERIDAS

**AAVV**, 2009, *Darwin hoy: el origen de las especies después de un siglo y medio*, número temático de *Ciencia Hoy*, 19,113, octubre-noviembre.

**EHRlich PR & RAVEN PH**, 1964, 'Butterflies and plants; a study in coevolution', *Evolution*, vol. 18, N° 4, pp. 586-608.

**KARBAN R & BALDWIN IT**, 1997, *Induced responses to herbivory*, Chicago University Press.

**SCHOONHOVEN LM, VAN LOON JJA & DICKE M**, 2005, *Insect-Plant Biology*, Oxford University Press.

**ZAVALA JA, PATANKAR AP, GASE K, HUI D & BALDWIN IT**, 2004, 'Manipulation of endogenous trypsin proteinase inhibitor production in *Nicotiana attenuata* demonstrates their function as anti-herbivore defenses', *Plant Physiology*, 134, pp. 1181-1190.



#### Jorge Zavala

Doctor rerum naturalis, Max Planck Institut für chemische Ökologie, Jena.

Profesor adjunto, Facultad de Ciencias Agrarias, UCA.  
Jefe de trabajos prácticos, Facultad de Agronomía, UBA.  
Investigador adjunto del Conicet.  
zavala@agro.uba.ar