

# Predicción de la distribución continental de insectos a partir de la fisiología de las especies

J. Régnière

*Para predecir la amplitud potencial de las zonas de distribución geográfica de las especies de insectos y su comportamiento en condiciones climáticas cambiantes, es fundamental conocer las respuestas del desarrollo de la especie a los factores climáticos clave, y en especial a la temperatura.*

Existen cada vez mayores indicios de que la distribución de los insectos está cambiando según pautas sin precedentes. Las alteraciones climáticas terrestres están proporcionando a las especies de insectos móviles un siempre mayor número de hábitats hospitalarios, y la intensificación de los intercambios comerciales mundiales ha aumentado las oportunidades de las especies móviles de colonizar nuevos hábitats.

Este artículo describe las repercusiones potenciales del cambio climático en las especies de insectos de bosque y presenta un enfoque para predecir la distribución de dichas especies basado en respuestas fisiológicas conocidas a algunos factores climáticos específicos. La modelación se cimienta principalmente en las respuestas de desarrollo, ya que éstas permiten determinar en qué climas el insecto consigue adoptar características estacionales estables y adaptativas. En los modelos también se pueden tomar en consideración otras influencias climáticas tales como la criotolerancia. Se ofrecen tres ejemplos sacados de América del Norte: el tórtrix de las yemas de la picea nativa (*Choristoneura fumiferana*); la lagarta peluda de los encinares (*Lymantria dispar*), una especie introducida invasiva; y el escarabajo del pino de montaña nativo (*Dendroctonus ponderosae*).

Con arreglo a estos estudios se predice que las zonas de distribución de la mayor parte de las especies de insectos tenderán a desplazarse hacia los polos y hacia lugares de elevación más alta en conformidad con los cambios climáticos pronosticados, y que serán las regiones templadas las que sufrirán el grueso de las consecuencias de estas alteraciones. Según las especies o el punto de vista adoptado, los cambios en la distribución pueden tener repercusiones positivas o negativas; sin embargo,

los modelos indican que un mundo más cálido no necesariamente será un mundo con plagas más abundantes.

## IMPACTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS INSECTOS DE BOSQUE

Los insectos constituyen las formas de vida animal más diversificadas de los ecosistemas terrestres. La mayor parte de las especies son inocuas y representan un componente esencial de los ecosistemas naturales. Como los insectos son individuos de sangre fría, el ritmo de los procesos fisiológicos principales de su ciclo biológico está determinado por las condiciones del medio ambiente, y en especial modo por la temperatura y las precipitaciones. Los insectos tienen por lo general períodos de generación breves, elevada fecundidad y elevada motilidad (ya sea autónoma o secundada por el viento, los animales o el ser humano). Es necesario examinar los

**Lagarta peluda de los encinares (*Lymantria dispar*): los modelos de estacionalidad predicen que esta plaga introducida en América del Norte se expandirá en el futuro hacia el norte y el oeste y que llegará a Canadá, donde podría representar una amenaza para importantes recursos forestales de frondosas**



J.H. GHEINTJUS FOREST SERVICE/BLOWWOOD.ORG

Jacques Régnière trabaja en Recursos Naturales Canadá, Servicio Forestal Canadiense, Estación de Sainte-Foy, Quebec (Canadá).

efectos (reseñados por Moore y Allard, 2008) del cambio climático en los insectos de bosque en el contexto de la intensificación de los intercambios comerciales internacionales y los patrones cambiantes del uso de la tierra.

Los registros fósiles parecieran indicar que los episodios anteriores de calentamiento mundial rápido condujeron a los insectos a adoptar una alimentación más marcadamente herbívora (Currano *et al.*, 2008). Análogamente, en la actualidad, por ejemplo en los bosques de abedules de Europa septentrional (Wolf, Kozlov y Callaghan, 2008), los índices de alimentación herbívora en insectos han ido en aumento (DeLucia *et al.*, 2008). Entre las razones que explican este fenómeno está la debilitación de los mecanismos de defensa de las plantas y unos valores más elevados de fitonutrientes en presencia de mayores cantidades de CO<sub>2</sub> y O<sub>3</sub> (Kopper y Lindroth, 2003), y la alteración del sincronismo estacional entre plantas, insectos herbívoros y sus enemigos naturales (van Asch y Visser, 2007; Stireman *et al.*, 2005).

Muchos insectos demuestran sensibilidad a los fenómenos climáticos extremos (sequías, olas de calor, períodos de mucho frío). Los ambientes tropicales que hoy albergan a la mayor parte de la biodiversidad de la Tierra podrían muy bien terminar calentándose, secándose o fragmentándose demasiado a consecuencia del cambio climático y la deforestación y no permitir ya la existencia de muchas especies de insectos (Williams, Bolitho y Fox, 2003). Especialmente en zonas tropicales, corren un gran riesgo de extinción las especies que ostentan una interacción huésped-planta muy evolucionada o que viven en microhábitats (Lewis, 2006).

### Formas cambiantes de distribución

Como las regiones templadas y subárticas se están convirtiendo en lugares de clima cada vez más hospitalario para las especies vegetales y de insectos, el comportamiento de las especies indígenas y el riesgo de invasión por especies exógenas –factores éstos que podrían desarticular las funciones normales del ecosistema– se han convertido en motivo de preocupación. En respuesta a los recientes cambios climáticos, muchas especies de insectos de zonas templadas han modificado sus zonas de distribución; por ejemplo, la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en Europa (Battisti *et al.*, 2006), la falena invernal (*Operophtera brumata*) y la falena otoñal (*Epirrita autumnata*) en Escandinavia (Jepsen *et al.*, 2008) y el gorgojo de los pinos del Sur (*Dendroctonus frontalis*) en América del Norte (Tran *et al.*, 2007). Algunas especies cuya distribución tradicional se encontraba contenida por accidentes geográficos, como cadenas de montañas o grandes cuerpos de agua, han podido ahora superar dichas barreras y ampliar repentinamente su ámbito de presencia. Por ejemplo, el aumento de los movimientos de las masas de aire cálido hacia latitudes elevadas ha sido la causa de que últimamente a las islas noruegas de Svalbard en el océano Ártico llegase la polilla de la col (*Plutella xylostella*), superando en 800 km el límite septentrional de su zona normal de distribución en el oeste de la Federación de Rusia (Coulson *et al.*, 2002).

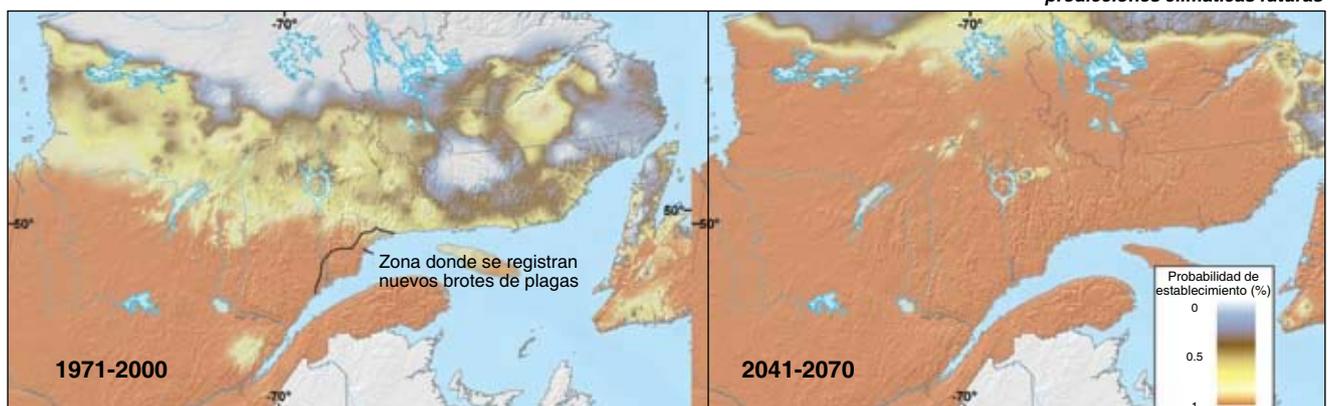
El destino de las especies específicas de insectos depende de su grado de especialización (rango de hospedantes y de hábitat), de su motilidad y de factores que condicionan su distribución. La abundancia de las especies específicas de mariposas está disminuyendo en el Reino

Unido, mientras que las especies genéricas están aumentando (Thomas, 2005; Franco *et al.*, 2006). La riqueza de especies de insectos está en aumento en las zonas frías del globo (Andrew y Hughes, 2005). Las especies de mariposas existentes en todo el Reino Unido están disminuyendo más rápidamente en el sur de ese país, mientras que las especies distribuidas en el sur se están expandiendo hacia el norte (Conrad *et al.*, 2004). En consecuencia, la amplitud de la distribución geográfica de las especies de insectos pareciera estar sufriendo modificaciones simultáneas: de expansión en el extremo superior y de contracción en el extremo inferior de sus respectivos límites de latitud y altitud (Parmesan *et al.*, 1999).

En respuesta a los cambios climáticos, la estructura genética de las especies de insectos también está cambiando. Si bien las variaciones genéticas son un proceso natural normal, en las especies cuyo ámbito se está modificando se han observado alteraciones morfológicas excepcionalmente rápidas concentradas en períodos cortos (del orden de una década) en relación con la capacidad de vuelo (Hill, Thomas y Blakeley, 1999; Thomas *et al.*, 2001), las estrategias del ciclo biológico, la inducción de la diapausa (latencia) (Burke *et al.*, 2005), la fisiología del desarrollo (Rank y Dahlhoff, 2002) y la criotolerancia (Calosi *et al.*, 2008).

### Frecuencia de brotes

Las pruebas incontrovertibles respecto de las variaciones en la frecuencia de plagas de



insectos de bosque en respuesta al cambio climático son raras, ya que se deben fundar en registros históricos prolongados y un conocimiento adecuado de la dinámica de la población de cada insecto. Un gran número de informaciones ha permitido asociar el estrés ocasionado por la sequía, producto del cambio climático y los fuertes daños causados por los insectos, con el pino piñón (*Pinus* spp.) en el sudoeste de los Estados Unidos de América (Trotter, Cobb y Whitham, 2008). Existen datos que evidencian que los ciclos regulares (8 a 13 años) de brotes de plagas de la mosca de las yemas del alerce (*Zeiraphera diniana*) en Suiza se han detenido desde los primeros años 70 del siglo pasado (Esper *et al.*, 2007). Los brotes de tórtix de las yemas de la picea (*Choristoneura* spp.) en Canadá oriental, parecen haber registrado una frecuencia y gravedad mayores en los últimos 200 años (Simard, Morin y Lavoie, 2006). Los cambios climáticos pueden afectar al comportamiento de las poblaciones de insectos en su ámbito de distribución actual cuando las interacciones ecológicas que las regulan sufren alteraciones. La dificultad de predecir estos efectos radica principalmente en que se

conoce cabalmente tan sólo la dinámica de unas pocas poblaciones (Harrington, Fleming y Woitwod, 2001). Incluso en el caso de las especies mejor estudiadas como el tórtix norteamericano, la complejidad de las interacciones ecológicas es enorme (Eveleigh *et al.*, 2007).

#### PREDICCIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Una de las posibles secuelas del cambio climático es la diseminación mundial de las especies de plagas dañinas. Como las respuestas de los insectos a los factores del clima son variadas y complejas, no resulta sencillo realizar predicciones generales. Los modelos genéricos, como el BioSIM (Régnière y St-Amant, 2008), se valen de los conocimientos disponibles acerca de respuestas de determinadas especies (especies de plagas, por lo general) a factores climáticos esenciales para predecir su ámbito geográfico potencial de difusión y comportamiento. Tales modelos inciden principalmente en factores que determinan la estacionalidad de los individuos y factores que afectan a su capacidad de supervivencia durante la estación más severa (normalmente, el invierno). Los modelos se basan en el concepto de que el requisito fundamental del insecto es completar su ciclo biológico dentro de un modelo de adaptación estacional adecuado, en el que existe una sincronía apropiada entre los recursos indispensables, tales como plantas hospederas que proporcionan ali-

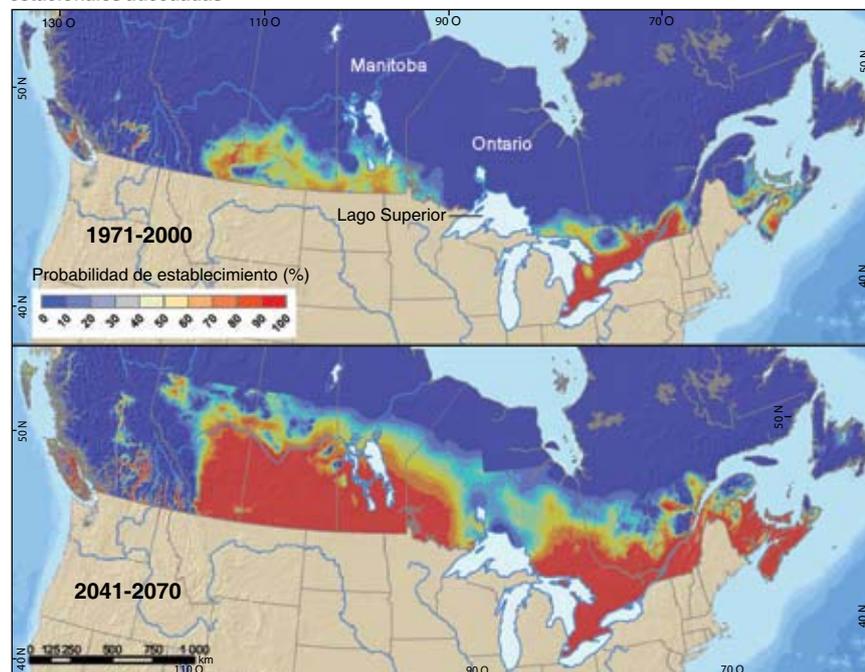
mento y resguardo, y las correspondientes etapas de desarrollo. Una especie incapaz de satisfacer generación tras generación este requisito de viabilidad básica bajo condiciones climáticas específicas no podrá perdurar en tal entorno.

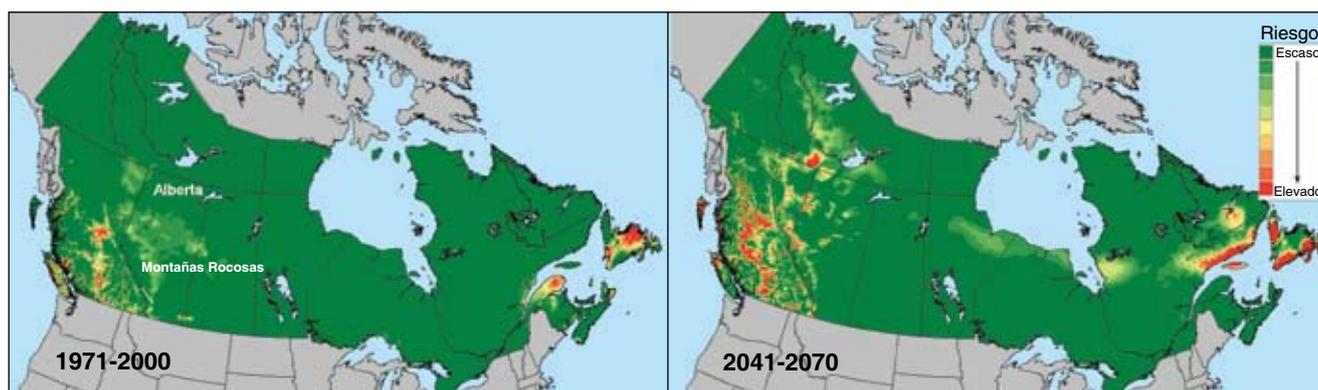
Una vez que se dispone de un modelo de variación estacional para una determinada especie de insectos, es posible predecir su distribución mediante una cartografía de climas que producen variaciones estacionales viables con mayor o menor seguridad, y la superposición de los recursos vitales para la especie en cuestión (o los recursos para los cuales dicha especie representa el mayor factor de riesgo). Las predicciones pueden afinarse aún más al tomar en consideración las probabilidades de supervivencia en condiciones climáticas extremas (basándolas por ejemplo en la tolerancia al frío o al calor). Este es el enfoque que se ha aplicado a tres especies importantes de los bosques de América del Norte. Se han utilizado medias climáticas (promedios y variaciones medidos a intervalos estándar de 30 años) para los períodos 1971-2000 y 2041-2070 conforme a una hipótesis del cambio climático conservadora que contempla un aumento anual de CO<sub>2</sub> atmosférico del 1 por ciento (Logan, Régnière y Powell, 2003).

#### Tres ejemplos sacados de América del Norte

El tórtix de las yemas de la picea (*Choristoneura fumiferana*) es un defoliador nativo de las coníferas que se encuentra desde las costas oeste a las este del Canadá y en el norte de los Estados Unidos de América desde Minnesota en el mediooeste hasta Maine en la costa este. La parte norte de su zona de distribución actual está limitada por lo general por el ámbito de sus plantas hospederas. Hay sin embargo zonas del Canadá oriental donde el clima adverso limita la presencia del insecto y donde el cambio climático favorece su desarrollo. Para el análisis se utilizó un modelo de procesos detallado de la respuesta del desarrollo del insecto a las variaciones de temperatura. El frío invernal no es una causa particularmente importante que determine la muerte del tórtix; la especie, estrictamente univoltina (tiene una cría por año), transcurre el invierno en diapausa profunda durante el desarrollo larval temprano. En los lugares donde encuentra plantas hospederas

2  
**Probabilidad de establecimiento de la lagarta peluda de los encinares en el Canadá en las condiciones climáticas actuales y según predicciones climáticas futuras, en base a variaciones estacionales adecuadas**





3

**Riesgo de que el escarabajo del pino de montaña presente un ciclo biológico univoltino (de una generación) y un alto índice de supervivencia invernal en el Canadá en las condiciones climáticas recientes y según predicciones climáticas futuras**

disponibles, su límite de distribución septentrional y de alta altitud está fijado por veranos que son demasiado fríos para permitir la eclosión de los huevos antes del invierno, a tiempo para que las larvas puedan encontrar un refugio invernal adecuado. En consecuencia, la probabilidad de que los huevos eclosionen antes del comienzo del invierno es un buen indicador de la persistencia posible del insecto en un lugar determinado. Los modelos reflejan claramente la distribución actual del insecto en el Canadá oriental. En condiciones climáticas cambiantes, se espera que la zona de distribución se desplace hacia latitudes más norteñas y altitudes más elevadas, y que solo quede limitada por la disponibilidad de árboles hospederos adecuados (Figura 1). Hay pruebas de que esto ya está ocurriendo, puesto que se ha registrado un nuevo brote localizado en latitudes extraordinariamente altas en la ribera septentrional del río San Lorenzo en Quebec. Es por lo tanto posible esperar que se produzcan brotes más graves y prolongados en zonas que, a causa de su clima inclemente, normalmente no habían sufrido daños en el pasado.

La lagarta peluda de los encinares (*Lymantria dispar*) fue introducida desde Europa en la parte nororiental de los Estados Unidos de América en 1869; el insecto se ha extendido hacia el oeste y el sur en los Estados Unidos de América y hacia el norte en el Canadá, donde ahora su límite de expansión septentrional ha sido fijado por las condiciones climáticas adversas. En la actualidad, la lagarta está confi-

nada a la zona oriental del Lago Superior (Figura 2). Para predecir la probabilidad de que el insecto se establezca en el Canadá se utilizó un modelo de variabilidad estacional (Régnière, Nealis y Porter, 2009) gracias al que se ha podido pronosticar que esta especie, altamente polífaga (dispone de muchas plantas hospederas), amenazarán una gran cantidad de recursos de bosques de frondosas porque el cambio climático permite su proliferación en el Canadá hacia lugares más distantes en dirección norte y oeste. Se estima que la proporción de bosques canadienses caducifolios que corren riesgo de ser dañados por la lagarta peluda de los encinares pasará del actual 15 por ciento a más del 75 por ciento para 2050. La estrategia de manejo para reducir este riesgo consistirá principalmente en la vigilancia y control de la zona occidental del Lago Superior, que ha representado una barrera geográfica de contención de la senda de propagación del insecto hacia el norte entre Ontario y Manitoba, en combinación con el Programa de propagación lenta puesto en práctica en el centrooeste de los Estados Unidos de América para impedir la diseminación desde el sur.

El escarabajo del pino de montaña (*Dendroctonus ponderosae*) es un escarabajo de la corteza norteamericano indígena que ha estado confinado al oeste del continente por la presencia de barreras geográficas representadas por las Montañas Rocosas y los Grandes Llanos. Se dispone de una abundante información acerca de la respuesta fisiológica del insecto a las variaciones de temperatura, tanto en términos de desarrollo (Bentz, Logan y Amman, 1991) como de criotolerancia (Régnière y Bentz, 2007). Las zonas climáticas más propicias para el insecto en el Canadá fueron determinadas mediante modelos. Lo ideal para esta especie libre de diapausa es una única

generación exactamente por año. Los mapas de riesgo por superposición de factores levantados para el país resaltan las probabilidades de que el insecto consiga adaptarse a las variaciones estacionales y poder sobrevivir a los inviernos extremadamente fríos del Canadá, tanto en las condiciones climáticas actuales como en las futuras (Figura 3). De los mapas se desprende que, a excepción de algunas partes de Alberta noroccidental y el litoral atlántico, el territorio canadiense al este de las Rocosas seguirá siendo una zona inhóspita para el insecto por largo tiempo en el futuro. Sin embargo, es probable que el riesgo de brotes de plagas de escarabajo del pino de montaña en la parte occidental del país aumente considerablemente hacia latitudes y altitudes mayores, mientras que pueda disminuir hacia latitudes y altitudes menores. Esta información, combinada con el conocimiento de la susceptibilidad de diferentes especies de pino (*Pinus*) de los bosques boreales del Canadá permitió que en el país se diseñara una estrategia basada en el riesgo para manejar un brote de escarabajo del pino de montaña sin precedentes que asoló Columbia Británica y Alberta (Nealis y Peter, 2008) [Nota de la redacción: véase el artículo de Konkin y Hopkins en este número].

### CONCLUSIONES

La literatura pone de manifiesto que la biodiversidad entomológica se está perdiendo en las zonas tropicales de la Tierra, ya que las especies altamente específicas deben hacer frente a la desaparición de climas y hospederos apropiados. En las latitudes medianas, pareciera preponderar, en especial para las especies altamente móviles y polífagas, un desplazamiento de las zonas de distribución hacia latitudes y altitudes más elevadas.

Para predecir con precisión los cambios en la distribución se precisa disponer de modelos detallados de respuestas a las variaciones climáticas para cada una de las especies de insectos. No obstante, resulta difícil verificar, desde el punto de vista de la gravedad y frecuencia de los brotes en las zonas de distribución actuales, las predicciones generales respecto de las respuestas de las principales especies de plagas de insectos de bosque. Existe un riesgo cada vez mayor de que las especies más móviles «invadan» los ecosistemas templados, que se han vuelto siempre más hospitalarios. Sin embargo, los modelos indican que no cabe esperar que las zonas de distribución se expandan, sino que más bien se desplacen hacia latitudes y altitudes más elevadas. Por consiguiente, un mundo más cálido no será necesariamente índice de un mundo con mayor abundancia de plagas. ♦



## Bibliografía

- Andrew, N.R. y Hughes, L. 2005. Diversity and assemblage structure of phytophagous Hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 249–262.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E. y Larsson, S. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12: 662–671.
- Bentz, B.J., Logan, J.A. y Amman, G.D. 1991. Temperature-dependent development of the mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) and simulation of its phenology. *The Canadian Entomologist*, 123: 1083–1094.
- Burke, S., Pulin, A.S., Wilson, R.J. y Thomas, C.D. 2005. Selection of discontinuous life-history traits along a continuous thermal gradient in the butterfly *Aricia agestis*. *Ecological Entomology*, 30: 613–619.
- Calosi, P., Bilton, D.T., Spicer, J.I. y Atfield, A. 2008. Thermal tolerance and geographical range size in the *Agabus brunneus* group of European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Biogeography*, 35: 295–305.
- Conrad, K.F., Woiwod, I.P., Parsons, M., Fox, R. y Warren, M.S. 2004. Long-term population trends in widespread British moths. *Journal of Insect Conservation*, 8: 119–136.
- Coulson, S.J., Hodkinson, I.D., Webb, N.R., Mikkola, K., Harrison, J.A. y Pedgley, D.E. 2002. Aerial colonization of high Arctic islands by invertebrates: the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) as a potential indicator species. *Diversity and Distributions*, 8: 327–334.
- Currano, E.D., Wilf, P., Wing, S.L., Labandeira, C.C., Lovelock, E.C. y Royer, D.L. 2008. Sharply increased insect herbivory during the paleocene-eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 1960–1964.
- DeLucia, E.H., Casteel, C.L., Nability, P.D. y O'Neill, B.F. 2008. Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 1781–1782.
- Esper, J., Büntgen, U., Frank, D.C., Nievergelt, D. y Liebhold, A. 2007. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 274: 671–679.
- Eveleigh, E.S., McCann, K.S., McCarthy, P.C., Pollock, S.J., Lucarotti, C.J., Morin, B., McDougall, G.A., Strongman, D.B., Huber, J.T., Umbanhowar, J. y Faria, L.B.D. 2007. Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 16976–16981.
- Franco, A.M.A., Hill, J.K., Kitschke, C., Collingham, Y.C., Roy, D.B., Fox, R., Huntley, B. y Thomas, C.D. 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, 12(8): 1545–1553.
- Harrington, R., Fleming, R.A. y Woiwod, I.P. 2001. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? *Agricultural and Forest Entomology*, 3: 233–240.
- Hill, J.K., Thomas, C.D. y Blakeley, D.S. 1999. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. *Oecologia*, 121: 165–170.
- Jepsen, J.U., Hagen, S.B., Ims, R.A. y Yoccoz, N.G. 2008. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion. *Journal of Animal Ecology*, 77: 257–264.
- Kopper, B.J. y Lindroth, R.L. 2003. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the phytochemistry of aspen and performance of an herbivore. *Oecologia*, 134: 95–103.
- Lewis, S.L. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 361: 195–210.
- Logan, J.A., Régnière, J. y Powell, J.A. 2003. Assessing the impact of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers of Ecology and the Environment*, 1(3): 130–137.
- Moore, B. y Allard, G. 2008. Climate change impacts on forest health. Forest Health and Biosecurity, Working Paper FBS/34E. Roma, FAO.
- Nealis, V. y Peter, B. 2008. Risk assessment of the threat of mountain pine beetle to Canada's boreal and eastern pine forests. Information Report BC-X-417. Victoria, Columbia Británica, Canadá, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. y Warren, M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579–583.
- Rank, N.E. y Dahlhoff, E.P. 2002. Allele frequency shifts in response to climate change and physiological consequences of allozyme variation in a montane insect. *Evolution*, 56: 2278–2289.
- Régnière, J. y Bentz, B. 2007. Modeling cold tolerance in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*. *Journal of Insect Physiology*, 53: 559–572.
- Régnière, J., Nealis, V. y Porter, K. 2009. Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada. *Biological Invasions*, 11: 135–148.
- Régnière, J. y St-Amant, R. 2008. *BioSIM 9 user's manual*. Information Report LAU-X-134. Quebec, Canadá, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre.
- Simard, I., Morin, H. y Lavoie, C. 2006. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Quebec, Canadá. *The Holocene*, 16: 31–37.
- Stireman, J.O. III, Dyer, L.A., Janzen, D.H., Singer, M.S., Lill, J.T., Marquis, J.R., Ricklefs, R.E., Gentry, G.L., Hallwachs, W., Coley, P.D., Barone, J.A., Greemey, H.F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H.C. y Diniz, I.R. 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming.

- Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 17384–17386.
- Thomas, C.D., Bodsworth, E.J., Wilson, R.J., Simmons, A.D., Davies, Z.G., Musche, M. y Conradt, L.** 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411: 577–581.
- Thomas, J.A.** 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360: 339–357.
- Tran, J.K., Ylloja, T., Billings, R.F., Régnière, J. y Ayres, M.P.** 2007. Impact of minimum winter temperatures on the population dynamics of *Dendroctonus frontalis*. *Ecological Applications*, 17: 882–899.
- Trotter, R.T. III, Cobb, N.S. y Whitham, T.G.** 2008. Arthropod community diversity and trophic structure: a comparison between extremes of plants stress. *Ecological Entomology*, 33: 1–11.
- van Asch, M. y Visser, M.E.** 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology*, 52: 37–55.
- Williams, S.E., Bolitho, E.E. y Fox, S.** 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 1887–1892.
- Wolf, A., Kozlov, M.V. y Callaghan, T.V.** 2008. Impact of non-outbreak insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing climate. *Climatic Change*, 87: 91–106. ♦