

El Colegio de la Frontera Sur

**PLASTICIDAD FENOTIPICA EN *Brevicoryne brassicae*
EN FUNCIÓN DEL CONTENIDO DE NITRÓGENO
EN DOS DE SUS PLANTAS HUÉSPED**

TESIS

**Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural.**

Por

Karla Leal Aguilar

2007

CONTENIDO

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	4
Plasticidad Fenotípica	7
Brevicoryne brassicae L	11
MÉTODO	12
Muestreo y Cría de áfidos	12
Cultivo de plantas.	14
Plasticidad fisiológica	15
Plasticidad morfológica	16
Análisis estadístico	18
RESULTADOS	19
Cría de áfidos	19
Plasticidad fisiológica	20
Plasticidad fisiológica en <i>B. campestris</i>	20
Plasticidad fisiológica en <i>B. oleraceae</i>	21
Plasticidad Morfológica	22
DISCUSIÓN	23
Cría de áfidos	23
Plasticidad fisiológica	24
Plasticidad morfológica	28
CONCLUSIONES	32
REFERENCIAS	34
CUADROS y FIGURAS	45
PHENOTYPIC PLASTICITY IN <i>Brevicoryne brassicae</i> AS RESPONSE OF NITROGEN CONTENT IN TWO HOST PLANTS	58

RESUMEN

La selección natural es el único proceso evolutivo que resulta en la adaptación de los organismos silvestres. Sin embargo la acción de la selección natural puede estar limitada por la plasticidad fenotípica, la cual se presenta cuando un genotipo tiene la habilidad de producir más de una forma alternativa de morfología, estado fisiológico o comportamiento en respuesta a diferencias en las condiciones ambientales. Este fenómeno de plasticidad es una limitación ya que si un genotipo expresa diferentes fenotipos por variaciones en el ambiente entonces el genotipo no es percibido por la selección natural. En este sentido, conocer la contribución del componente ambiental y genético en la expresión de un carácter tiene relevancia para entender el proceso de adaptación de los organismos al ambiente en el que se distribuye. Algunos estudios con el pulgón *Brevicoryne brassicae* L. en la región de Los Altos de sugieren que el contenido de nitrógeno de las plantas huésped puede ser uno de los factores que pueden influir sustancialmente en la expresión de características importantes como el tamaño corporal y la reproducción. En este trabajo se evaluó si el contenido de nitrógeno influye en la expresión fenotípica de los áfidos y si una fracción importante de la variación fenotípica es plasticidad. Aprovechando la reproducción partenogenética del pulgón se midió la expresión de caracteres fisiológicos y morfológicos de organismos emparentados (clones o genotipos) desarrollados en *Brassica campestris* y *Brassica oleraceae*, cuyas plantas fueron dosificadas con tres niveles de nitrógeno. El análisis de varianza detectó varianza genética en todos los rasgos fisiológicos. Se detectó plasticidad fenotípica con importancia evolutiva (interacción genotipo x dosis de nitrógeno) en edad a la primera reproducción y adecuación (r) cuando los genotipos se desarrollaron en col, mientras que en plantas de vaina se encontró solo para el número de ninfas. En

los caracteres morfológicos no se detectó plasticidad fenotípica con potencial evolutivo, sin embargo la planta huésped y las dosis de nitrógeno afectaron la morfometría del áfido. Estos resultados sugieren que la evolución de la plasticidad en insectos fitófagos puede derivar no sólo del uso de diferentes especies huésped, sino que también puede ser en respuesta a las variaciones dentro de las poblaciones de plantas, y en consecuencia influir en la dirección de la evolución de la interacción planta-insecto.

Palabras claves: Ecología evolutiva, selección natural, genética cuantitativa, *Brevicorinae brassicae*, fisiología y morfología.

INTRODUCCIÓN

La selección natural es el único proceso evolutivo que resulta en la adaptación de los organismos silvestres. Para que la evolución de un carácter ocurra por selección natural deben reunirse tres condiciones: primero, es necesario que un carácter presente variación; segundo, que parte de esa variación se deba a la variación genética; y tercero, que haya una correlación entre la variación del carácter y la adecuación (en inglés: *fitness*; Rausher, 1992).

La variación de un carácter se debe a los genes, al ambiente y a la interacción genotipo x ambiente (Schlichting y Pigliucci, 1993). Los caracteres morfológicos, fisiológicos, conductuales, entre otros, pueden variar dentro o entre poblaciones debido a diferencias genéticas entre los individuos. Diferentes genes producen diferentes individuos o fenotipos. Las variaciones debidas al ambiente ocurren cuando los individuos, experimentan diferentes ambientes durante su desarrollo. Estas diferencias ambientales afectan el desarrollo ontogenético y dan lugar a fenotipos distintos (Rausher, 1992).

El análisis de la evolución de un carácter por selección natural puede ser abordado estimando la variación de un carácter y su relación con la variación en la adecuación o con uno de sus componentes, supervivencia y reproducción (Lande y Arnold, 1983, Stearn, 1992). Sin embargo, la mayoría de los individuos podrían variar en más de una de sus características y estar bajo selección, pero si la expresión no tiene bases genéticas entonces no habrá respuesta a la selección (Lande y Arnold 1983, Stearns, 1992, Ananthkrishnan, 2005). De tal manera que la magnitud de

respuesta a la selección dependerá de la herencia de un carácter, que también puede entenderse como el grado de determinación genética del mismo (Falconer y Mackay 1996).

La acción de la selección natural puede estar limitada por la plasticidad fenotípica, la cual se presenta cuando un genotipo tiene la habilidad de producir más de una forma alternativa de morfología, estado fisiológico o comportamiento en respuesta a diferencias en las condiciones ambientales (Schlichting, 1986; Bradshaw, 1965; Wu, 1998; Nuñez-Farfán *et. al.*, 2003). Este fenómeno de plasticidad es una limitación ya que si un genotipo expresa diferentes fenotipos por variaciones en el ambiente entonces el genotipo no es percibido por la selección natural. Puede haber selección pero no hay un cambio evolutivo, debido a que no hay cambios genéticos (Ananthkrishnan, 2005). En este sentido, conocer la contribución del componente ambiental y genético en la expresión de un carácter tiene relevancia para entender el proceso de adaptación de los organismos al ambiente en el que se desarrollan.

Es frecuente la formación de razas o poblaciones de insectos especializadas a diferentes plantas huésped (Strong *et al.*, 1984). Sin embargo, la especialización definida como la restricción alimenticia de los insectos, puede ser aleatoria y no adaptativa (Fry, 1996) e incluso puede ser resultado de la plasticidad fenotípica, es decir que las poblaciones de insectos asociadas a cada especie huésped no difieren en su constitución genética, aún cuando expresen fenotipos distintos.

Así, conocer la contribución del componente ambiental y genético en la expresión de un carácter en poblaciones de insectos especializadas a diferentes especies

huésped tiene relevancia para entender si la especialización ha sido producto de la selección natural.

Las poblaciones de una misma especie de planta pueden presentar variación en morfología, fenología y fisiología que podrían llegar a constituir ambientes distintos para un insecto (Gregory *et al.*, 1986). La composición química y su relación con la dinámica de poblaciones de insectos han sido ampliamente estudiadas. En áfidos se ha estudiado desde el reconocimiento de plantas huésped (Nottingham *et al.*, 1991; Pickett, *et al.*, 1992; Fuentes-Contreras *et al.*, 2001) hasta el efecto de la calidad nutricional del hospedero en la reproducción de los pulgones (Hilderbrand *et al.*, 1993; Ponder, *et al.*, 2000). Para los áfidos, la calidad nutricional de una planta huésped está relacionada con la disponibilidad de nitrógeno, aminoácidos y sucrosa (Sandström, 1994; Chen *et al.*, 1997; Ashford *et al.*, 2000).

En este trabajo se propone que el contenido de nitrógeno puede influir en la expresión fenotípica de los áfidos y que una fracción importante de la variación fenotípica es plasticidad. Estudios previos han demostrado que la cantidad de nitrógeno presente en la planta huésped tiene un efecto positivo en la reproducción de ciertos artrópodos por ejemplo en áfidos, ácaros, dípteros, entre otros herbívoros; (Morales *et al.*, 2001; Altieri y Nicholls, 2003). Sin embargo aún no se ha evaluado el efecto de concentraciones de nitrógeno en otros caracteres de historia de vida, tales como la edad a la primera reproducción. Tampoco se ha establecido el efecto de las concentraciones de nitrógeno y su relación con la estructura genética. Conocer la plasticidad fenotípica en los áfidos en respuesta a diferentes ambientes (e.g. contenido de nitrógeno), particularmente de las especies plaga, es importante

cuando se desean realizar medidas de manejo. Las especies plaga pueden presentar una variedad de respuestas ante diversas medidas de control (químicas o biológicas) como producto de la plasticidad fenotípica, y por tanto las predicciones sobre las respuesta de los insectos a medidas de control pueden ser erróneas, o bien considerar que se ha fracasado en el control por no detectar algún efecto (Haribal y Renwick, 2005), cuando en realidad hay un impacto en la población de los insectos pero no es el esperado debido en parte a la plasticidad fenotípica de los mismos. Las consecuencias de la plasticidad fenotípica son diversas y el entendimiento del impacto funcional de la plasticidad tiene un papel importante en sucesos ecológicos y evolutivos de los organismos (Ananthkrishnan, 2005).

Plasticidad Fenotípica

La plasticidad fenotípica se refiere al efecto general del ambiente sobre la expresión fenotípica (incluyendo el tipo de respuesta). Un concepto estrechamente asociado con la plasticidad es la norma de reacción que puede interpretarse como la representación gráfica de la plasticidad fenotípica, la cual se construye al graficar los valores promedio fenotípicos contra los valores de una variable ambiental (Noordwijk, 1989; Via, 1993; Scheiner, 1993).

Las respuestas de diferentes familias (o clones de genotipos) a un ambiente determinado pueden formar un haz de líneas. Estas líneas proveen información del comportamiento de las familias, clones o genotipos. La forma de las líneas puede ser lineal o cuadrática. Cuando hay un gradiente ambiental son cuadráticas mientras

que formas lineales se refieren a unidades discretas (Windig, *et al*, 2004). Una medida de la plasticidad podría indicar tanto la cantidad de cambio en un fenotipo entre ambientes como los patrones de aquel cambio (Scheiner, 1993).

En una gráfica que lleva como ejes el gradiente ambiental en las abscisas y el valor fenotípico del rasgo en las ordenadas, la norma de reacción podría parecer como una línea horizontal con pendiente cero ($\beta=0$), o con pendiente positiva ($\beta>0$) o negativa ($\beta<0$). En el primer caso, indica que dicho(s) genotipo(s) no es (son) plástico(s), mientras que en los casos restantes sí hay plasticidad (Núñez-Farfán *et al.*, 2003)

Una vez que se ha establecido que hay plasticidad fenotípica con base en la ponderación de la interacción genotipo-ambiente (G x A), entonces conviene probar la existencia de variación genética en la plasticidad, lo que permitiría inferir si ocurre selección para una relación específica entre el fenotipo y el ambiente (Windig, *et al*, 2004).

Actualmente existe discusión respecto a si el valor de un rasgo o valor fenotípico (en inglés: trait value) por una parte y su plasticidad por otra son atributos independientes genéticamente o la plasticidad es un producto secundario de la selección sobre el valor del rasgo en cada ambiente. Al respecto varios autores mencionan que pueden ser rasgos independientes (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Jain, 1978).

Se ha propuesto que para analizar si la plasticidad fenotípica es heredable es

necesario utilizar clones de varios genotipos o familias expuestos a dos o más ambientes. En cada genotipo se mide algún rasgo o fenotipo de interés que esté involucrado en la adecuación del organismo. Existen rasgos que se relacionan directamente con el éxito de establecimiento, el crecimiento y la reproducción, los cuales se supone afectan la adaptabilidad del organismo (Via *et al.*, 1993; Nuñez-Farfán *et al.*, 2003; Windig, *et al.*, 2004).

Mediante un análisis de varianza (ANDEVA) es posible determinar si existen diferencias entre los genotipos expuestos a varios ambientes o bien si el ambiente afecta los rasgos de interés (Windig *et al.*, 2004). Cuando la interacción genotipo-ambiente es significativa, se dice que hay diferencias genéticas en las normas de reacción y existe el potencial de que la plasticidad fenotípica sea heredable (Via *et al.*, 1993; Nuñez-Farfán *et al.*, 2003; Windig, *et al.*, 2004).

Generalmente se ha considerado que la plasticidad fenotípica es una alternativa equivalente a la variabilidad genética para vivir en ambientes cambiantes. Por ejemplo se ha observado que en especies colonizadoras (arvenses o malezas) las cuales muchas veces carecen de variabilidad genética, una alternativa para persistir en un ambiente variable es poseer plasticidad fenotípica (Nuñez-Farfán *et al.*, 2003). Al parecer la plasticidad fenotípica puede entenderse como un beneficio para aquellos organismos expuestos a diferentes ambientes.

Empero, a pesar de que la plasticidad al parecer es benéfica ¿qué restricciones hay para la evolución de la plasticidad fenotípica? La respuesta está en que frecuentemente no hay variación genética para la plasticidad y por lo tanto no es

posible su evolución. Aún cuando hubiera variación genética la plasticidad podría no evolucionar debido al costo inherente que limita la eficacia de la plasticidad. Recientemente se han establecido los costos de la plasticidad y los límites del beneficio que ésta tiene, los cuales han llegado a ser un foco importante en el pensamiento evolutivo y ecológico (DeWitt *et al.*, 1998).

Los costos pueden manifestarse en una variedad de formas que involucran una inversión de energía que generalmente disminuyen la adecuación de los organismos en un ambiente nuevo. Los costos pueden presentarse cuando hay una inversión energética para la producción y el mantenimiento de caracteres plásticos así como para la adquisición de información en un ambiente nuevo en dichos genotipos plásticos (DeWitt *et al.*, 1998).

Los límites de los beneficios de la plasticidad pueden disminuir la adecuación de los organismos en cuanto que los fenotipos plásticos pueden ser menos adaptativos y menos efectivos que aquellos fenotipos de organismos no plásticos cuando se encuentran en un ambiente nuevo (DeWitt *et al.*, 1998).

El costo de la plasticidad puede presentarse cuando un genotipo plástico, que se encuentra en un ambiente determinado, exhibe baja adecuación y expresa el mismo fenotipo que el genotipo no plástico. En contraste, el límite de la plasticidad es evidente cuando un genotipo no puede producir una característica media tan cerca al óptimo como puede ocurrir en genotipos no plásticos (DeWitt *et al.*, 1998).

Estudios recientes han sugerido un método cuantitativo para estimar los costos y

límites de plasticidad que se basa en la relación de valores fenotípicos con la adecuación en cada ambiente usando análisis de regresión lineal o cúbica. Este nos permite calcular la adecuación esperada para un genotipo dado en cada ambiente basado en su media fenotípica (igual al valor genotípico) en ese ambiente. Este también identifica el fenotipo óptimo y la adecuación máxima posible en cada ambiente (DeWitt *et al.*, 1998).

***Brevicoryne brassicae* L**

El pulgón cenizo de la col (*Brevicoryne brassicae* L.) se distribuye en las regiones templadas del mundo y es considerado plaga de muchas crucíferas (Blackman y Eastop, 2000). En la región de Los Altos de Chiapas se alimenta principalmente de *Brassica campestris* y *Brassica oleracea*. (Ruiz-Montoya *et al.*, 2003). Al parecer la reproducción de *B. brassicae* es exclusivamente partenogenética en esta zona.

En un estudio realizado sobre adaptación local y plasticidad fenotípica de *Brevicoryne brassicae* en dos de sus plantas huésped *Brassica oleracea* (col) y *B. campestris* (vaina), se encontró selección direccional sobre edad a la primera reproducción, lo cual podría estar asociado a una fase incipiente de especialización del áfido (Ruiz-Montoya y Nuñez-Farfán, 2004). Asimismo, se tiene evidencia de que la estructura genética de *B. brassicae* y los patrones de variación morfológica están en parte configurados por la identidad de las plantas huésped (Ruiz-Montoya *et al.*, 2003, Ruiz-Montoya *et al.*, 2005). Sin embargo, no se detectó una tendencia de la variación genética acorde con un patrón de adaptación local, y se propuso que la

plasticidad fenotípica observada probablemente sea producto de la selección en cada huésped, y que podría ser una limitación al proceso de especialización de *B. brassicae* (Ruiz-Montoya y Nuñez-Farfán, 2004). Se sugiere también que el contenido de nitrógeno de las plantas huésped puede ser uno de los factores de cada especie que pueden influir sustancialmente en la expresión de características importantes como el tamaño corporal y la reproducción (Ruiz-Montoya y Nuñez-Farfán, 2004).

Existe varios estudios que demuestran que el tamaño corporal y la reproducción de los pulgones son características que responden a la concentración de nitrógeno, pero no se sabe cuanto de esta respuesta es genética o ambiental, es decir no se conoce si son respuestas plásticas (Borja y Lömnaco, 2003; Ruiz-Montoya y Nuñez-Farfán, 2004). Por lo anterior el presente trabajo tiene como objetivos establecer si la calidad nutricional de la planta (estimada por el contenido de nitrógeno) genera cambios en los caracteres morfológicos y fisiológicos de *Brevicorynae brassicae* y qué proporción es de origen genético.

MÉTODO

Muestreo y Cría de áfidos

Durante los meses de enero y febrero (2006) se realizaron salidas a campo en la zona de Los Altos, Chiapas para coleccionar los diferentes genotipos del pulgón *Brevicorynae brassicae*. Las localidades en donde se encontraron plantas con poblaciones de *B. brassicae* fueron: Mitzitón y Esquipulas de San Cristóbal de Las Casas; Las ollas y El Romerillo de Chamula; en el Centro y a orillas de la carretera

de Teopisca; y en la carretera a Ocosingo. De acuerdo a la disponibilidad de colecta y la presencia de plantas huésped por cada localidad se colectaron entre dos y diez plantas con poblaciones de áfidos. Cada planta estuvo distante a otra por lo menos a 500 m, esto con la finalidad de contar con la posibilidad de colectar áfidos con mayor diferenciación genética. En total se colectaron áfidos de 30 plantas por especie huésped. Un genotipo fue asignado a aquella hembra adulta partenogenética que se encontrara en una planta de *Brassica oleracea* var. *capitata* (col) o de *Brassica campestris* (vaina).

Las hembras ápteras partenogenéticas colectadas en campo se llevaron a invernadero y se colocaron de 3 a 5 hembras en plantas de brócoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) previamente sembradas en bolsas de plástico. Los genotipos se colocaron en brócoli porque éste representa un huésped distinto al que provenía, y para disminuir la probabilidad de contar con efectos maternos.

Los efectos maternos se presentan cuando el ambiente, en este caso la planta, tiene un efecto en los padres que puede ser heredado a los hijos e influir en su desempeño en el nuevo huésped (Kirkpatrick y Lande, 1989; Rossiter, 1998; Fox, 2000; Spitzer, 2004).

De las ninfas colocadas en las plantas de brócoli, se registró el porcentaje de establecimiento (proporción de ninfas que llegaron a adultas contra las que murieron o desaparecieron), la edad a la primera reproducción (cuando deposita por lo menos una ninfa), el número de ninfas durante los primeros 15 días de vida reproductiva.

Con los datos registrados de edad a la primera reproducción y número de ninfas se calcularon las tasas intrínsecas de crecimiento por genotipo (r) que se estima con base en la relación: $r = 0.74((\ln M_d)/d)$, donde d es el tiempo prereproductivo (o

edad a la primera reproducción) y M_d es el número de descendientes en un tiempo determinado (días) en este caso 15 días (Wyatt y White, 1977; Fragoyiannis *et al*, 1998; Borja y Lomónaco, 2003). Posteriormente se seleccionaron cuatro genotipos procedentes de *Brassica oleracea* var *capitata* y cuatro genotipos de *Brassica campestris*. Estos cuatro genotipos tenían como característica que dos de ellos presentaron los valores de r menores y los otros dos, los valores mayores.

Cultivo de plantas.

Con al finalidad de tener un mayor y mejor control de los nutrimentos disponibles para las plantas fue necesario utilizar la técnica de la hidroponía. El término de hidroponía fue acuñada en los años treinta por Gericke William F, dicho término se derivó de dos palabras griegas, hidro, que significa agua y ponos que significa labor; literalmente "trabajo en agua". Actualmente la hidroponía se define como un sistema de cultivo que no utiliza el suelo como medio de cultivo, en su lugar se utiliza agua o sustratos sólidos inertes como arena, piedra volcánica, cascarilla de arroz y/o carbón vegetal, entre otros (Soto y Ramírez, 1992, Sampeiro, 1997).

Las variaciones en cuanto al contenido de nitrógeno se promovieron mediante una solución nutritiva (Sampeiro, 1997) que tuvo concentraciones constantes de todos los microelementos y macroelementos, a excepción del nitrógeno. La dosis óptima para el desarrollo de la plantas de col (Sampeiro, 1997) fue el punto de referencia para modificar el contenido de nitrógeno (óptimo= 200 ppm), y se usó una dosis mínima (50 ppm, una cuarta parte de la dosis óptima) y una dosis máxima (400 ppm, dos veces mas la concentración óptima). Las plantas se establecieron en musgo de pantano, un medio de cultivo inerte y sin nutrimentos, y fueron regadas con las

soluciones nutritivas dos veces por semana, y una vez a la semana sólo con agua destilada para evitar el exceso de sales.

Una vez concluido el experimento se realizó el análisis del contenido de nitrógeno por el método de Microkjendal (elaborado con el equipo técnico del laboratorio de Análisis de Suelos y Plantas de ECOSUR). El análisis del contenido de nitrógeno mostró una variación significativa entre las dos especies huésped ($F_1=16.0$; $P=0.0002$), en donde las plantas de col presentaron menor contenido de nitrógeno (124.2 cmol/kg) que las plantas de vaina (146.6 cmol/kg). También hubo diferencias significativas en dosis de nitrógeno, el mayor contenido se presentó en plantas con dosis máximas ($F_2= 153.1$; $P<0.0001$) (Cuadro 1).

Plasticidad fisiológica

De los ocho genotipos seleccionados se obtuvieron individuos que se transfirieron a los distintos tratamientos. Diez individuos de cada genotipo se transfirieron azarosamente a plantas de *B. campestris* y a plantas *B. oleraceae* que a su vez fueron asignadas de manera aleatoria a tres tratamientos de dosificación con nitrógeno. Un grupo de plantas fueron dosificadas con niveles de concentración al máximo, otro con dosis mínima y un grupo más con niveles óptimos de concentración de nitrógeno. Así el diseño se constituyó de ocho genotipos, por tres tratamientos de dosificación, por dos plantas huésped receptoras, por 10 individuos, que dieron un total de 480 unidades experimentales. De cada individuo de *B. brassicae* se registró la edad a la primera reproducción y el número de ninfas

durantes los primeros 15 días de vida reproductiva. Se calculó la r como una estimación de la adecuación (Cuadro 2).

También, se llevaron a cabo análisis de correlaciones genéticas entre las dosis de nitrógeno por planta huésped para las características, EPR, ninfas y r . Las correlaciones genéticas estiman el grado en el que el fenotipo expresado en dos ambientes tiene la misma base genética, atribuible a efectos pleiotrópicos de los genes o al desequilibrio de enlace entre alelos de diferentes loci. Una correlación genética alta entre los ambientes implica que el mismo conjunto de alelos influye en el estado del carácter (la expresión de un carácter en un ambiente determinado) del mismo modo en dos de ambientes. Si la correlación genética es 1 o cercana a uno entonces se considera que el fenotipo expresado tiene una base genética idéntica (Via, 1984; Via y Lande, 1985). Si todo los loci que afectan el carácter difieren entre ambientes la correlación genética entre el estado del carácter expresado en diferentes ambientes estaría cercana a cero o ser exactamente cero (Via, 1984; Via y Lande, 1985). Lo que indicaría que los fenotipos en cada ambiente están influidos por diferentes alelos o de manera distinta por distintos alelos, donde se podría tener algún grado de evolución independiente (Via, 1993).

Plasticidad morfológica

Una vez que las hembras ápteras partenogenéticas murieron se conservaron en alcohol al 70%, para su micromontaje.

Para los micromontajes de los áfidos se utilizó la técnica en medio de Bálsamo de

Canadá (Blackman y Eastop, 1994) con ligeras modificaciones. Esta técnica consiste en calentar los áfidos en alcohol al 90% por cinco minutos, lo cual ayuda a preservar y deshidratar a los organismos. Posteriormente se retira el alcohol y se agrega hidróxido de potasio (KOH) al 10%, en esta solución permanecen los áfidos durante 10 minutos con calentamiento tenue. El KOH se utiliza para macerar las estructuras internas de los insectos, tales como vísceras, músculos y embriones en el caso de las hembras de los pulgones. Se retira el KOH y se agrega agua destilada con 10 cambios cada 10 minutos, con la finalidad de lavar y quitar el exceso de KOH. Se remueve el agua destilada y se agrega ácido acético glacial, a los 30 minutos se retira el ácido y se agrega más de esta solución por otros 30 minutos. El ácido acético tiene la finalidad de transparentar y deshidratar los ejemplares. Una vez pasado el tiempo se retira el ácido y se le adiciona aceite de clavo, en el cual permanecen los organismos por una hora y tiene la función de dar rigidez a la cutícula y al mismo tiempo dar flexibilidad a las articulaciones.

Una vez aclarados los áfidos se procede al montaje en un portaobjetos, en el cual se adiciona una gota fina de bálsamo de Canadá en donde se transfiere un áfido. El áfido se coloca con la parte dorsal hacia el observador y se acomodan su cuerpo y los apéndices. El microobjeto se sumerge en xileno e inmediatamente se coloca sobre el espécimen. Al colocar el microobjeto es necesario evitar la formación de burbujas ya que impiden el secado adecuado del montaje. Por último se rotula la preparación y se deja secar a 50°C durante una semana.

Una vez montadas las hembras partenogenéticas se midieron características morfológicas en un microscopio estereoscópico con ayuda de una reglilla y

micrómetro de ocular marca ZEISS. Las características medidas fueron, la longitud del cuerpo, ancho (AC) y largo (LC), longitud de artejos antenales tres y cuatro (SA3 y SA4) longitud de la tibia media (TM) y posterior (TP) y fémur medio (FM) y posterior (FP) (Figura 1). Estas características pueden ser relevantes para la interacción con la planta y/o estar afectadas por la calidad nutricional de la misma (Gregory *et al.*, 1986; Moran, 1986; Hônek, 1990; Görür, *et al.*, 2005; Ruiz-Montoya *et al.*, 2005; Akimoto, 2006).

Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) modelo tipo 1 con ayuda del programa JMP versión 5.1, en donde todos los factores estuvieron fijos. Las fuentes de variación fueron: genotipos (G), dosis de nitrógeno (N) y huésped receptor (H); así como todas las posibles interacciones, genotipo x dosis de nitrógeno (G x N), genotipo x huésped receptor (G x H), genotipo x dosis de nitrógeno x huésped receptor (G x N x H). Las diferencias entre genotipos indicaron diferencias genéticas mientras que diferencias entre huésped y dosis de nitrógeno indicaron variación fenotípica. Las interacciones indicaron una respuesta plástica con potencial de evolutivo (Via, 1993; Nuñez-Farfán *et al.*, 2003; Windig, *et al.*, 2004).

Los datos fisiológicos también se analizaron por separado dependiendo del huésped receptor (col o vaina). Las fuentes de variación para el ANDEVA fueron: genotipo (G) y dosis de nitrógeno (N) y la interacción genotipo x dosis de nitrógeno (G x N). Las diferencias entre genotipos indicaron diferencias genéticas; en el hospedero se valoró la respuesta general a la dosis de nitrógeno, mientras que la interacción

genotipos-dosis de nitrógeno (hospedero) indicó una respuesta plástica a la concentración de nitrógeno con potencial evolutivo (Via, 1993; Nuñez-Farfán *et al.*, 2003; Windig, *et al.*, 2004).

Los caracteres morfológicos fueron valorizados mediante un análisis de componentes principales. Con los scores de los dos primeros componentes principales se realizó el ANDEVA, bajo el mismo diseño de los datos fisiológicos.

Finalmente se realizó un análisis de regresión de los componentes principales con los datos fisiológicos, para interpretar la acción de la selección natural (Lande, 1979; Lande y Arnold 1983; Via y Shaw 1996) para todos los genotipos en general. Posteriormente se realizaron las regresiones de acuerdo al huésped receptor y a las dosis de nitrógeno.

RESULTADOS

Cría de áfidos

De los 60 genotipos colectados en campo por especie se estableció el 63% en *B. oleracea* var *italica*. La edad a la primera reproducción para los genotipos de *B. brassicea* fue en general de 14.5 (± 2.0 d.e) días. No se detectaron diferencias significativas entre las poblaciones (huésped origen) en EPR, ninfas, longevidad, r y establecimiento (Cuadro 3).

Los valores mínimos de r que presentaron los genotipos provenientes de col y

utilizados para evaluar la plasticidad fueron de 0.09, 0.119; y los valores máximos 0.210 y 0.219. Para los provenientes de vaina los valores mínimos fueron 0.117 y 0.122; los máximos 0.182 y 0.197.

Plasticidad fisiológica

El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre los genotipos ($F=8.65$, $P<0.0001$). En el número de ninfas se detectó diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos ($F=2.1$, $P=0.04$) y en la interacción dosis de nitrógeno x huésped ($F=4.27$; $P=0.014$). La adecuación (r) mostró diferencias entre genotipos ($F=6.97$, $P<0.0001$) y el huésped ($F=5.60$, $P=0.018$) (Cuadro 4). La reproducción más temprana se presentó en genotipos desarrollados en vaina en donde se presentó la mayor adecuación (Figura 2). El mayor número de ninfas depositadas fue a concentraciones de nitrógeno altas en plantas de vaina y a concentraciones mínimas en col, el menor número de ninfas se registró a concentraciones óptimas en plantas de col y a mínimas en vaina (Cuadro 5).

Plasticidad fisiológica en *B. campestris*

Las normas de reacción de las características de historia de vida de *B. brassicae* muestran una respuesta diferencial de los genotipos a las dosis de nitrógeno (Figura 3), sin embargo, sólo en el número de ninfas se encontró una interacción genotipo-dosis de nitrógeno (G x N) estadísticamente significativa (Cuadro 6), indicativa de plasticidad fenotípica.

El análisis de varianza mostró que existe una diferencia significativa entre los genotipos en EPR y r (Cuadro 6), lo que sugiere varianza genética en estas características. Los áfidos respondieron diferencialmente a las dosis de nitrógeno únicamente en el número de ninfas. La mayor reproducción se encontró en áfidos desarrollados sobre plantas con la dosis más alta de nitrógeno y la menor en dosis mínima de nitrógeno (Cuadro 5).

*Plasticidad fisiológica en **B. oleraceae***

Las normas de reacción de EPR, y r muestran cómo responden los genotipos a las diferentes dosis de nitrógeno en las plantas de col (Figura 4). Los valores de EPR variaron entre los genotipos y estas diferencias fueron estadísticamente significativas (Cuadro 7). La EPR de los genotipos en promedio fue significativamente más tardía en niveles óptimos y mínimos de dosis de nitrógeno y más temprana en niveles máximos de concentración de nitrógeno (Figura 4). La interacción genotipo-dosis fue significativa (Cuadro 7) lo que indica que hay plasticidad fenotípica en este carácter.

El análisis de varianza sobre r indicó diferencias significativa entre genotipos, lo que indica presencia de varianza genética, asimismo se encontró una interacción genotipo x dosis marginalmente significativa (Cuadro 7). Se encontró un valor mayor de r en genotipos crecidos sobre plantas con dosis de nitrógeno al máximo.

El número de ninfas no estuvo afectado por ninguno de los factores analizados (Cuadro 7), y de manera consistente las normas de reacción no reflejan una notable variación entre genotipos en la respuesta a las dosis de nitrógeno (Figura 4).

Se encontró alta correlación genética ($r^2 \approx +1$) en el carácter EPR entre las dosis de nitrógeno mínimo y óptimo (Cuadro 8). En el carácter ninfas se también alta correlación genética negativa ($r^2 \approx -1$) entre la dosis de nitrógeno mínimo y máximo. En r se detectaron correlaciones positivas cercanas a uno ($r^2 \approx +1$) entre las dosis nitrógeno máximo y mínimo así como entre dosis mínimas y óptimas (Cuadro 8).

Plasticidad Morfológica

El análisis de componentes principales mostró que el mayor porcentaje de variación fue explicada por los dos primeros componentes principales, aportando el primero el 62% y el segundo el 17.6%, en total el 79.7%.

En el primer componente, la mayor variación estuvo explicada por los apéndices de movimiento (TM, FM, TP Y FP) y los segmentos antenales (SA3 y SA4). En el segundo factor la variación explicó la longitud y el ancho del cuerpo (Cuadro 9).

De acuerdo al análisis de varianza sobre el primer componente principal, se encontró diferencias entre los genotipos ($F=2.391$; $P=0.023$), y la planta huésped ($F=21.788$; $P<0.001$), es decir que la longitud de los apéndices y los segmentos antenales varían entre genotipos y de acuerdo a la planta de la cual se alimentaron (Cuadro 9). Los valores más bajos se presentaron en organismos que se alimentaron de las plantas de col y los más altos en las de vaina (Figura 5)

El largo y ancho del cuerpo explicado por el componente 2, sólo fue significativo por

la interacción dosis de nitrógeno-huésped (N x H, $F=3.791$; $P=0.024$), la cual explica que el cambio en la longitud de dichos caracteres morfológicos varía de acuerdo al huésped y a su vez a la dosis de nitrógeno contenida en la planta huésped (Figura 6 y 7). Se encontró que en plantas de col con dosis de nitrógeno óptimas y máximas tanto el ancho como el largo del cuerpo de los áfidos presentaron valores menores que aquellos desarrollados en plantas con dosis de nitrógeno mínima en donde la longitud y ancho del cuerpo fueron mayores (Figura 8). Mientras que en áfidos desarrollados en plantas de vaina, el largo y ancho del cuerpo tuvieron valores menores en dosis de nitrógeno mínima y mayores en dosis de nitrógeno óptimo y máximo.

Las regresiones lineales mostraron un valor de r^2 significativa ($F= 4.309$, $P=0.039$) entre el número de ninfas y el primer componente principal (Cuadro 11). Sin embargo no se encontraron valores de r^2 significativos al realizar las regresiones entre los caracteres de acuerdo al huésped receptor (Cuadro 12) y a las dosis de nitrógeno (Cuadro 13).

DISCUSIÓN

Cría de áfidos

El establecimiento del 63% de *B. brassicea* sobre las plantas de brócoli, sugiere que durante el establecimiento ocurrió selección, ya que sólo una fracción fue capaz de permanecer, alimentarse, reproducirse y sobrevivir en un nuevo huésped (brócoli).

Este resultado fortalece el supuesto de que diferentes especies, e incluso variedades, representan ambientes contrastantes para los insectos fitófagos (Borja y Lomônaco, 2003; Pereira y Lomônaco, 2001; Görür *et al.*, 2005). Una vez que se dio el establecimiento, las poblaciones de *B. brassicae* provenientes de col y vaina expresaron valores fenotípicos similares durante su desarrollo en brócoli, lo cual sugiere que ninguna de las poblaciones resultó favorecida por el huésped de origen y permitió un análisis de plasticidad y selección natural con efectos maternos reducidos o nulos (Rossiter, 1998). Los efectos maternos son parte de los efectos ambientales que puede tener un carácter fenotípico y que podría influir en su evolución (Rossiter 1998, Spitzer, 2004).

Plasticidad fisiológica

Se encontró varianza genética en la mayoría de los atributos de *B. brassicae*. El número de ninfas mostró plasticidad en relación a las dosis de nitrógeno cuando se desarrollaron en *B. campestris* y en EPR, y r durante su desarrollo en *B. oleraceae*. La varianza genética que se observó es de esperarse debido a que se hizo una selección de genotipos con base en los valores de r , y esta diferenciación se mantuvo a lo largo de los experimentos o desarrollo de clonas. Sin embargo, es interesante el registro de la varianza genética en EPR, ninfas y r , ya que los tres son componentes fundamentales de la adecuación y se consideran que pueden estar bajo selección fuerte (Roff, 1992), cuya consecuencia es una erosión de la diversidad genética (Hartl y Clark 1997, Rodríguez y Greenfield, 2003). *B. brassicae* mantiene varianza genética lo cual permite que haya una respuesta a la selección

derivada de las condiciones que ofrece cada planta huésped (Ruiz-Montoya y Núñez-Farfán, 2004).

Es claro que las dos especies de crucíferas constituyen ambientes distintos para *B. brassicae* y que el contenido de nitrógeno es un componente que difiere entre *B. oleracea* y *B. campestris* (Ruiz-Montoya, *et al.*, 2005). Diversos trabajos han documentado que a mayores concentraciones de nitrógeno existe una mayor reproducción de los áfidos (vanEmden, 1966; Dixon y Kundu, 1998; Jahn *et al.*, 2005; Schütz *et al.*, 2007), y los resultados del presente estudio muestran la misma tendencia en términos generales. Sin embargo, las variaciones en el contenido de nitrógeno en cada especie afectan a los pulgones de forma distinta, lo cual podría sugerir que la calidad nutricional de las plantas está relacionada al contenido de nitrógeno y probablemente a otros elementos o características fenotípicas que no fueron considerados en este estudio (Leather, 1994; Yusuf y Collins, 1998; Kairo y Murphy, 1999; Jansson y Ekblom, 2002; Karley *et al.*, 2002, Douglas 2006). Un futuro análisis detallado de la calidad nutricional de *B. oleraceae* y *B. campestris* podría incluir la determinación del contenido de glucosinolatos, se ha observado que la concentración de estos compuestos se correlaciona positivamente con la tasa intrínseca de incremento de *B. brassicae* (Cole, 1997). También puede ser importante para el manejo de poblaciones de *B. brassicae* generar evidencia sobre cómo influyen otros compuestos tales como el fósforo y potasio, así como las combinaciones entre ellos y con el nitrógeno, ya que son los más utilizados en la fertilización de las plantas (Omar *et al.*, 1993; Riedell y Kieckhefer, 1993; Archer *et al.*, 1995; Silva-Krott *et al.*, 1995; Singh *et al.*, 1995; Annan *et al.*, 1997; Morales *et al.*, 2001; Miyasaka *et al.*, 2005).

En este trabajo se confirma la existencia de plasticidad *B. brassicae* en respuesta a diferentes especies huésped (Ruiz-Montoya, 2004), aunque podría disminuir si se desarrollan en variedades de una misma especie huésped (Pereira y Lomônaco, 2001). La plasticidad fenotípica puede ser el mecanismo por el cual se puede estar manteniendo la varianza genética necesaria para el uso de más de un huésped (Thompson, 1991; Via, *et al.*, 1995; Agrawal, 2001, Rodríguez, *et al.*, 2003, West-Eberhard, 2003). Esencialmente, la plasticidad podría permitir que una población de insectos persista en diferentes especies huésped aunque la población podría estar sub-adaptada o generar costos de adecuación (DeWitt *et al.*, 1998, Pigliucci, 2005). Es posible que se genere un costo en la plasticidad fenotípica en aquellos genotipos que presentaron un valor de adecuación alto en vaina y disminuyeron su adecuación en col o viceversa. Para dichos genotipos especialistas de un huésped, el costo de la plasticidad podría estar relacionado con el costo del mantenimiento del sistema genético y celular necesario para ser plástica (Scheiner, 1993).

En este trabajo se documenta por primera vez plasticidad fenotípica de caracteres de *B. brassicae* en función de variaciones en la calidad nutricional de plantas de una misma especie. Los genotipos de *B. brassicae* tuvieron en promedio mayor reproducción en plantas de vaina con mayor contenido de nitrógeno, sin embargo, los genotipos exhibieron diferentes respuestas a las dosis de nitrógeno, lo cual indica plasticidad fenotípica. En contraste, las dosis de nitrógeno tuvieron poco efecto en el número de ninfas cuando los genotipos se desarrollaron en col, pero se observó plasticidad en EPR y *r*. Estos resultados sugieren que la evolución de la plasticidad en insectos fitófagos puede derivar no sólo del uso de diferentes

especies huésped, sino que también puede ser en respuesta a las variaciones entre poblaciones de plantas, y en consecuencia influir en la dirección de la evolución de la interacción planta-insecto.

Las correlaciones genéticas sugieren que no es el mismo grupo de genes que determinan la expresión fenotípica de las características de *B. brassicae* a lo largo de las dosis de nitrógeno ($r^2 \approx 0$; Via, 1984; Falconer y Mackenzy, 1996; Roff, 1997). Esto podría implicar que la plasticidad que se observó en EPR y *r*, en función, de las dosis de nitrógeno es producto de la expresión de distintos genes o de alelos que constituyen cada gen (Kaplan y Cooper, 1984; Bull, 1987; West-Eberhard, 1989; Via, *et al.*, 1995). Esta estructura genética posiblemente le confiere una notable capacidad de sobrevivir en diferentes ambientes propiciado por las distintas plantas de col pese a que pueda ser sub-óptimo su desempeño en alguno de ellos (Relyea, 2002).

En vaina las correlaciones entre las dosis de nitrógeno óptimo y mínimo fueron positivas para EPR y *r* ($r^2 > 0$), lo cual indica que son los mismos genes que se activan en estas dosis de nitrógeno y que sus efectos son aditivos ($r \approx 0$; Via, 1984, Falconer y Mackenzy, 1996, Roff, 1997). Esto puede promover la evolución de genotipos generalistas capaces de sobrevivir a diferentes dosis de nitrógeno (Via, 1991). En contraste la correlación negativa entre dosis de nitrógeno mínimo y máximo en número de ninfas sugieren diferentes genes o efectos antagónicos pleiotrópicos (Via y Lande, 1985; Via, 1991; Via *et al.*, 1995). Este resultado sugiere la posibilidad de la evolución de poblaciones de *B. brassicae* especializadas no sólo a vaina si no también a plantas que con un contenido particular de nitrógeno u

otros elementos químicos de las plantas de vaina.

El presente estudio aporta evidencia de plasticidad fenotípica de caracteres de historia de vida de *B. brassicae* a la variación en la calidad del huésped, medida ésta como contenido de nitrógeno, y reafirma que la col y vaina son huéspedes contrastantes para *B. brassicae*. Asimismo, este y otros trabajos previos (Ruiz-Montoya *et al.*, 2003, 2004) muestran que *B. brassicae* presenta una estructura genética acorde para la evolución de la especialización y adaptación local (varianza genética dentro y entre huéspedes) y también potencial para la evolución de la plasticidad como un carácter por sí mismo (Sultan y Spencer, 2002). Sin embargo, no se han detectado poblaciones localmente adaptadas a las plantas (Ruiz Montoya, 2004) y aún se requiere un mejor entendimiento del papel de la plasticidad en esta interacción, es necesario estimar los costos y límites de la plasticidad, y si realmente puede evolucionar como un carácter y si representa una limitante importante para la evolución de la adaptación local (Pigliucci, 2005), de *B. brassicae* a col y vaina.

Plasticidad morfológica

Los datos morfológicos revelaron diferenciación en cuanto al uso del huésped, así como del contenido de nitrógeno dentro de las mismas. Solo en el primer componente se encontró diferenciación genética.

La planta huésped influyó en la existencia de alta diferenciación en las medidas de

los apéndices, los cuales estuvieron explicados por el primer componente principal. De tal forma que los individuos que crecieron en plantas de col presentaron longitudes de los apéndices menores que aquellos crecidos en vaina. Sin embargo, la influencia del contenido de nitrógeno en estas medidas no fue significativa. Es posible que las variaciones en la longitud de los apéndices estén influenciadas por otros atributos de las plantas, como pueden ser, las características morfológicas (Ruiz-Montoya, *et al.*, 2005). Entre las características morfológicas del huésped que comúnmente afectan a los áfidos, están las características de la superficie de la planta, particularmente los tricomas (Johnson, 1956; Stipanovic, 1983; Agrawal, 1999). Se puede observar que en las plantas de vaina la presencia y abundancia de tricomas es mayor que en plantas de col (Rollins, 1993), algunos estudios revelan que la abundancia y longitud de los tricomas en la superficie de las hojas, están relacionados con la locomoción de los áfidos (Moran, 1986). Por lo que es probable que las variaciones en la longitud de los apéndices de locomoción estén en parte relacionadas con la presencia, longitud y abundancia de tricomas en plantas de vaina.

El componente dos que explica la variación en la longitud y ancho del cuerpo sí se ve afectado por la variación del nitrógeno dentro y entre las plantas huésped. Ruiz-Montoya *et al.* (2005) registró dicha variación del cuerpo asociada a la planta huésped y una explicación a los resultados encontrados fue la calidad nutricional medida de acuerdo al contenido de nitrógeno, en donde el contenido de nitrógeno fue mayor en plantas de vaina que de col. Del mismo, modo se observó en dos especies de insectos de la familia Cixiidae, *Prokelisia dolus* y *P. marginata* que presentaron longitudes del cuerpo mayores sobre plantas de *Spartina* con alto

contenido de nitrógeno que sobre plantas con menor contenido de nitrógeno (Huberty y Denno, 2006).

Ahora bien entre las plantas de col los valores del ancho y largo del cuerpo fluctuaron de acuerdo a las variaciones de nitrógeno en forma distinta que entre las de plantas de vaina. Las variaciones del largo y ancho del cuerpo no siguieron un mismo patrón de acuerdo a las dosis de nitrógeno. Por lo que no se puede decir que en tanto se aumente la dosis de nitrógeno las longitudes en el largo y ancho del cuerpo del áfido aumentaran, ya que se observó que dicha variación fluctuó en función de la planta huésped.

Se ha observado que los áfidos presentan longitudes del cuerpo mayor cuando se encuentran en plantas con alta calidad nutricional. Longitudes del cuerpo grandes confieren mayor reproducción (Leather, 1994; Dixon, 1998; Nylon y Gotthard, 1998, Dixon y Kundu 1998), lo que en términos de adecuación representan individuos más exitosos (Nylon y Gotthard, 1998). El nitrógeno se tomó como una medida de la calidad nutricional de la planta, sugiriendo que el aumento de este elemento contribuye a una mayor calidad nutricional, sin embargo, es probable que otros elementos (Sandström, 1994; Chen *et al.*, 1997, Ashford, *et al.*, 2000) estén relacionados con la calidad nutricional y que pueden estar influenciando la variedad de respuesta plásticas detectadas en la longitud y ancho del cuerpo.

Esta variación de respuestas en las características morfológicas de *B. brassicae*, demuestran que este pulgón es plástico. Sin embargo, cabe recalcar que la ausencia de interacción de los genotipos con el ambiente indica que la plasticidad fenotípica

encontrada puede no tener potencial evolutivo por selección natural (Rausher, 1992; Núñez-Farfán *et al.*, 2003; Ananthkrishnan, 2005).

La plasticidad fenotípica detectada tanto en los caracteres fisiológicos como morfológicos, es importante en la evolución de este pulgón. Si la selección actúa sobre cierto valor de algún rasgo fenotípico es probable que exista algún evento evolutivo, tal como la especialización o la adaptación local. Sin embargo la poca (nula en la mayoría de los casos) interacción genotipo x ambiente detectada, no son bases suficientes para hablar de adaptación local o especialización. Pero es importante tener en consideración que estos pulgones son capaces de presentar una variación de respuestas ante las variaciones en el ambiente

Dicha variaciones entre los valores fisiológicos y morfológicos estuvieron en función de la planta huésped así como de la calidad nutricional dentro de una misma especie huésped. Por lo que es trascendental tener en consideración que los pulgones pueden percibir cambios no solo en el macro ambiente (temperatura, pH, altitud, latitud, entre otros) sino también en el micro ambiente impuesto por la planta huésped (calidad nutricional). Por tal motivo es importante tener en consideración la sensibilidad de los pulgones de percibir los cambios en el ambiente y la forma de resolver estos cambios. La plasticidad fenotípica detectada en este pulgón puede ser la forma en que este y muchos otros pulgones que se reproducen partenogenéticamente resuelvan los problemas de heterogeneidad ambiental y es probable que sea el mecanismo por el cual se mantenga varianza genética aún cuando la reproducción sexual este ausente.

Esta al igual que otras especies de pulgones son considerados plaga de cultivos

agrícolas (Blackman y Eastop, 2000), por lo que es primordial contar con un amplio conocimiento sobre las respuestas que pueden presentar los pulgones ante las medidas de control ya sean biológicas o químicas (Ananthkrishnan, 2005) y tener en cuenta que la plasticidad fenotípica puede actuar como un buffer y ocasionar que se fracase en dichas medidas de control.

CONCLUSIONES

En general se encontró varianza genética en la edad a la primera reproducción (EPR), el número de ninfas y r como medida de adecuación para los genotipos de *Brevicoryne brassicae* desarrollados en plantas de *Brassica oleraceae* (col) y *B. campestris* (vaina).

El desempeño de los pulgones fue distinto entre las dos plantas huésped y entre las variaciones de nitrógeno, detectándose así plasticidad fenotípica de los caracteres de historia de vida. Sin embargo solo en EPR la plasticidad fenotípica presentó potencial evolutivo dada la interacción genotipo-huésped. Mientras que en plantas de col se detectó plasticidad fenotípica en EPR y r entre las dosis de nitrógeno con potencial evolutivo mientras que en plantas de vaina se detectó solo en el carácter ninfas. Lo cual indicó que las variaciones en el contenido de nitrógeno en cada especie afectaron a los pulgones de forma distinta, lo que sugirió que la calidad nutricional de las plantas estuvo relacionada al contenido de nitrógeno y probablemente a otros elementos o características fenotípicas que no fueron considerados en este estudio.

Los datos morfológicos revelaron también diferenciación en cuanto al uso del huésped. Sin embargo, la plasticidad fenotípica detectada puede no tener potencial evolutivo por selección natural ya que no existe diferenciación genética entre las interacciones con el ambiente.

Estos resultados sugieren, que la evolución de la plasticidad en insectos fitófagos puede derivar no sólo del uso de diferentes especies huésped, sino que también puede ser en respuesta a las variaciones entre poblaciones de plantas, y en consecuencia influir en la dirección de la evolución de la interacción planta-insecto.

Tanto para los caracteres de historia de vida como para los caracteres morfológicos la plasticidad fenotípica puede ser el mecanismo por el cual se puede estar manteniendo la varianza genética necesaria para el uso de más de un huésped

REFERENCIAS

- Agrawal A.A. (1999) Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology*, **81**, 1804-1813.
- Agrawal, A.E. (2001) Phenotypic plasticity in the interaction and evolution of species. *Science*, **294**, 321-326
- Altieri M.A. y Nicholls C.I. (2003). Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, **72**, 203-211.
- Annan B.I., Ampong-Nyarko, K., Tingey W.M. y Schaefers G.A (1997) Interactions of fertilizer, cultivar selection, and infestation by cowpea aphid (Aphididae) on growth and yield of cowpeas. *International Journal of Pest Management*, **43**, 307-312
- Ananthkrishnan T.N. (2005). Perspectives and dimension of phenotypic plasticity in insects. En Ananthkrishnan T.N. y Whitman (eds). Insect phenotypic plasticity diversity of responses. Science Publisher, Inc. Enfield, USA. 1-23 pp.
- Archer, T. L., Bynum E. D., Onken, A. B y Wendt C. W. (1995) Influence of water and nitrogen fertilizer on biology of the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) on wheat. *Crop Protection*, **14**, 165–169.
- Ashford D.A., Smith W.A. y Douglas A.E. (2000). Living on a high sugar diet: the fate of sucrose ingested by a phloem-feeding insect, the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Journal of Insects Physiology*, **46**, 335-341.
- Ayres M.P y Thomas D.L. (1990). Alternative formulations of the mixed-model anova applied to quantitative genetics. *Evolution*, **44**, 221-226.
- Blackman, R.L y Eastop, V.H (2000) Aphids on the world's crops. 2a.ed. London.

- Borja, F y Lomônaco C. (2003). Phenotypic plasticity of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) raised on *Brassica oleracea* L. var. *acephala* (kale) and *Raphanus sativus* L. (radish). *Genetics Molecular Biology*, **26**,184-194.
- Bradshaw H.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **139**,963-973.
- Bull, J.J (1987) Evolution of phenotypic variance. *Evolution*, **41**, 303-315.
- Chen J.Q. Rhabéy B., Delobel N., Sauvion N, Guilaud J y Rebray G. (1997). Melon resistance to the aphid *Aphis gossyoi*: behavioral analysis and chemical correlation with nitrogenous compounds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **85**, 33-44.
- Cole, R.A. (1997) The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* on wild and cultivated brassica species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **85**, 121–133.
- De Jong, G. (1995) Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *American naturalis*, **145**, 493-512.
- DeWitt T.J. Andrew T. S y S Wilson S. (1998). Cost and limits of phenotypic plasticity. *Perspectives*, **13**,77-81.
- Dixon, A.F.G. (1966) The effect of population density and nutritive status of the host on the summer reproductive activity of the sycamore aphid. *Drepanosiphum platanoides* (Schr.). *Journal animal ecology*, **35**, 105-112.
- Dixon A.F.G. (1970) Quality and availability of food for a sycamore aphid population, in *Animal Populations in Relation to their Food Resource*. Watson, A., Ed., Blackwell Scientific, Oxford. 271-287p
- Dixon, A.F.G. (1971) The life cycle and host preferences of the bird cherry-oat

- aphid, *Rhopalosiphum padi* (L), and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annales applicate biology*, **68**, 135-147
- Dixon, A.F.G. y Kundu, R. (1998) Resource tracking in aphids: programmed reproductive strategies anticipate seasonal trends in habitat quality. *Oecologia*, **114**, 73-78.
- Douglas, A.E. (2006) Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 747–754.
- Falconer D.S. y Mackay T.F. (1996). Intoduction to quantitative genetics. 4a edición. Prentice Hall. Inglaterra.
- Fox, C.W. (2000) Maternal effects in insect-plant interaction: Lesson from desert seed beetle. *Recent Research Developments in Ecology*, **3**, 71-93.
- Fragoyiannis D.A., McKinlay R.G. y Mellon P.F. (1998). Studies of the growth, development and reproductive performance of the aphid *Myzus persicae* on artificial diets containing potato glycoalkaloids. *Journal of Chemical Ecology*, **27**, 1749-1762
- Fry J.D. (1992). The mixed model analysis of variance applied to quantitative genetics: Biological meaning of the parameters *Evolution*,**46**, 540-550.
- Fry J.D. (1996). The evolution of host specialization: are trade-offs overrated?. *American Naturalist*. **148**: s84-s107.
- Fuentes-Contreras E., Gianoli E., Ramírez C. y Niemeyer H.M. (2001). Ecología química de las relaciones entre áfidos y plantas. En: Anaya A.L., Espinoza-García T.J. y Cruz-Ortega R (eds). Relaciones químicas entre organismos. Aspectos básicos y Perspectivs de su aplicación. Insittuto de Ecología UNAM y Plaza Valdéz, S.A. de C.V. Siglo XXI. México. 305-375 p
- Givnish T.J. (2002). Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants.

Evolutionary Ecology, **16**, 213-242.

Görür, G. (2004) The importance of phenotypic plasticity in herbivorous insect speciation. En: *Insects and Phenotypic Plasticity* (ed. by D. Whitman and T. N. Ananthakrishnan),. Science Publishers, Enfield, New Hampshire. 145–171p

Görür G., Lomônaco C y Mackenzie (2005). Phenotypic plasticity un host-plant specialisation in *Aphis fabae*. *Ecological Entomology*, **30**, 657-664.

Gregory P., Avé D. y Tingey W.M. (1986). Insect-defensive chemistry of potato glandular trichomes. En Juniper B. y Southwood R (eds). *Insects and the plant surface*. Eduard Arnold. Gran Bretaña. . 173-183

Haribal M. y Renwick J.A. (2005). Plasticity in insects responses to variable chemistry of host plants. En Ananthkrisnan T.N. y Whitman (eds). *Insect phenotypic plasticity diversity of responses*. Science Publishers, Inc. Enfield, USA. 59-80 p

Hartl D.L. y Clark G.A. (1997) *Principles of population genetics*. 3ª edición. Edit. Sinauer. Canadá, EUA.

Hilderbrand D.F., Brow G.C, Jackson D.D. y Hamilton-Kemp T.R. (1993). Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. *Journal of Chemical Ecology*, **19**, 1875-1887.

Honêk, A. (1990) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos*, **66**, 483-492.

Huberty A.F. y Denno R.F. (2006). Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two Planthoppers with divergent life-history strategies. *Oecologia*, **149**, 444-455

Jahn, G.C., Almazan, L.P. y Pacia J. (2005) Effect of Nitrogen Fertilizer on the Intrinsic Rate of Increase of *Hysteroneura setariae* (Thomas) (Homoptera:

- Aphididae) on Rice (*Oryza sativa* L.) *Environmental Entomology*, **34**, 938-943.
- Jain S. (1978). Inheritance of phenotypic plasticity in soft chess, *Bromus mollis* L. (Graminae). *Experientia*, **34**, 835-836.
- Jansson J. y Ekbohm, B. (2002) The effect of different plant nutrient regimens on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* growing on petunia. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **104**, 109–116
- Johnson, B. (1956). The influence on aphids of the glandular hairs on tomato plants. *Plant Pathway*, **5**, 131-132.
- Kairo M. T. K y Murphy S.T. (1999) Temperature and plant nutrient effects on the development, survival and reproduction of *Cinara* sp. nov., an invasive pest of cypress trees in Africa. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **92**, 147-156.
- Kaplan, R.H. y Cooper, W.S. (1984) The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of “adaptativo coin-flipping” principle. *Annales naturals*, **123**, 393-410.
- Karley A.J., Douglas, A.E. y Parker W.E. (2002) Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. *Journal of Experimental Biology*, **205**, 3009-3018.
- Kirkpatrick, M y Lande R. (1989). The evolution of maternal characters. *Evolution*, **43**, 485-503.
- Lande R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, **33**, 402-416.
- Lande R. y Arnold S.J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, **37**, 1210-1226.
- Leather S.R. (1994). Life history traits of insects herbivores in relation to host quality
En: Bernays E.A. (ed). Insect-Plant interaction. CRC Press USA. 175-207p.

- Leather, S.R. y Dixon, A.F.G (1982) Secondary host preferences and reproductive activity of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Annals of Applied Biology*, **101**, 219-228.
- Miyasaka, S.C., Hansen J., McDonald T.J y Miyasaka G.K. (2005) Effects of nitrogen and potassium in kikuyu grass on feeding by yellow sugarcane aphid. *Crop protection*, **26**, 511-517.
- Morales H., Perfecto I y Ferguson B. (2001) Traditional fertilization and its effect on corn insect populations in the Guatemalan highlands. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, **84**, 145-155.
- Moran, N. (1983) Seasonal shifts in host usage in *Uroleucon grivicorne* (Homoptera: Aphididae) and implications for the evolution of host alternation in aphids. *Ecological Entomology*, **8**, 371-382.
- Moran, N. (1986) Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (homoptera: aphididae), *Evolution*, **40**, 1044-1050.
- Morris, R.F. (1967) Influence of paternal food quality on the survival of *Hyphantria cunea*. *Canadian Entomologist*, **99**, 24-33
- Noordwijk A.V. (1989). Reaction Norms in Genetical Ecology. Studies of the great tit exemplify the combination of ecophysiology and quantitative genetics. *BioScience*, **39**, 453-458.
- Nottingham S.F, Hardie J., Dawson G.W., Hick A.J., Pickett J.A., Wadhams L.J., y Woodcock C.M (1991). Behavioral and electrophysiological responses of aphid to host and nonhost plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, **17**, 1231-1242.
- Núñez-Farfan J, Careaga S.A, Fornoni J, Ruiz-Montoya L y Valverde P. (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas **6**: 16-24.

- Nylon, S. y Gotthard, K. (1998). Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, **43**, 63-83
- Omar, H.I.H., Haydar, M.F. y Afifi, F.M.L. (1993). Effect of NPK and their combinations as soil fertilizers on tomato infestation with certain insects. *Egyptian Journal of Agricultural Research*, **71**, 195-205.
- Pereira C.D. y Lomônaco, C. (2001) Plasticidade fisiológica e comportamental de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) em duas variedades de *Brassica oleraceae* L. *Neotropical Entomology*, **30**, 29-35
- Pickett, J.A., Wadhams J.L. y Woodcock C.M. (1992). The chemical ecology of aphids. *Annual Reviews of Entomology*, **37**,67-90.
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution*, **20**,481-486.
- Ponder, K.L., Prithard R, Harrington R y Bale J.S. (2000). Difficulties in location and acceptance of phloem sap combined with reduced concentration of phloem amino acids explain lower performance of the aphids *Rhopalosiphum padi* on nitrogen deficient barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **97**, 203-210.
- Rausher, M.D. (1992). Natural Selection and the evolution of plant-insect interaction. En: Roitberg B.D. y Isman M.B. (eds), *Insect chemical ecology and evolutionary approach*. Champan and Hall. EUA. 20-88p.
- Relyea, A. (2002) Costs of phenotypic plasticity. *The American Naturalist*, **159**,272-282.
- Riedell, W. E. y Kieckhefer, R. W. (1993) Nitrogen fertilizer management and grain yield loss to Russian wheat aphids. *Cereal Research Communications*, **21**, 57-61.

- Rodríguez R.L. y Greenfield M.D. (2003) Genetic variance and phenotypic plasticity in a component of female mate choice in an ultrasonic moth. *Evolution*, **56**, 1304-1313
- Roff, D.A (1992) *The evolution of life histories*. Chapman y Hall, New York
- Roff, D.A. (1997) *Evolutionary quantitative genetics*. Chapman y Hall, New York
- Rollins, 1993. Rollins RC (1993) *The Cruciferae of continental North America*. Stanford University Press, Palo Alto
- Rossiter, M.C. (1996). Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 451-476.
- Ruiz-Montoya, L. (2004) *Adaptación local de Brevicoryne brassicae (Homoptera: Aphididae) a dos especies huésped*. Doctorate thesis. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Ruiz-Montoya L, Núñez Farfán J y Vargas J. (2003). Host-associated genetic structure of Mexican population of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. (Homoptera: Aphididae). *Heredity*, **91**, 415-424.
- Ruiz-Montoya L. y Núñez Farfán J (2004) Local adaptation of *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphididae) to host plant at Los Altos de Chiapas, Mexico. En: Simon JC, Dedryver CA, Rispe C, Hullém (eds) *Aphids in a new millenium*, *Institutte National de la Recherche Agronomique (INRA) Paris, France*, 261–266p
- Ruiz-Montoya, Núñez Farfán J y Domínguez C.A. (2005). Changes in morphological traits of the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) associated with the use of different host plants. *Ecological Research*, **20**, 591-598.
- Sampeiro R.G. (1997). *Hidroponía Básica. El cultivo fácil y rentable de plantas sin tierra*. Ed Diana. México.

- Sandström J. (1994). Performance of pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) clones on host plants and synthetic diets mimicking the same plants phloem amino acid composition. *Journal Insect of Physiology*, **40**, 1051-1057 .
- Scheiner M.S. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review Ecological Systematic*, **24**,35-69
- Schlichting C. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology Systematic*, **17**, 667-693
- Schlichting C y Pigliucci M. (1993). Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *American Naturalist*, **142**, 366-370.
- Schütz K., Bonkowski M. y Scheu S. (2007) Effects of collembola and fertilizers on plant performance (*Tricum aestivum*) and aphid reproduction (*Rhopalosiphum padi*). *Basic and Applied Ecology*, In Press.
- Silva-Krott I. U., Singh, P., Lali, T. S. y Muniappan, R. (1995) Influence of fertilizers and wind on aphid infestation and cucumber yield. *Micronesica*, **28**, 25-30.
- Singh R. P., Yazdani, S. S., Verma, G. D. y Singh, V. N. (1995) Effect of different levels of nitrogen, phosphorus and potash on aphid infestation and yield of mustard. *Indian Journal of Entomology*, **57**, 18-21.
- Soto B. F y Ramírez M. A. (1992) Hidroponía. Núcleo Formación y Servicios Tecnológicos agropecuarios. Centro Nacional Especializado, Granja modelo. Instituto Nacional de Aprendizaje, Llave del progreso. San José Costarica.
- Spitzer, B. W. (2004) Maternal effects in the soft scale insect *Saissetia coffeae* (Hemiptera:coccidae). *Evolution*, **58**, 2452-2461.
- Stipanovic R.D (1983). Function and chemistry of plant trichomes and glands in insect resistance, En: Hedin P. A. (ed.), Plant Resistance to Insects. American. Chemical. Society., Washington, DC. 69-94 p

- Stearns S.C. (1989). The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *BioScience*. **38**:436-445.
- Stearns S.C.(1992). The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford, Nueva York, Tokyo.
- Strong D.R., Simbreloff, D.S., Abele L.G. y Thistle A.B. 1984. Ecological, communities: conceptual issues and the evidence. Princenton University Press.
- Sultan S.E. y Spencer HG (2002) Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, **160**,271–283
- Suttie J.W. (1979). Fundamentos de Bioquímica. 2a edición. Editorial Interamericana. México, D.F.
- Thompson, J.D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**, 246-249.
- vanEmdem A.F. y Bashford M.A. (1971). The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **14**,349-360
- vanEmden, H.F y Bashford M.A. (1969) A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to soluble nitrogen concentrations and least age (leaf position) in the Brussels sprout plant. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **12**, 351-364.
- Via, S. (1984). The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution*, **38**, 896-905
- Via, S. (1991) The genetic structure of host plant adaptation in spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution*, **45**, 827–857.

- Via, S. (1993). The Evolution of Phenotypic Plasticity: What do we really know?. En: Real L.A (ed). *Ecological Genetics*. Princeton University Press. 35-57p.
- Via, S y Lande, R (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**, 505-522.
- Via, S. y Shaw, A.J. (1996). Short-term evolution in the size and shape of pea aphids. *Evolution*, **50**, 163–173.
- Via S, Gomulkiewicz, R.E., De Long G., Scheiner, S.M., Schlichting C.D, y Van Tienderen P.H (1995) Adaptive phenotypic plasticity:, Consensus y and Controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 212-217.
- Wu R. (1998). The detection of plasticity genes in heterogeneous environments. *Evolution* **4**:967-977.
- West-Eberhard, M.J.(2003) Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.
- Windig J.C, Kovel A. y Jong G. (2004). Genetics and Mechanics of plasticity. En DeWitt T.J. y Scheiner S.M. (eds). Phenotypic plastic functional and conceptual approaches. Oxford University. 31-49 p.
- Wyatt J.I y White P.F. (1977). Simple estimation of intrinsic increase rates for aphids and tetranychid mites. *Journal Applied Ecology*, **14**, 757-766
- Yusuf S.W. y Collins G. G. (1998). Effect of soil sulphur levels on feeding Preference of *Brevicoryne brassicae* on brussels sprouts. *Journal of Chemical Ecology*, **24**,417-424.

CUADROS y FIGURAS

Cuadro 1. Contenido de nitrógeno (cmol/kg) en plantas de *Brassicae campestris* (col) y *B. oleraceae* (col) bajo tres dosis de nitrógeno, mínima, óptima y máxima.

Dosis de nitrógeno	Contenido de nitrógeno (cmol/kg)		Total
	<i>B. oleraceae</i>	<i>B. campestris</i>	
Mínima	57.2	84.8	71.0
Óptimo	139.7	150.4	145.0
Máxima	175.6	204.8	190.2
Total	124.2	146.6	

Cuadro 2. Resumen del método Cría de áfidos y Plasticidad fisiológica (ver detalle en el texto).

Huésped origen	Huésped común	Factores de respuesta	Genotipos	Huésped receptor	Dosis de nitrógeno	Factores de respuesta	
COL	B r o c o l i	EPR	r bajo	COL	Mínimo n=80	EPR	
			r alto		Óptimo n=80		
			r bajo		Máximo n=80		
		Ninfas	r alto		VAINA	Mínimo n=80	Adecuación (r)
			r bajo			Óptimo n=80	
			r alto			Máximo n=80	
Longevidad	r bajo	VAINA	Mínimo n=80	Adecuación (r)			
	r alto		Óptimo n=80				
	r bajo		Máximo n=80				
Tasa intrínseca de crecimiento (r)	r alto		VAINA	Mínimo n=80	Adecuación (r)		
	r bajo			Óptimo n=80			
	r alto			Máximo n=80			

Cuadro 3. Promedio (± 1 error estándar) y análisis de varianza de edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas), longevidad y adecuación (r) de genotipos de *Brevicoryne brassicae* provenientes de *B. campestris* (vaina) y de *B. oleracea* var. *capitata* (col) y desarrollados en *B. oleraceae* var. *italica* (brócoli).

Caracter	Huésped		F	P
	<i>B. oleraceae</i>	<i>B. campestris</i>		
EPR (media ± 1 ee)	14.3 \pm 0.52	14.8 \pm 0.44	0.6	0.4
ninfas (media ± 1 ee)	24.4 \pm 1.72	21.4 \pm 1.52	1.8	0.2
Longevidad (media ± 1 ee)	35.4 \pm 0.71	37.6 \pm 1.28	2.4	0.1
r (media ± 1 ee)	0.168 \pm 7.66 $\times 10^{-3}$	0.153 \pm 5.60 $\times 10^{-3}$	2.17	0.15

Cuadro 4. Análisis de varianza sobre edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) y r de genotipos de *Brevicoryne brassicae* desarrollados en *Brassicae. campestris* (vaina) y de *B. oleracea* (col) con tres dosis de nitrógeno

Carácter	Factores	GL	SC	CM	F	P
EPR	Genotipo (G)	7	104.135	14.876	8.650	<0.0001
	Nitrógeno (N)	2	7.934	3.967	2.307	0.101
	Huésped (H)	1	2.685	2.685	1.561	0.212
	G x N	14	38.360	2.740	1.593	0.078
	G x H	7	22.986	3.284	1.909	0.067
	N x H	2	6.050	3.025	1.759	0.174
	N x G x H	14	31.557	2.254	1.311	0.197
	Error	406	698.290	1.720		
ninfas	Genotipo (G)	7	3991.521	570.217	2.114	0.041
	Nitrógeno (N)	2	1788.437	894.219	3.316	0.037
	Huésped (H)	1	884.258	884.258	3.279	0.071
	G x N	14	3858.679	275.620	1.022	0.430
	G x H	7	1399.959	199.994	0.742	0.637
	N x H	2	2307.892	1153.946	4.279	0.015
	N x G x H	14	5390.223	385.016	1.428	0.137
	Error	406	109491.850	269.684		
r	Genotipo (G)	7	0.104	0.015	6.973	<0.0001
	Nitrógeno (N)	2	0.011	0.006	2.600	0.076
	Huésped (H)	1	0.012	0.012	5.608	0.018
	G x N	14	0.044	0.003	1.474	0.117
	G x H	7	0.018	0.003	1.225	0.287
	N x H	2	0.004	0.002	0.909	0.404
	N x G x H	14	0.036	0.003	1.200	0.272
	Error	406	0.866	0.002		

Cuadro 5. Promedio de la edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) y r de los genotipos de *Brevicoryne brassicae* desarrollados en *Brassicae campestris* (vaina) y *B. oleracea* (col) con tres dosis de nitrógeno.

Carácter	Dosis de nitrógeno	Huésped	
		Col	Vaina
EPR (media \pm 1 ee)	mínimo	11.0 \pm 0.1	10.8 \pm 0.2
	óptimo	11.0 \pm 0.2	10.6 \pm 0.2
	máximo	10.5 \pm 0.1	10.6 \pm 0.2
	Total	10.8 \pm 0.1	10.7 \pm 0.1
ninfas (media \pm 1 ee)	mínimo	55.7 \pm 1.9	52.9 \pm 2.0
	óptimo	54.2 \pm 1.8	56.9 \pm 1.8
	máximo	54.7 \pm 2.0	63.3 \pm 2.0
	Total	54.9 \pm 1.1	57.6 \pm 1.1
r (media \pm 1 ee)	mínimo	0.27 \pm 0.005	0.27 \pm 0.007
	óptimo	0.27 \pm 0.005	0.29 \pm 0.006
	máximo	0.28 \pm 0.005	0.29 \pm 0.005
	Total	0.27 \pm 0.003	0.28 \pm 0.003

Cuadro 6. Análisis de varianza de edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) de los genotipos de *Brevicoryne brassicae* desarrollados en *Brassicae campestris* (vaina) bajo tres dosis de nitrógeno.

Caracter	Factor	GL	SC	CM	F	P
EPR	Genotipo (G)	7	86.325	12.332	6.093	<.0001
	Nitrógeno (N)	2	3.243	1.622	0.801	0.450
	G*N	14	33.174	2.370	1.171	0.300
	Error	203	410.892	2.024		
ninfas	Genotipo (G)	7	2157.629	308.233	1.149	0.334
	Nitrógeno (N)	2	3964.025	1982.013	7.391	0.001
	G*N	14	6565.529	468.966	1.749	0.049
	Error	203	54436.221	268.159		
r	Genotipo (G)	7	0.974	0.005	1.034	0.357
	Nitrógeno (N)	2	16.349	0.013	4.960	<.0001
	G*N	14	7.723	0.003	1.172	0.299
	Error	203	0.487	0.002		

Cuadro 7. Análisis de varianza de edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) y r de los genotipos de *Brevicoryne brassicae* desarrollados en *B.oleraceae* (col) bajo tres dosis de nitrógeno.

Caracter	Factor	GL	SC	CM	F	P
EPR	Genotipo (G)	7	42.329	6.047	4.271	0.0002
	Nitrógeno (N)	2	10.870	5.435	3.839	0.023
	G*N	14	37.943	2.710	1.914	0.027
	Error	203	287.397	1.416		
ninfas	Genotipo (G)	7	3217.741	459.677	1.695	0.112
	Nitrógeno (N)	2	118.109	59.055	0.218	0.805
	G*N	14	2942.667	210.191	0.775	0.696
	Error	203	55055.628	271.210		
r	Genotipo (G)	7	0.034	0.005	2.575	0.015
	Nitrógeno (N)	2	0.004	0.002	1.116	0.330
	G*N	14	0.045	0.003	1.721	0.054
	Error	203	0.380	0.002		

Cuadro 8. Análisis de correlaciones entre tres dosis de nitrógeno para la edad a la primera reproducción (EPR) número de ninfas (ninfas) y r (adecuación) de genotipos de *Brevicoryne brassicae* desarrollados en Brassica oleraceae (Col) y *B. campestris* (vaina)

Huésped	Carácter	Dosis de nitrógeno		
		máximo-óptimo	máximo-mínimo	óptimo-mínimo
Col	EPR	$r^2 = 0.604$	$r^2 = -0.289$	$r^2 = 0.413$
		$P = NS$	$P = NS$	$P = NS$
		$r^2 = 0.19$	$r^2 = 0.631$	$r^2 = 0.142$
	ninfas	$P = NS$	$P = NS$	$P = NS$
		$r^2 = 0.591$	$r^2 = -0.168$	$r^2 = 0.388$
		$P = NS$	$P = NS$	$P = NS$
vaina	EPR	$r^2 = 0.38$	$r^2 = 0.636$	$r^2 = 0.771$
		$P = NS$	$P = NS$	$P < 0.05$
		$r^2 = 0.001$	$r^2 = -0.734$	$r^2 = 0.395$
	ninfas	$P = NS$	$P < 0.05$	$P = NS$
		$r^2 = 0.577$	$r^2 = 0.721$	$r^2 = 0.741$
		$P = NS$	$P < 0.05$	$P < 0.05$

Cuadro 9. Componentes principales de ocho medidas morfológicas de *Brevicoryne brassicae* desarrolladas en plantas de *Brassicae campestris* y *B. oleracea* con diferentes dosis de nitrógeno.

Carácter	CP1	CP2
LC	0.223	0.647
AC	0.178	0.704
FM	0.397	-0.047
TM	0.419	-0.152
FP	0.417	-0.103
TP	0.411	-0.157
SA3	0.386	-0.123
SA4	0.306	-0.104
<i>Eigenvalue</i>	62.176	17.563
Porcentaje del total	62.176	79.738

Cuadro 10. Análisis de varianza sobre los scores de los dos primeros componentes principales que explican la variaciones morfológicas de *Brevicoryne brassicae* desarrolladas en plantas de *Brassicae campestris* y *B. oleracea* con diferentes dosis de nitrógeno

Factor	GL	SC	CM	F	P
CP1					
Genotipo (G)	7	75.025431	10.71792	2.3909	0.023
Huésped (H)	1	97.671449	97.67145	21.788	<0.0001
Dosis de nitrógeno (N)	2	5.785329	2.89266	0.6453	0.5257
G*H	7	27.887645	3.98395	0.8887	0.5165
G*N	14	37.238586	2.6599	0.5934	0.8683
N*H	2	12.945427	6.47271	1.4439	0.2386
H*N*G	14	56.59049	4.04218	0.9017	0.558
Error	187	838.2843	4.4828		
CP2					
Genotipo (G)	7	18.349019	2.621288	1.9236	0.068
Huésped (H)	1	0.638447	0.638447	0.4685	0.4945
Dosis de nitrógeno (N)	2	0.163009	0.081504	0.0598	0.942
G*H	7	12.711893	1.815985	1.3326	0.237
G*N	14	16.673848	1.190989	0.874	0.588
N*H	2	10.330931	5.165466	3.7906	0.0243
H*N*G	14	12.764579	0.911756	0.6691	0.8026
Error	187	254.82588	1.36271		

Cuadro 11. Análisis de regresión lineal entre los caracteres fisiológicos: edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) y adecuación (r) y los morfológicos: componente principal 1(CP1) y componente principal 2 (CP2) de *Brevicoryne brassicae*.

Caracteres fisiológicos	Componentes principales	β (\pm e.e)	F	P	r^2
EPR	CP1	-0.0073 \pm 0.008	0.803	0.371	0.003
	CP2	0.0065 \pm 0.008	0.634	0.427	0.003
ninfas	CP1	0.0379 \pm 0.018	4.309	0.039	0.018
	CP2	0.0013 \pm 0.018	0.005	0.944	0.000
r	CP1	0.0149 \pm 0.011	1.835	0.177	0.008
	CP2	-0.0021 \pm 0.011	0.036	0.849	0.000

Cuadro 12. Análisis de regresión lineal entre los caracteres fisiológicos: edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) y adecuación (r) y los morfológicos: componente principal 1(CP1) y componente principal 2 (CP2) de *Brevicoryne brassicae* entre las plantas huésped donde se desarrollaron (col y vaina).

Huésped	Caracteres fisiológicos	Componentes principales	β (\pm e.e)	F	P	r^2
Col	EPR	CP1	-0.0109 \pm 0.011	0.925	0.338	0.008
		CP2	-0.0036 \pm 0.011	0.104	0.748	0.001
	ninfas	CP1	0.0416 \pm 0.028	2.227	0.138	0.019
		CP2	-0.0063 \pm 0.027	0.053	0.818	0.021
	r	CP1	0.0100 \pm 0.015	0.441	0.508	0.004
		CP2	0.0041 \pm 0.013	0.077	0.782	0.001
Vaina	EPR	CP1	-0.0032 \pm 0.013	0.063	0.802	0.001
		CP2	0.0142 \pm 0.012	1.449	0.231	0.012
	ninfas	CP1	0.0371 \pm 0.027	1.945	0.166	0.017
		CP2	0.0081 \pm 0.025	0.105	0.746	0.030
	r	CP1	0.0148 \pm 0.017	0.714	0.400	0.006
		CP2	-0.0061 \pm 0.016	0.141	0.708	0.001

Cuadro 12. Análisis de regresión lineal entre los caracteres fisiológicos: edad a la primera reproducción (EPR), número de ninfas (ninfas) y adecuación (r) y los morfológicos: componente principal 1(CP1) y componente principal 2 (CP2) de *Brevicoryne brassicae* de acuerdo a las dosis de nitrógeno de las plantas huésped.

Dosis de nitrógeno	Caracteres fisiológicos	Componentes principales	β (\pm e.e)	F	P	r^2
Mínimo	EPR	CP1	-0.0071 \pm 0.014	0.270	0.605	0.004
		CP2	0.0090 \pm 0.013	0.467	0.496	0.006
	ninfas	CP1	0.0634 \pm 0.032	3.860	0.053	0.050
		CP2	0.0253 \pm 0.032	0.645	0.425	0.009
	r	CP1	0.0010 \pm 0.020	0.002	0.962	0.054
Óptimo	EPR	CP2	0.0142 \pm 0.020	0.532	0.468	0.085
		CP1	-0.0213 \pm 0.017	1.593	0.211	0.023
	ninfas	CP2	0.0082 \pm 0.017	0.226	0.636	0.003
		CP1	0.0138 \pm 0.030	0.209	0.649	0.003
	r	CP2	-0.0120 \pm 0.031	0.155	0.695	0.002
		CP1	0.0425 \pm 0.021	3.947	0.051	0.000
Máximo	EPR	CP2	-0.0088 \pm 0.022	0.158	0.692	0.048
		CP1	0.0069 \pm 0.012	0.318	0.574	0.004
	ninfas	CP2	0.0024 \pm 0.012	0.037	0.848	0.000
		CP1	0.0393 \pm 0.032	1.487	0.226	0.017
	r	CP2	-0.0117 \pm 0.033	0.128	0.721	0.002
	CP1	0.0013 \pm 0.016	0.007	0.936	0.000	
		CP2	-0.0123 \pm 0.016	0.576	0.450	0.082

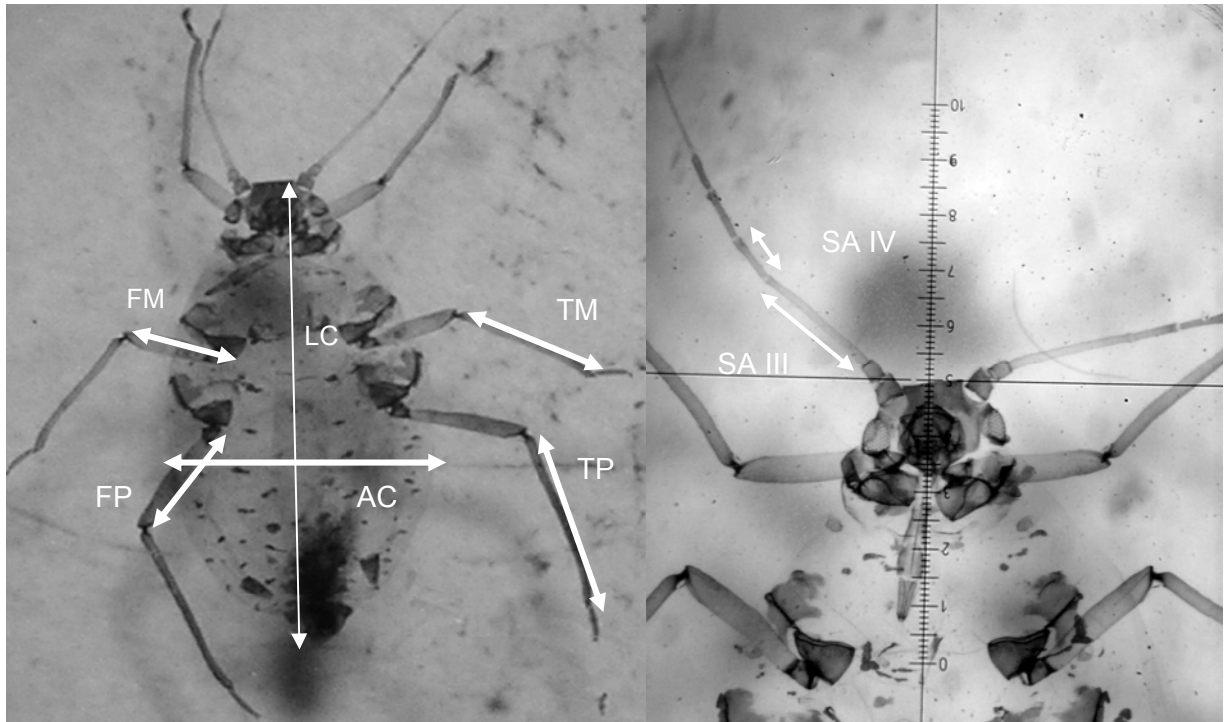


Figura 1. Características morfológicas medidas en *Brevicorynae brassicae*. Longitud (LC) y ancho (AC) del cuerpo, longitud de las tibias media (TM) y posterior (TP), longitud de los fémures medio (FM) y posterior (FP), longitud de los segmentos antenales tres (SA3) y cuatro (SA4).

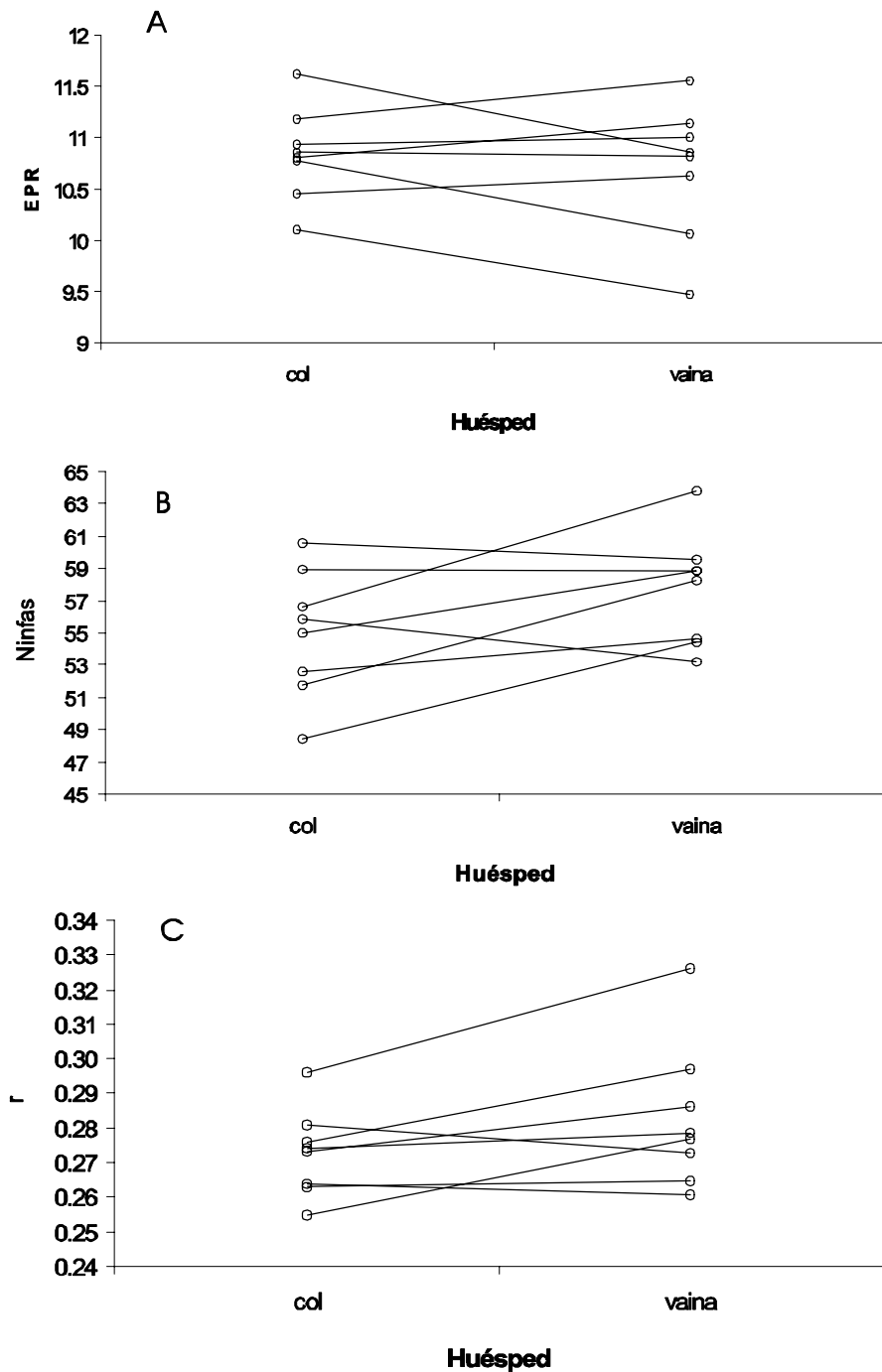


Figura 2. Normas de reacción de los genotipos de *Brevicorynae brassicae* desarrollados en plantas de *Brassicae. oleraceae* (col) y *B. campestris* (vaina). Cada línea representa un genotipo y cada círculo es el promedio de al menos 10 individuos en A) edad a la primera reproducción (EPR), B) número de ninfas (ninfas) y c) adecuación (r).

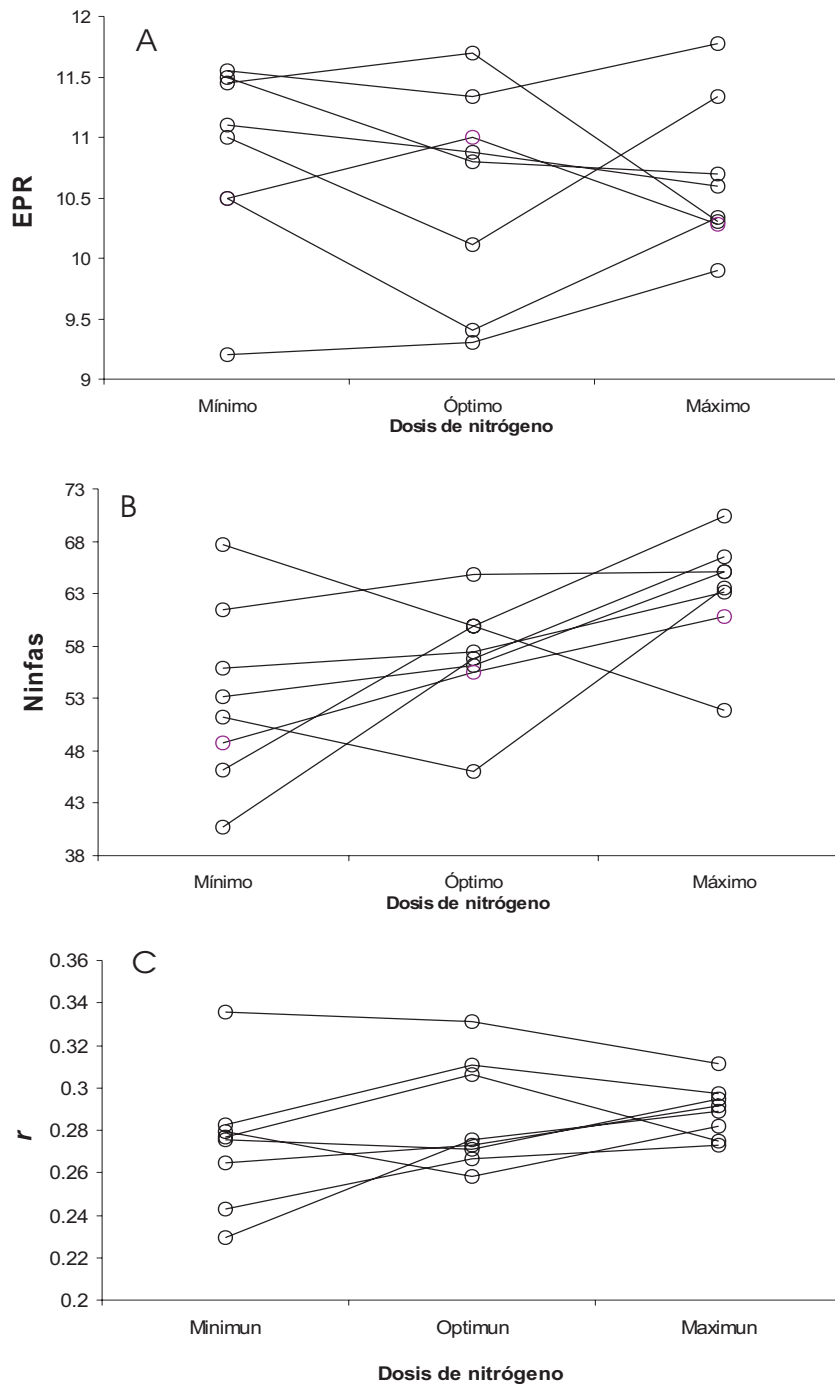


Figura 3. Normas de reacción de los genotipos de *Brevicorynae brassicae* desarrollados en plantas de *B. campestris* (vaina). Cada línea representa un genotipo y cada círculo es el promedio de al menos 10 individuos en A) edad a la primera reproducción (EPR), B) número de ninfas (ninfas) y c) adecuación (r).

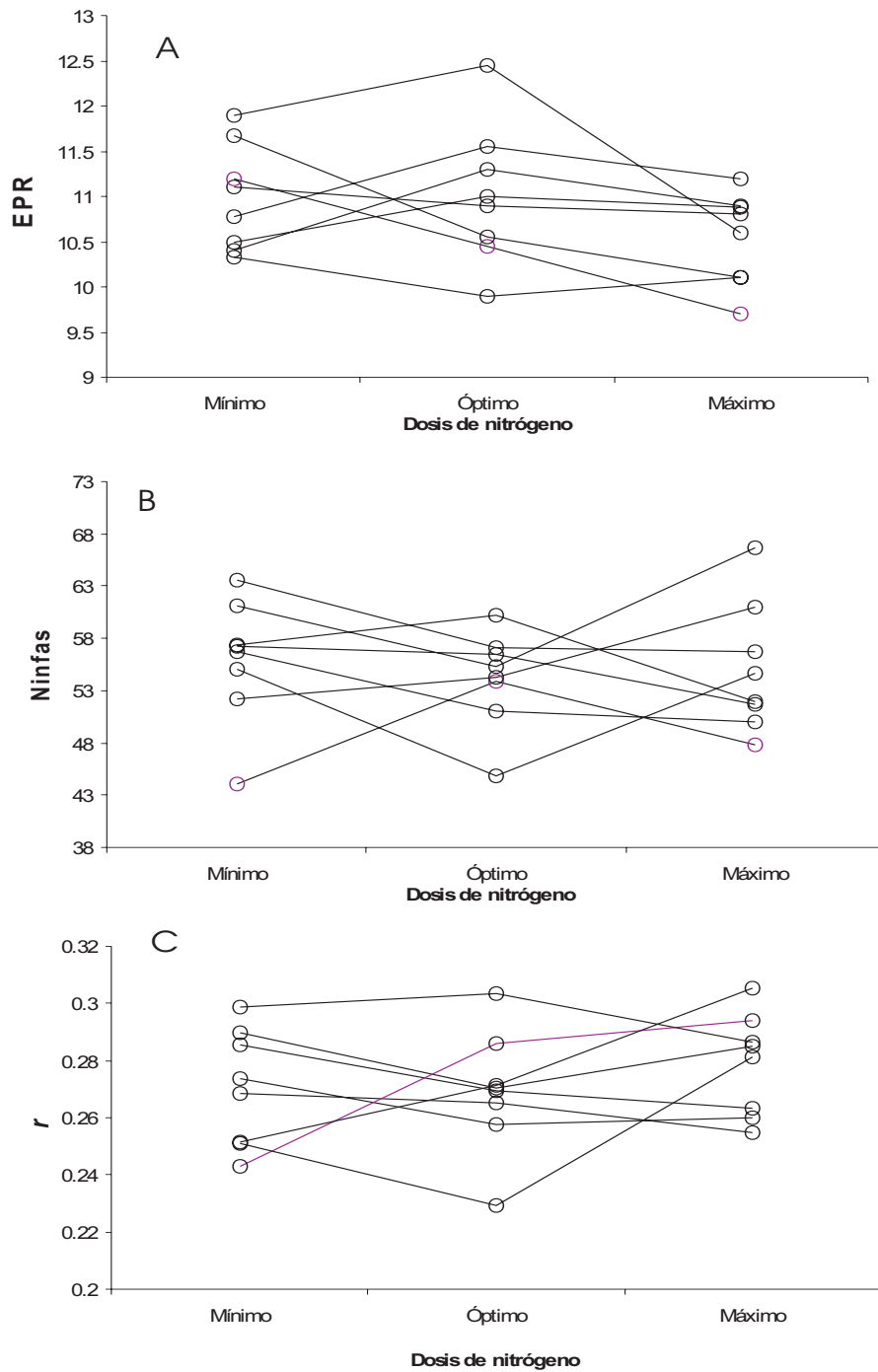


Figure 4. Normas de reacción de los genotipos de *Brevicorynae brassicae* desarrollados en plantas de *B. oleraceae* (col). Cada línea representa un genotipo y cada círculo es el promedio de al menos 10 individuos en A) edad a la primera reproducción (EPR), B) número de ninfas (ninfas) y c) adecuación (r).

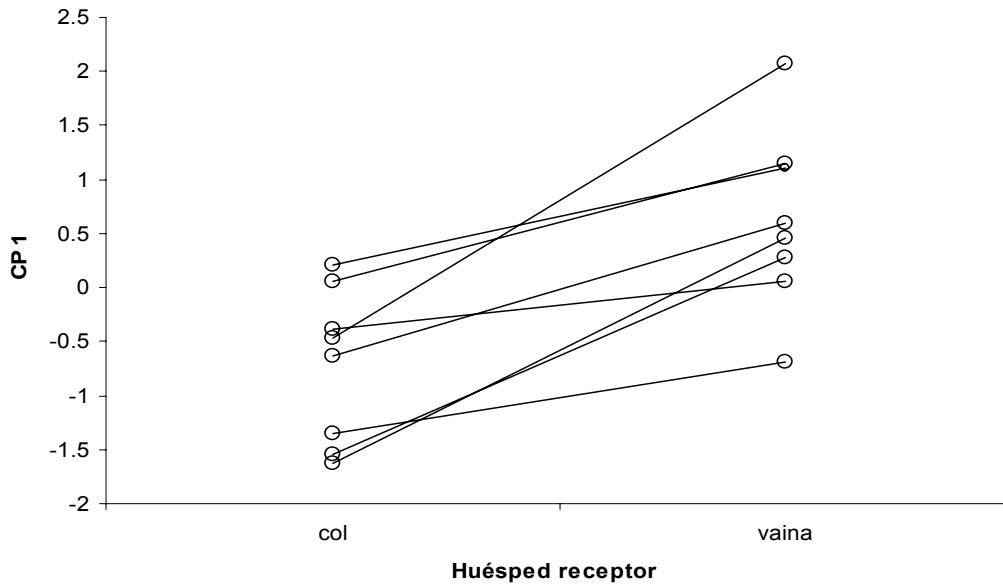


Figura 5. Normas de reacción de los genotipos de *B. brassicae* desarrollados en plantas *Brasicae oleracea* (col) y *B. campestris* (vaina). Cada línea representa un genotipo y cada círculo es el promedio de al menos 10 individuos del primer componente principal que explica la variación de los apéndices

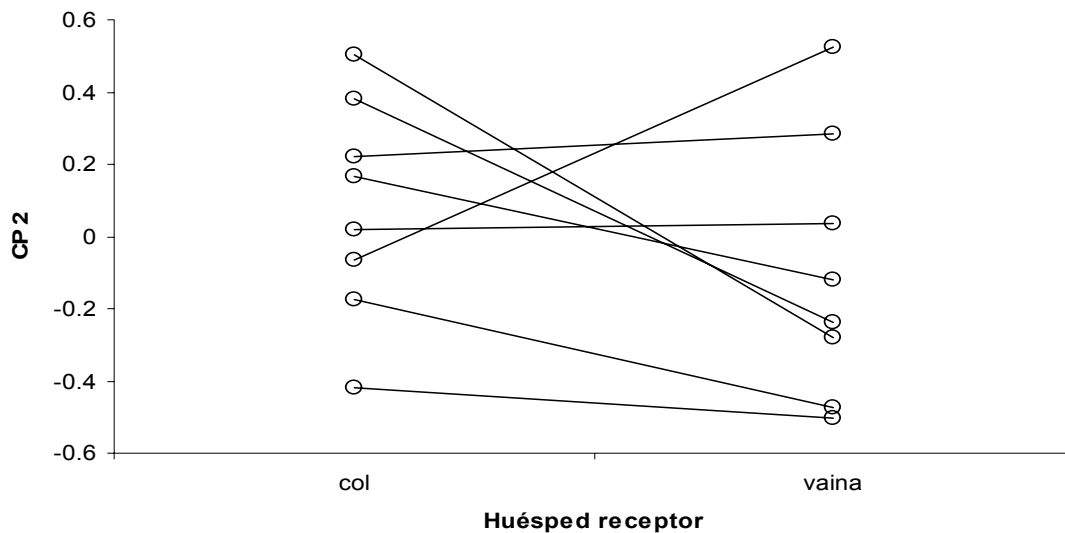


Figura 6. Normas de reacción de *B. brassicae* desarrollados en plantas *Brasicae oleracea* (col) y *B. campestris* (vaina). Cada línea representa un genotipo y cada círculo es el promedio de al menos 10 individuos del segundo componente principal que explica la variación del largo y ancho del cuerpo de los genotipos

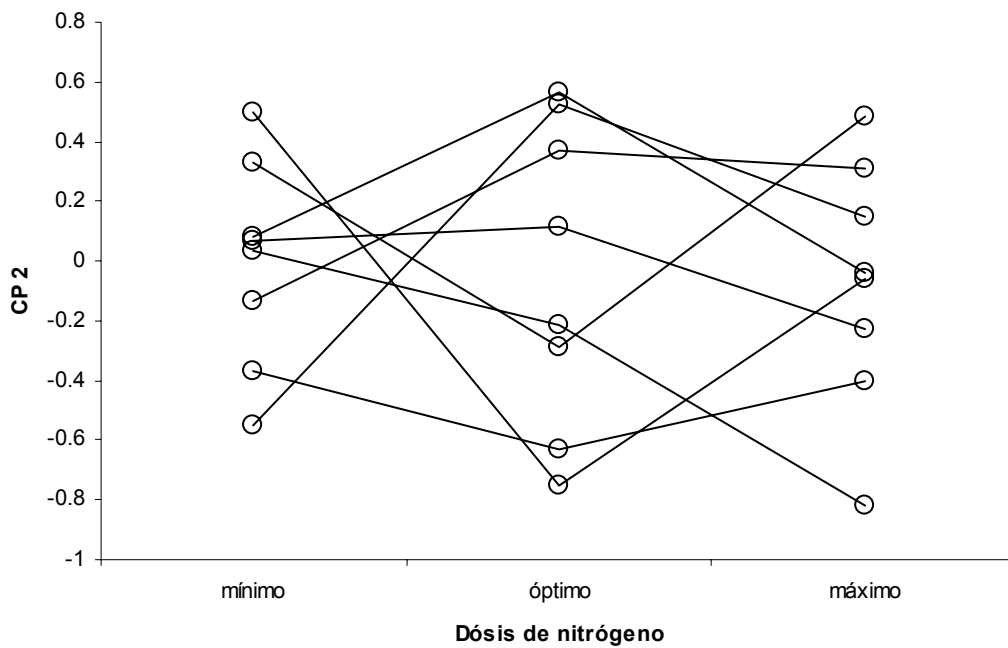


Figura 7. Normas de reacción de *B. brassicae* desarrollados en plantas con diferentes dosis de nitrógeno. Cada línea representa un genotipo y cada círculo es el promedio de al menos 10 individuos del segundo componente principal que explica la variación del largo y ancho del cuerpo de los genotipos

**PHENOTYPIC PLASTICITY IN *Brevicoryne brassicae* AS RESPONSE OF
NITROGEN CONTENT IN TWO HOST PLANTS**

KARLA LEAL –AGUILAR, LORENA RUIZ-MONTOYA, HUGO PERALES-RIVERA
AND HELDA MORALES

El Colegio de la Frontera Sur.

Running title: Plasticity in *Brevicoryne brassicae*

Correspondance author: Karla Leal Aguilar, Posgrado, El Colegio de la Frontera
Sur. Carr Panamericana y Periferico Sur s/n. Telephone/fax 019676749000 ext 1600;
e-mail: kleal@posgrado.ecosur.mx kleal11@hotmail.com

Abstract.

1. In The Highlands of Chiapas, the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* principally feeds on *Brassica oleracea* (cabbage) and *B. campestris* (turnip). These two host plants, and their nutritional quality, may represent environmental variation for the aphid which could influence plastic responses.
2. The objectives of this study were to establish whether the plant's nutritional quality, measured by nitrogen content, causes changes in life history traits of *Brevicoryne brassicae*, as well as the proportions of these changes which are attributable to genetic and environmental causes.
3. With the use of hydroponics, cabbage and turnip plants were fertilized with three different nitrogen doses: minimum (50 ppm), optimum (200 ppm) and maximum (400 ppm) in order to alter the nutritional quality. Individuals of eight clones were reared separately on fertilized cabbage and turnip plants. Analysis of variance was used to detect genetic variance in age of first reproduction (AFR), number of nymphs and fitness (r), as well as phenotypical plasticity of the traits in response to host species and their nutritional quality.
4. There was genetic variation in all traits. Furthermore, the phenotypic plasticity of *B. brassicae* across host plant with potential for the evolution was absent. Inside each host plant, the traits showed phenotypic plasticity depending on nitrogen dose. Therefore the present study supplies evidence of phenotypical plasticity of *B. brassicae* life history traits to variation in host quality, measured by nitrogen content, and reaffirms that cabbage and turnip plants are contrasting hosts for *B. brassicae*

Key Words: Interaction insect-plant, nutritional quality, life history, evolution, fitness, local adaptation.

Introduction

When a genotype has the ability to produce more than one phenotype or morphology, physiological state, and/or behavior in response to differences in environmental conditions, it is said to possess phenotypical plasticity (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Wu, 1998; Núñez-Farfán *et al.*, 2003). Phenotypical plasticity in herbivorous insects may be expressed to adjust to phenotypical variations in the host plant species (Gregory *et al.*, 1986; Via, 1993; De Jong, 1995). Phytophagous insects could respond to variations in the host plant's nutritional quality, which may be related to the plants' chemical or physiological characteristics (Leather, 1994). For some phytophagous insects such as aphids, the plant's nutritional quality is related to availability of nitrogen, amino acids, and sucrose (Sandström, 1994; Chen *et al.*, 1997; Ashford *et al.*, 2002). Changes in nitrogen levels of the host plants are considered a principal factor to promote aphid life cycles with host alternation (Dixon, 1966; Morris, 1967; vanEmden & Bashford, 1969; Dixon, 1971; vanEmden & Bashford, 1971; Leather & Dixon, 1982; Moran, 1983; Honêk, 1993). Other studies have revealed that the quantity of nitrogen present in the host plant has a positive effect on aphid reproduction (Altieri & Nicholls, 2003, Morales *et al.*, 2001). Nevertheless, the effect of nitrogen concentrations on other life history traits, such as age of first reproduction, and longevity, has not been evaluated.

The cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.) is found in temperate regions worldwide and is considered a pest for many crucifers (Blackman & Eastop, 2000). In the Highlands of Chiapas, they principally feed upon *Brassica campestris* & *Brassica oleraceae*. *B. brassicae* reproduction seems to be exclusively parthenogenetic in this region (Ruiz-Montoya & Nuñez-Farfán, 2004). In a study on local adaptation and phenotypical plasticity of *Brevicoryne brassicae* in two host

plants - *Brassica oleracea* (cabbage) and *B. campestris* (turnip), directional selection for age at first reproduction was found. This could promote aphid populations specialized for *B. campestris* (Ruiz-Montoya & Nuñez-Farfán, 2004). Also, there is evidence that the genetic structure of *B. brassice* and patterns of morphological variation are partly determined by the identity of the host plants (Ruiz-Montoya *et al.*, 2003, Ruiz-Montoya *et al.*, 2005). Nevertheless, no tendency of genetic variation according to a pattern of local adaptation was detected, and it was proposed that phenotypical plasticity observed might be a product of selection in each host and could be a limitation to the specialization process of *B. brassice* (Ruiz-Montoya & Nuñez-Farfán, 2004). It is also suggested that nitrogen content of the host plants could be one of the factors of each species that could substantially influence the expression of important characteristics such as body size and reproduction (Ruiz-Montoya & Nuñez-Farfán, 2004). Therefore, the objectives of the present study are to establish whether nutritional quality of the plant (measured by nitrogen content) generates changes in physiological traits of *Brevicoryne brassice*, and which proportion is of genetic or environmental origin.

Materials and Methods

Sampling and culture of Aphids

During January and February, 2006, female parthenogenetic wingless cabbage aphids, *Brevicorynae brassice*, were collected in the Chiapas Highlands. Thirty genotypes of *Brassica oleracea* var. *capitata* (cabbage) and 30 of *Brassica campestris* (turnip) were collected in different sites. A different genotype was assigned to any female collected on a host plant at least 30m from another.

The female parthenogenetic wingless cabbage aphids collected in the field

were taken to a greenhouse and individually placed on broccoli plants (*Brassica oleracea* var. *italica*) which had been planted in plastic bags. The different genotypes were placed on the broccoli, as this represents a host different from that on which the insect had been found, in order to diminish the probability of maternal effects.

Maternal effects arise when the environment, in this case the plant, has an effect on the parents which could be inherited by the offspring and influence the performance of the new host (Kirkpatrick & Lande, 1989; Rossiter, 1996; Fox, 2000, Spitzer, 2004). The objective of this phase of development was to avoid maternal effects, and for this reason clones were developed on a host common to all but different from the host of origin.

For nymphs placed on the broccoli plants, percentage of establishment, age of first reproduction (when at least one nymph was deposited), and number of nymphs during the first 15 days of reproductive life were recorded. Percentage of establishment was calculated to be the proportion of females which deposited at least one nymph in relation to those which died or disappeared.

Using data recorded for age of first reproduction (AFR) and number of nymphs (Nymphs), intrinsic growth rates by genotype (r) were calculated based on the relation: $r = 0.74((\ln M_d)/d)$, where d is age of first reproduction and M_d is the number of descendents during a determined period (days) – in this case 15 days (Wyatt & White, 1977; Fragoyiannis *et al.*, 1998; Borja & Lomônaco, 2003). Later, four genotypes of *Brassica oleracea* var *capitata* and four genotypes of *Brassica campestris* were selected. Of these eight genotypes, four showed lesser r values, and the other four showed greater values.

Plant cultivation

Hydroponics was used in order to have greater control of available nutrients for the plants (Sampeiro-Ruiz, 1997; Soto & Ramírez, 1992). Nitrogen content was varied through a nutritive solution (Sampeiro-Ruiz, 1997) which had constant concentrations of all micro and macroelements, with the exception of nitrogen. The optimal dose for cabbage plant development (Sampeiro-Ruiz, 1997) was the point of reference for modifying the nitrogen content (optimum = 200 ppm). Minimum doses (50 ppm, a fourth of the optimum dose) as well as a maximum doses (400 ppm, twice the optimum concentration) were used. The plants were watered with nutritive solutions twice per week, and once per week with distilled water in order to avoid an excess of salts.

At the end of the experiment, nitrogen content was analyzed using the Microkjendal method (by the technical team of the bromatology laboratory at ECOSUR). Analysis of nitrogen content showed a significant variation between host plants (Table 1), where cabbage plants showed less nitrogen content (124.2 cmol/kg) than turnip plants (146.6 cmol/kg). Also, there were significant differences in nitrogen dose; plants with maximum doses showed greater content (Table 1).

Physiological plasticity

Of the eight genotypes selected, individuals were obtained and transferred to the different treatments. Ten individuals of each genotype were randomly transferred to *B. campestris* and *B. oleraceae* plants, which were in turn randomly assigned to the three nitrogen doses. One group of plants was given maximum doses; another was given the minimum doses; and another the optimum doses. In this way, the design was made up of eight genotypes, times three doses nitrogen, times two host receptor species, times ten individuals, for a total of 480 experimental units. For

each *B. brassicae* individual, measures such as age of first reproduction and number of nymphs were recorded, and r was calculated as a measure of fitness.

Statistical analysis

Analysis of variance was carried for host for the nitrogen dose, genotype and their interaction as factor. Subsequently, physiological data were analyzed separately depending on the host receptor (cabbage or turnip) using analysis of variance, whose sources of variation were genotype (G), nitrogen dose (N), and the genotype x nitrogen doses interaction (G x N). Differences among genotypes indicated genetic differences; the general response of the genotypes to nitrogen dose (nitrogen factor) was calculated, and the genotype-nitrogen dose interaction (host) indicated a plastic response to nitrogen concentration (Ayres & Tomas, 1990; Fry, 1992).

Also, carried out the correlations of Pearson (r_p) between de nitrogen doses by host plant for the traits, AFR, Nymphs and r . The correlation estimates the degree to which the phenotypes expressed in two environments have the same genetic basis, attributable either to pleiotropic effects of genes or to linkage disequilibrium between alleles at different loci. A high genetic correlation across environments implies that the same alleles or sets of alleles influence the character states (the expression of a character in a given environment) in the same way in two environments. If the genetic correlation between two character states is ± 1 , they should be considered to be exactly the same character; the correlation indicates that they have an identical genetic basis (Via, 1984; Via & Lande, 1985). If all the loci affecting the character differ between environments, the genetic correlation between the character states expressed in different environments would be expected to be zero (Via, 1984; Via & Lande, 1985). A nearby genetic correlation to zero or exactly zero indicates that the

phenotypes in each environment are influenced either by some different alleles or differently by the same alleles, and thus can have some degree of independent evolution (Via, 1993).

Results

Of the 60 genotypes collected in the field by specie, 63% were established on *B. oleracea var italica* . Age at first reproduction for the *B. brassicea* genotypes was on average 14.5 (± 2.0 SD) days. No significant differences were detected among populations (host origin) for AFR, nymphs, longevity, r , and establishment (Table 2). Minimum r values for cabbage genotypes used to evaluate plasticity were 0.09 and 0.119; and maximum values were 0.210 and 0.219. For r values for the turnip, minimum values were 0.117 and 0.122; and maximum were 0.182 and 0.197.

Physiological Plasticity

Analysis of variance showed significant differences just for AFR among genotypes (Table 3). For number of nymphs, statistically significant differences were detected among genotypes, nitrogen doses and for the interaction doses nitrogen x host (Table 3). Fitness (r) showed differences between genotypes and among hosts (Table 3). The earliest reproduction and greatest fitness were shown in genotypes developed on turnips. The greatest number of nymphs deposited was at high nitrogen concentrations in cabbage plants, and the lowest number in turnip plants with low nitrogen concentrations.

Physiological Plasticity in B. campestris

Norms of reaction of *B. brassicea* life history traits show a differential

response of the genotypes to the nitrogen doses (Figure 1). Nevertheless, a statistically significant G x N interaction was found only in number of nymphs (Table 4), indicating phenotypical plasticity.

Analysis of variance showed that a significant difference exists among genotypes in AFR and r (Table 4), which suggests genetic variance in these characteristics. Aphids responded differentially to nitrogen dose only in number of nymphs (Table 4). The greatest reproduction was found for aphids developed on plants with the maximum nitrogen dose, and the least on those with the minimum dose.

It was found nearby genetic correlation $r_p \approx +1$ in the character FAR between minimal and optimum nitrogen doses (Table 5). In nymphs was found nearby genetic correlation $r_p \approx -1$ in the character FAR between maximum and minimal nitrogen dose. Also in r were detected nearby correlations to $r_p \approx +1$ between the maximum and minimal nitrogen dose as well as in minimal and optimum (Table 5).

Physiological Plasticity in B. oleraceae

Norms of reaction of AFR and r show how genotypes respond to different nitrogen doses in cabbage plants (Figure 2). AFR values varied among genotypes, and these differences were statistically significant (Table 6). AFR of the genotypes in general was significantly later in optimum and minimum nitrogen doses, and earlier in maximum doses (Figure 2). The G x N interaction was significant (Table 6), indicating phenotypical plasticity for this trait.

Analysis of variance for r indicated significant differences among genotypes (Table 6), which indicates presence of genetic variance. Also, a marginally significant G x N interaction was found (Table 6). Number of nymphs was not affected by any of the factors analyzed (Table 6), and the norms of reaction

consistently do not reflect notable variation among genotypes in the response to nitrogen dose (Figure 2).

It was not found some correlation of the characteristics (AFR, Nymphs and r) between the ambient three (minimal, optimum and maximum doses); the values of r_p were nearby to zero (Table 5).

Discussion

Establishment of 63% of *B. brassicea* on broccoli plants suggests that selection occurred during establishment, since only a fraction were capable of remaining on, feeding, reproducing, and surviving on a new host (broccoli). This result indicates that different species, and even varieties, may represent contrasting environments for phytophagous insects (Borja & Lomônaco, 2003; Pereira & Lomônaco, 2001; Görür *et al.*, 2005). Once they were established, *B. brassicea* populations that originated on cabbage and turnip plants expressed similar phenotypical values during their development on broccoli. This indicates that none of the populations were favored by the host of origin, and allowed for an analysis of plasticity and natural selection with reduced or null maternal effects (Rossiter, 1998). Maternal effects are some of the environmental effects which may have an effect on phenotype, and which may influence the populations' evolution (Rossiter, 1998; Spitzer, 2004).

Genetic variance was found in the majority of *B. brassicea* attributes, and the genotypes showed AFR plasticity as a function of the host. nymphs showed plasticity in relation to nitrogen dose when individuals were developed on *B. campestris* and in AFR and r on *B. oleraceae*. Genetic variance observed is to be expected due to the fact that genotypes were selected based on r values, and this differentiation was

maintained throughout the experiment and development of clones. Nevertheless, the record of genetic variance in AFR, N, and r is interesting, as the three are fundamental components of fitness and may be under hard selection (Roff, 1992), resulting in erosion of genetic diversity (Hartl & Clark, 1997, Rodríguez & Greenfield, 2003). *B. brassicae* maintains genetic variance, which allows for a response to selection derived from the conditions which each host plant offers (Ruiz Montoya & Núñez-Farfán 2004).

It is clear that the two crucifer species constitute distinct environments for *B. brassicae* and that nitrogen content differs between *B. oleracea* and *B. campestris* (Ruiz-Montoya *et al.*, 2005). Many studies have documented that greater aphid reproduction is found with greater nitrogen concentrations (vanEmden, 1966; Dixon & Kundu, 1998; Jahn *et al.*, 2005; Schütz *et al.*, 2007), and the results of this study show the same tendency. Nevertheless, variations in nitrogen content in each species affect aphids in a distinct manner, which could suggest that nutritional quality of the plants is related to nitrogen content, and probably to other elements or phenotypical characteristics which were not considered in this study (Leather, 1994, Yusuf & Collins, 1998; Kairo & Murphy, 1999; Jansson & Ekbom, 2002; Karley *et al.*, 2002, Douglas, 2006). A future detailed analysis of nutritional quality of *B. oleraceae* and *B. campestris* could include determination of glucosinolate content. It has been observed that concentration of these compounds are positively correlated with intrinsic rate of increase of *B. brassicae* (Cole, 1997).

Generating evidence regarding the influence of other elements such as phosphorous or potassium, as well as combinations among them and nitrogen, could be relevant for *B. brassicae* management, since these are the most utilized in plant fertilization (Omar *et al.*, 1993; Riedell & Kieckhefer, 1993; Archer, *et al.*, 1995;

Silva-Krott, *et al.*, 1995; Singh, *et al.*, 1995; Annan *et al.*, 1997; Morales *et al.*, 2001; Miyasaka *et al.*, 2005).

This study for the first time documents phenotypical plasticity of *B. brassicae* traits as a function of variations in nutritional quality of plants of the same species. *B. brassicae* genotypes had, on average, greater reproduction in turnip plants with greater nitrogen content. Nevertheless, the genotypes exhibited different responses to nitrogen doses, indicating phenotypical plasticity. By contrast, nitrogen doses had little effect on number of nymphs when the genotypes developed on cabbage plants, but plasticity was observed in AFR and r . These results suggest that evolution of plasticity in phytophagous insects could derive not only from the use of different host species, but also could be in response to variations among plant populations, and as a consequence could influence the direction of evolution of the plant - insect interaction.

The genetic correlations suggest that it is not the same group of genes which determines phenotypical expression of *B. brassicae* traits throughout the nitrogen doses ($r_p \approx 0$; Via, 1984; Falconer & Mackenzy, 1996; Roff, 1997). This could imply that plasticity observed in AFR and r , as a function of nitrogen dose, is a product of the expression of distinct genes or of alleles which make up each gene (Kaplan & Cooper, 1984; Bull, 1987; West-Eberhard, 1989; Via *et al.*, 1995). This genetic structure possibly confers the aphids a notable survival capacity in different environments propitiated by distinct cabbage plants despite the fact that their behavior could be sub-optimum in one of the host plants (Thompson, 1991; Via *et al.*, 1995; DeWitt *et al.*, 1998; Agrawal, 2001, Relyea, 2002; Rodríguez *et al.*, 2003, West-Eberhard, 2003; Pigliucci, 2005).

For turnip, correlations between minimum and optimum nitrogen doses were

positive for AFR and r ($r_p > 0$), which indicates that the same genes are activated in these nitrogen doses, and that their effects are additive ($r_p \approx 0$; Via, 1984; Falconer & Mackenzy, 1996; Roff, 1997). This could promote the evolution of generalist genotypes capable of surviving different nitrogen doses (Via, 1991). By contrast, the negative correlation between minimum and maximum nitrogen dose for the number of nymphs suggest different genes or antagonistic pleiotropic effects (Via & Lande, 1985; Via, 1991; Via *et al.*, 1995). This result suggests the possibility of evolution of *B. brassicae* populations specialized not only for turnip plants, but also for plants with a particular content of nitrogen or other chemical elements of the turnip plants.

The present study supplies evidence of phenotypical plasticity of *B. brassicae* life history traits to variation in host quality, measured by nitrogen content, and reaffirms that cabbage and turnip plants are contrasting hosts for *B. brassicae*. At the same time, this and other previous studies (Ruiz-Montoya *et al.*, 2003, 2004) show that *B. brassicae* has a genetic structure to evolution of local specialization and adaptation (genetic variance within and among hosts). Furthermore, plasticity as a trait in itself seems no has potential to evolve (Sultan & Spencer, 2002). Nevertheless, populations locally adapted to plants have not been detected (Ruiz Montoya & Núñez-Farfán, 2004), and a greater understanding is necessary of the role of plasticity in this interaction. It is necessary to measure the costs and limits of plasticity, whether plasticity really can evolve as a trait, and whether it represents an important limiting factor for evolution of local adaptation (Pigliucci, 2005) of *B. brassicae* to cabbage and turnip plants.

Acknowledgements

We are grateful to Manuel Girón-Intzín, Rocío Toledo and Miguel Angel Anaya for

technical assistance. We thank Juan Núñez-Farfán for reading and commenting on the manuscript. CONACyT by the scholarship granted during 2005-2006, and the resources granted by the project Adaptación Local de dos Especies de Insectos Fitófagos a sus Especies Huésped: Estructura Poblacional y Correlaciones Genéticas (SEP-2003-CO-43824). This work is a partial fulfillment of the master dissertation of KLA.

References

- Agrawal, A.E. (2001) Phenotypic plasticity in the interaction and evolution of species. *Science*, **294**, 321-326
- Altieri, M.A. & Nicholls, C.I. (2003) Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, **72**, 203:211.
- Annan, B.I., Ampong-Nyarko, K., Tingey, W.M. & Schaefers, G.A. (1997) Interactions of fertilizer, cultivar selection, and infestation by cowpea aphid (Aphididae) on growth and yield of cowpeas. *International Journal of Pest Management*, **43**, 307-312
- Archer, T. L., Bynum, E. D., Onken, A. B & Wendt, C. W. (1995) Influence of water and nitrogen fertilizer on biology of the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) on wheat. *Crop Protection*, **14**, 165–169.
- Ashford, D.A., Smith, W.A. & Douglas, A.E. (2000) Living on a high sugar diet: the fate of sucrose ingested by a phloem-feeding insect, the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Journal of Insects Physiology*. **46**, 335-341.
- Ayres, M.P & Thomas, D.L. (1990) Alternative formulations of the mixed-model anova applied to quantitative genetics, *Evolution*, **44**, 221-226.
- Blackman, R.L. & Eastop, V.H. (2000) Aphids on the world's crops. 2a.ed. London.
- Borja, F. & Lomônaco, C. (2003) Phenotypic plasticity of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) raised on *Brassica oleracea* L. var. *acephala* (kale) and *Raphanus sativus* L. (radish). *Genetics Molecular Biology*. **26**, 184-194.
- Bradshaw, H.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **139**, 963-973.

- Bull, J.J. (1987) Evolution of phenotypic variance. *Evolution*, **41**, 303-315.
- Chen, J.Q. Rhabéy, B., Delobel, N., Sauvion, N, Guilaud, J. & Rebray, G. (1997) Melon resistance to the aphid *Aphis gossyoi*: behavioral analysis and chemical correlation with nitrogenous compounds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **85**, 33-44.
- Cole, R.A. (1997) The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* on wild and cultivated brassica species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **85**, 121-133.
- De Jong, G. (1995) Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *American naturalis*, **145**, 493-512.
- DeWitt, T.J., Sih, A., & Sloan, W.D. (1998) Cost and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 77-81.
- Dixon, A.F.G. (1966) The effect of population density and nutritive status of the host on the summer reproductive activity of the sycamore aphid. *Drepanosiphum platanooides* (Schr.). *Journal animal ecology*, **35**, 105-112.
- Dixon A.F.G. (1970) Quality and availability of food for a sycamore aphid population, *Animal Populations in Relation to their Food Resource* (ed. by A. Watson). Blackwell Scientific, Oxford. 271-287 p
- Dixon, A.F.G. (1971) The life cycle and host preferences of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L), and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annales applicate biology*, **68**, 135-147.
- Dixon, A.F.G. & Kundu, R. (1998) Resource tracking in aphids: programmed reproductive strategies anticipate seasonal trends in habitat quality. *Oecologia*, **114**, 73-78.

- Douglas, A.E. (2006) Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 747–754.
- Falconer, D.S. & Mackenzie, T.F. (1996) Introduction to quantitative genetics. 4a edición. Prentice Hall. London.
- Fox, C.W. (2000) Maternal effects in insect-plant interaction: Lesson from desert seed beetle. *Recent Research Developments in Ecology*, **3**, 71-93.
- Fragoyiannis, D.A., McKinlay, R.G. & Mellon, P.F. (1998) Studies of the growth, development and reproductive performance of the aphid *Myzus persicae* on artificial diets containing potato glycoalkaloids *Journal of Chemical Ecology*, **27**, 1749-1762.
- Fry, J.D. (1992) The mixed model analysis of variance applied to quantitative genetics: Biological meaning of the parameters. *Evolution*, **46**, 540-550.
- Görür, G. (2004) The importance of phenotypic plasticity in herbivorous insect speciation. *Insects and Phenotypic Plasticity* (ed. by D. Whitman & T. N. Ananthakrishnan). Science Publishers, Enfield, New Hampshire. 145–171p.
- Görür G., Lomônaco, C & Mackenzie, A. (2005) Phenotypic plasticity un host-plant specialisation in *Aphis fabae*. *Ecological Entomology*, **30**, 657-664.
- Gregory, P., Avé D. & Tingey, W.M. (1986) Insect-defensive chemistry of potato glandular trichomes. *Insects and the plant surface* (ed by B. Juniper & R Southwood). Eduard Arnold. Grant Bretagne. 173-183 p.
- Hartl, D.L. & Clark, G.A. (1997) Principles of population genetics. 3ª edición. Edit. Sinauer. Canadá, EUA.
- Honêk, A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos*, **66**, 483-492.
- Jahn, G.C., Almazan, L.P. & Pacia, J. (2005) Effect of nitrogen fertilizer on the

- intrinsic rate of increase of *Hysteroneura setariae* (Thomas) (Homoptera: Aphididae) on rice (*Oryza sativa* L.) *Environmental Entomology*, **34**, 938-943.
- Jansson, J. & Ekbohm, B. (2002) The effect of different plant nutrient regimes on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* growing on petunia. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **104**, 109-116.
- Kairo, M.T.K & Murphy, S.T. (1999) Temperature and plant nutrient effects on the development, survival and reproduction of *Cinara* sp. nov., an invasive pest of cypress trees in Africa. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **92**, 147-156.
- Kaplan, R.H. & Cooper, W.S. (1984) The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of “adaptativo coin-flipping” principle. *Annales naturals*, **123**, 393-410.
- Karley, A.J., Douglas, A.E. & Parker, W.E. (2002) Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. *Journal of Experimental Biology*, **205**, 3009-3018.
- Kirkpatrick, M & Lande, R. (1989). The evolution of maternal characters. *Evolution*, **43**,485-503.
- Leather, S.R. (1994). Life history traits of insects herbivores in relation to host quality *Insect-Plant interaction* (ed by E.A. Bernays). CRC Press USA. 175-207p.
- Leather, S.R. & Dixon, A.F.G. (1982) Secondary host preferences and reproductive activity of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Annals of Applied Biology*, **101**, 219-228.
- Miyasaka, S.C., Hansen, J., McDonald, T.J & Miyasaka, G.K. (2005) Effects of nitrogen and potassium in kikuyu grass on feeding by yellow sugarcane aphid. *Crop protection*, **26**, 511-517.
- Morales, H., Perfecto, I. & Ferguson, B. (2001) Traditional fertilization and its effect

- on corn insect populations in the Guatemalan highlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **84**, 145-155.
- Moran, N. (1983) Seasonal shifts in host usage in *Uroleucon gravicorne* (Homoptera: Aphididae) and implications for the evolution of host alternation in aphids. *Ecological Entomology*, **8**, 371-382.
- Morris, R.F. (1967) Influence of paternal food quality on the survival of *Hyphantria cunea*. *Canadian Entomologist*, **99**, 24-33.
- Nylon, S. & Gotthard, K. (1998) Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, **43**, 63-83.
- Núñez-Farfán, J., Careaga, S.A, Fornoni, J., Ruiz-Montoya, L & Valverde, P. (2003) La evolución de la plasticidad fenotípica. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, **6**, 16-24.
- Omar, H.I.H., Haydar, M.F. & Afifi, F.M.L. (1993) Effect of NPK and their combinations as soil fertilisers on tomato infestation with certain insects. *Egyptian Journal of Agricultural Research*, **71**, 195-205.
- Pereira, C.D. & Lomônaco, C. (2001) Plasticidade fisiológica e comportamental de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Homoptera: Aphididae) em duas variedades de *Brassica oleracea* L. *Neotropical Entomology*, **30**, 29-35.
- Pigliucci, M. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 481-486.
- Rausher M.D. (1992) Natural Selection and the evolution of plant-insect interaction. *Insect chemical ecology and evolutionary approach* (ed by B.D. Roitberg & M.B. Isman M.B.). Chapman and Hall. EUA. 20-88 p.
- Relyea, A. (2002) Costs of phenotypic plasticity. *The American Naturalist*, **159**, 272-282.

- Riedell, W. E. & Kieckhefer, R. W. (1993) Nitrogen fertilizer management and grain yield loss to Russian wheat aphids. *Cereal Research Communications*, **21**, 57-61.
- Rodríguez, R.L. & Greenfield, M.D. (2003) Genetic variance and phenotypic plasticity in a component of female mate choice in an ultrasonic moth. *Evolution*, **56**, 1304-1313.
- Roff, D.A. (1992) *The evolution of life histories*. Chapman & Hall, New York.
- Roff, D.A. (1997) *Evolutionary quantitative genetics*. Chapman & Hall, New York.
- Rossiter, M.C. (1996) .Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 451-476.
- Rossiter, M.C. (1998) Assessment of genetic variation in the presence of maternal of paternal effects in herbivorous insects. *Genetic structure and local adaptation in natural insect populations. Effects of ecology, life history and behavior* (ed by S. Mooper & S. Stratuss). Champan & Hall. USSA. 113-134p.
- Ruiz-Montoya L. & Núñez Farfán J (2004) Local adaptation of *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphididae) to host plant at Los Altos de Chiapas, Mexico. In: Simon JC, *Aphids in a new millenium* (ed by C.A. Dedryver, C. Rispe &M Hullé), Institutte National de la Recherche Agronomique (INRA) Paris, France, 261–266p.
- Ruiz-Monotya, Núñez-Farfán, J & Domínguez, C.A. (2005) Changes in morphological traits of the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) associated with the use of different host plants. *Ecological Research*, **20**, 591-598.
- Ruiz-Montoya L., Núñez-Farfán, J. & Vargas, J (2003) Host-associated genetic structure of Mexican populations of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphididae). *Heredity*, **91**, 415-421.

- Ruiz-Montoya, L. (2004) *Adaptación local de Brevicoryne brassicae (Homoptera: Aphididae) a dos especies huésped*. Doctorate thesis. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Sampeiro-Ruiz, G. (1997) *Hidroponía Básica. El cultivo fácil y rentable de plantas sin tierra*. Press Diana. México, D.F.
- Sandström, J. (1994) Performance of pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) clones on host plants and synthetic diets mimicking the same plants phloem amino acid composition. *Journal insect of physiology*, **40**, 1051-1057.
- Scheiner, M.S. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review Ecological Systematic*, **24**, 35-69.
- Schlichting, C. (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review Ecology Systematic*, **17**, 667-693.
- Schütz, K., Bonkowski, M. & Scheu, S. (2007) Effects of Collembola and fertilizers on plant performance (*Tricum aestivum*) and aphid reproduction (*Rhopalosiphum padi*). *Basic and Applied Ecology*, *In Press*.
- Silva-Krott, I.U., Singh, P., Lali, T.S. & Muniappan, R. (1995) Influence of fertilizers and wind on aphid infestation and cucumber yield. *Micronesica*, **28**, 25-30.
- Singh, R.P., Yazdani, S.S., Verma, G.D. & Singh, V.N. (1995) Effect of different levels of nitrogen, phosphorus and potash on aphid infestation and yield of mustard. *Indian Journal of Entomology*, **57**, 18-21.
- Soto B. F & Ramírez M. A (1992). *Hidroponía. Núcleo Formación y Servicios Tecnológicos agropecuarios. Centro Nacional Especializado, Granja modelo. Instituto Nacional de Aprendizaje, Llave del progreso. San José Costarica.*
- Spitzer, B. W. (2004) Maternal Effects in the soft scale insect *Saissetia coffeae* (Hemiptera:coccidae). *Evolution*, **58**, 2452-2461.

- Sultan, S.E. & Spencer, H.G. (2002) Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, **160**, 271–283.
- Thompson, J.D. (1991) Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *Trends in Ecology Evolution*, **6**, 246-249.
- vanEmdem, A.F. & Bashford, M.A. (1971) The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **14**, 349-360.
- vanEmden, H.F. & Bashford, M.A. (1969) A comparison of the reproduction of *Brevicorynae brassicae* and *Myzus persicae* in relation to soluble nitrogen concentrations and leaf age (leaf position) in the Brussels sprout plant. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **12**, 351-364.
- Via, S. (1984) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution*, **38**, 896-905.
- Via, S. (1991) The genetic structure of host plant adaptation in spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution*, **45**, 827-857.
- Via, S. (1993) Adaptive phenotypic plasticity: target or by product of selection in a variable environment. *American Naturalist*, **142**, 352-365.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., de Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D. & Van Tienderen, P.H. (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 212-217.
- Via, S. & Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**, 505-522.
- Via, S. & Shaw, A.J. (1996). Short-term evolution in the size and shape of pea

aphids. *Evolution*, **50**, 163–173.

West-Eberhard, M.J. (2003) Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press. New York.

Wu, R. (1998). The detection of plasticity genes in heterogeneous environments. *Evolution*, **4**, 967-977.

Wyatt, J.I & White P.F. (1977) Simple estimation of intrinsic increase rates for aphids and tetranychid mites. *Journal Applied Ecology*. **14**: 757-766.

Yusuf, S.W. & Collins G.G. (1998) Effect of soil sulphur levels on feeding Preference of *brevicoryne brassice* on Brussels sprouts. *Journal of chemical ecology*, **24**, 417-424.

Table 1. Nitrogen content in *Brassica oleraceae* (cabbage) and *B. campestris* (turnip), with tree dose of nitrogen using the MicroKendal method and analysis of variance on nitrogen content by host, nitrogen doses (Nd) and their interaction.

Nitrogen doses	Nitrogen content		ANOVA				
	Cabbage	Turnip	Source	df	sc	F	P
Minimum (50 ppm)	57.2	84.77	Host	1	6064.88	16.10	0.0002
Optimum (200ppm)	139.7	150.36	Nd	2	115916.34	153.89	<.0001
Maximum (400 ppm)	175.59	204.81	Host x Nd	2	844.43	1.12	0.3355
Total	124.2	146.6	Error	42	15818.37		

Table 2. Average of age at the first reproduction (AFR), number of nymphs (nymph) and intrinsic growth rates (r) of *Brevicoryne brassicae* genotypes collected on *Brassica oleraceae* (cabbage) and *B. campestris* (turnip) and reared on *Brassica oleraceae* var. *capitata* (broccoli). Analysis of variance on age at the first reproduction (AFR), number of nymphs (nymph), longevity and fitness (r) by genotype of *Brevicoryne brassicae* reared on broccoli,

Traits	Original host		F	P
	Cabbage	Turnip		
AFR (mean \pm 1 se)	14.3 \pm 0.52	14.8 \pm 0.44	0.6	0.4
Nymphs (mean \pm 1 se)	24.4 \pm 1.72	21.4 \pm 1.52	1.8	0.2
Longevity (mean \pm 1 se)	35.4 \pm 0.71	37.6 \pm 1.28	2.4	0.1
r (mean \pm 1 se)	0.168 \pm 7.66 \times 10 ⁻³	0.153 \pm 5.60 \times 10 ⁻³	2.17	0.15

Table 3. Analysis of variance on age at the first reproduction (AFR), number of nymphs (nymph) and fitness (r) by genotype of *Brevicoryne brassicae* reared on *Brassica oleraceae* (cabbage) and *B. campestris* (turnip). Two-way ANOVA, model type I, genotype, host and nitrogen were fixed.

Traits	Source	df	ss	ms	F	P
AFR	Genotype	7	104.14	14.88	8.65	0.0001
	Nitrogen	2	7.93	3.97	2.31	0.1009
	Host	1	2.69	2.69	1.56	0.2122
	Genotype x Nitrogen	14	38.36	2.74	1.59	0.0780
	Genotype x Host	7	22.99	3.28	1.91	0.0667
	Nitrogen x Host	2	6.05	3.02	1.76	0.1736
	Nitrogen x Genotype x Host	14	31.56	2.25	1.31	0.1974
	Error	406	698.29	1.72		
Nymphs	Genotype	7	3991.52	570.22	2.11	0.0411
	Nitrogen	2	1788.44	894.22	3.32	0.0373
	Host	1	884.26	884.26	3.28	0.0709
	Genotype x Nitrogen	14	3858.68	275.62	1.02	0.4299
	Genotype x Host	7	1399.96	199.99	0.74	0.6368
	Nitrogen x Host	2	2307.89	1153.95	4.28	0.0145
	Nitrogen x Genotype x Host	14	5390.22	385.02	1.43	0.1367
	Error	406	109491.9	269.68		
r	Genotype	7	0.104	0.015	6.97	0.0001
	Nitrogen	2	0.011	0.006	2.60	0.0755
	Host	1	0.012	0.012	5.61	0.0184
	Genotype x Nitrogen	14	0.044	0.003	1.47	0.1172
	Genotype x Host	7	0.018	0.003	1.23	0.2874
	Nitrogen x Host	2	0.004	0.002	0.91	0.4036
	Nitrogen x Genotype x Host	14	0.036	0.003	1.20	0.2721
	Error	406	0.866	0.002		

Table 4. Analysis of variance for age at the first reproduction (AFR), number of nymphs (nymph) and fitness (r) of *Brevicoryne brassicae* genotypes reared on *Brassicae campestris* (turnip) at tree dose of nitrogen. Two-way ANOVA, model type I, genotype and nitrogen were fixed.

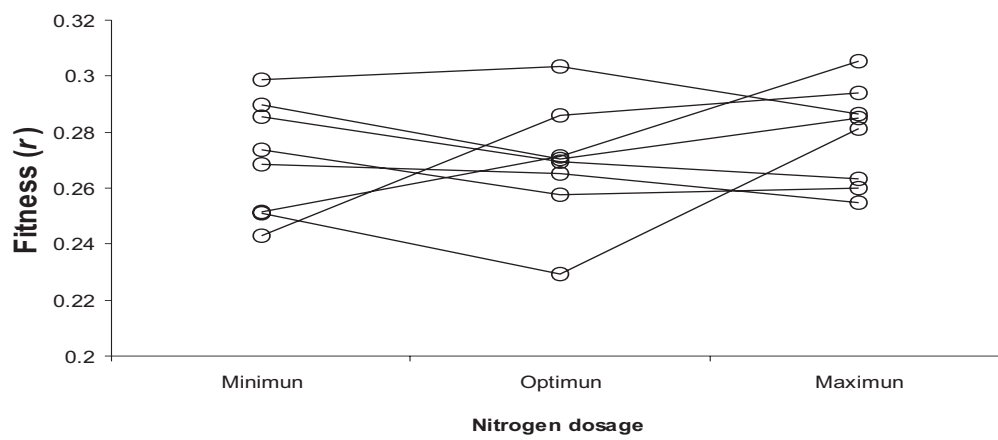
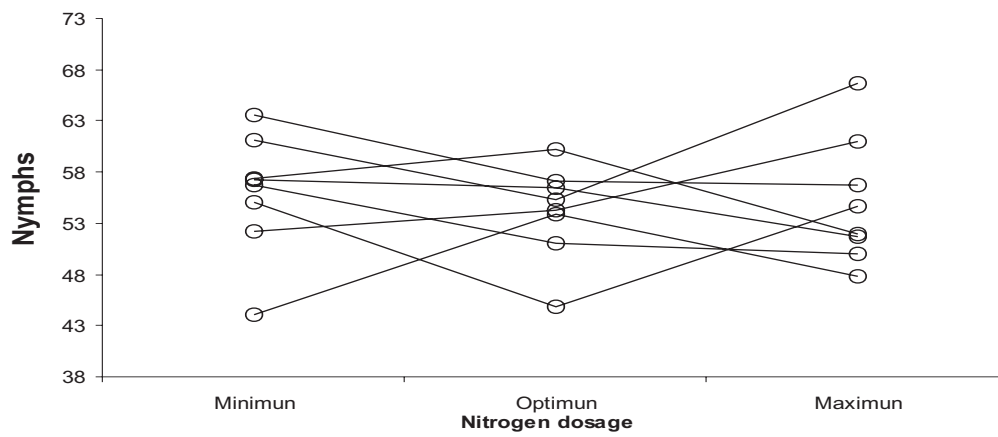
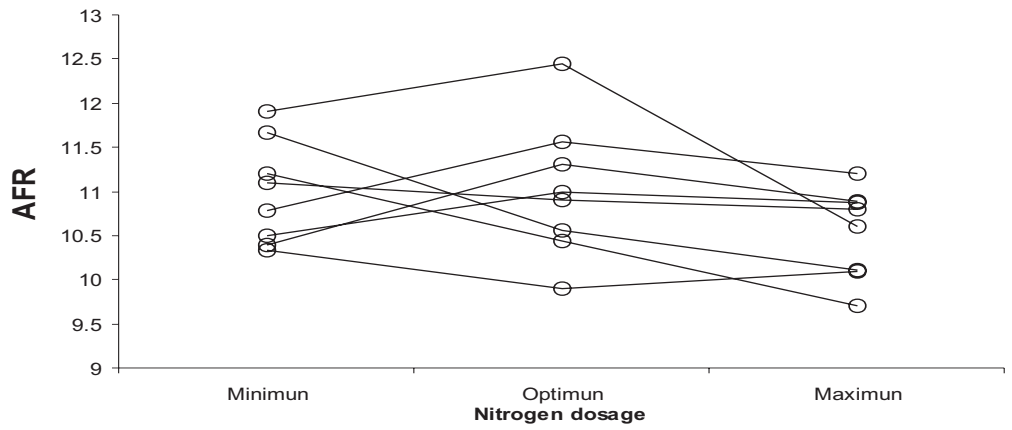
Traits	Source	d.f	ss	ms	F	P
AFR	Genotype	7	86.32	12.33	6.10	<.0001
	Nitrogen	2	3.24	1.622	0.80	0.4502
	Genotype x Nitrógen	14	33.17	2.37	1.17	0.3
	Error	203	410.89	2.02		
Nymph	Genotype	7	2157.63	308.23	1.15	0.3337
	Nitrogen	2	3964.02	1982.01	7.40	0.0008
	Genotype x Nitrógen	14	6565.53	468.97	1.75	0.0486
	Error	203	54436.22	268.16		
r	Genotype	7	16.349	0.0128	4.96	<.0001
	Nitrogen	2	0.98	0.0054	1.03	0.3574
	Genotype x Nitrógen	14	7.72	0.0025	1.17	0.2993
	Error	203	0.49	0.0024		

Table 5. Correlation between the tree nitrogen doses by age at the first reproduction (AFR), number of nymphs (nymph) and fitness (r) of *Brevicoryne brassicae* genotypes reared on *Brasicae oleraceae* (cabbage) and turnip.

Host	Traits	Nitrogen doses		
		maximun-optimun	maximun-minimun	optimun-minimun
		$r_p = 0.604$	$r_p = -0.289$	$r_p = 0.413$
Cabbage	AFR	$P = NS$	$P = NS$	$P = NS$
		$r_p = 0.19$	$r_p = 0.631$	$r_p = 0.142$
	Nymphs	$P = NS$	$P = NS$	$P = NS$
		$r_p = 0.591$	$r_p = -0.168$	$r_p = 0.388$
r	$P = NS$	$P = NS$	$P = NS$	
turnip	AFR	$r_p = 0.38$	$r_p = 0.636$	$r_p = 0.771$
		$P = NS$	$P = NS$	$P < 0.05$
	$r_p = 0.001$	$r_p = -0.734$	$r_p = 0.395$	
	Nymphs	$P = NS$	$P < 0.05$	$P = NS$
		$r_p = 0.577$	$r_p = 0.721$	$r_p = 0.741$
r	$P = NS$	$P < 0.05$	$P < 0.05$	

Table 6. Analysis of variance for age at the first reproduction (AFR), number of nymphs (nymph) and fitness (r) of *Brevicoryne brassicae* genotypes reared on *Brassica oleracea* (cabagge) at tree dose of nitrogen. Two-way ANOVA, model type I, genotype and nitrogen were fixed.

Traits	Source	d.f	ss	ms	F	P
AFR	Genotype	7	42.33	6.05	4.27	0.0002
	Nitrogen	2	10.87	5.45	3.84	0.0231
	Genotype x Nitrógen	14	37.94	2.71	1.91	0.0266
	Error	203	287.40	1.41		
Nymph	Genotype	7	3217.74	459.68	1.69	0.1119
	Nitrogen	2	118.11	59.05	0.22	0.8045
	Genotype x Nitrógen	14	2942.67	210.19	0.77	0.6955
	Error	203	55055.63	271.21		
r	Genotype	7	0.0334	0.0048	2.57	0.0146
	Nitrogen	2	0.0042	0.0021	1.12	0.3295
	Genotype x Nitrógen	14	0.0450	0.0032	1.72	0.0536
	Error	203	0.3796	0.0018		



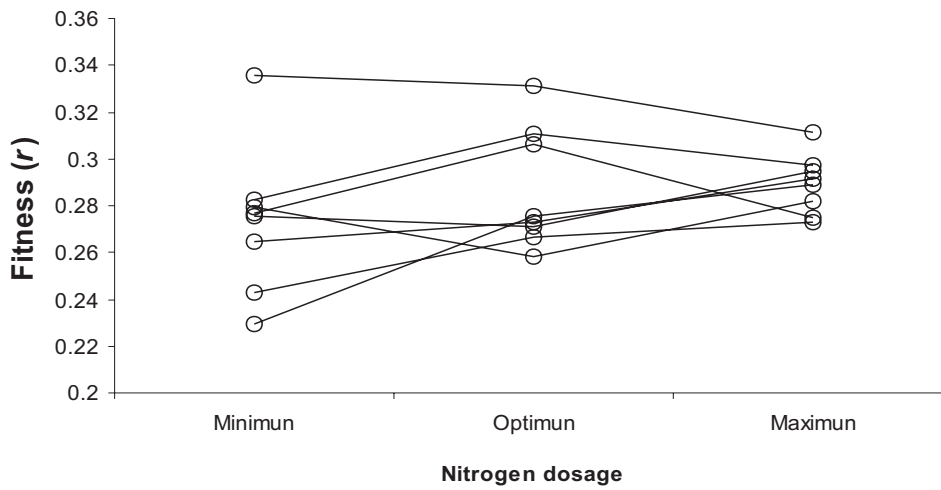
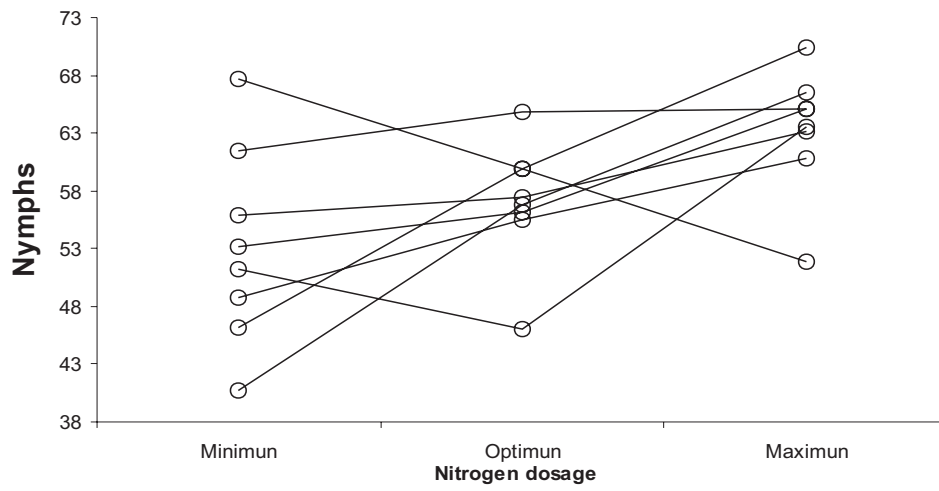
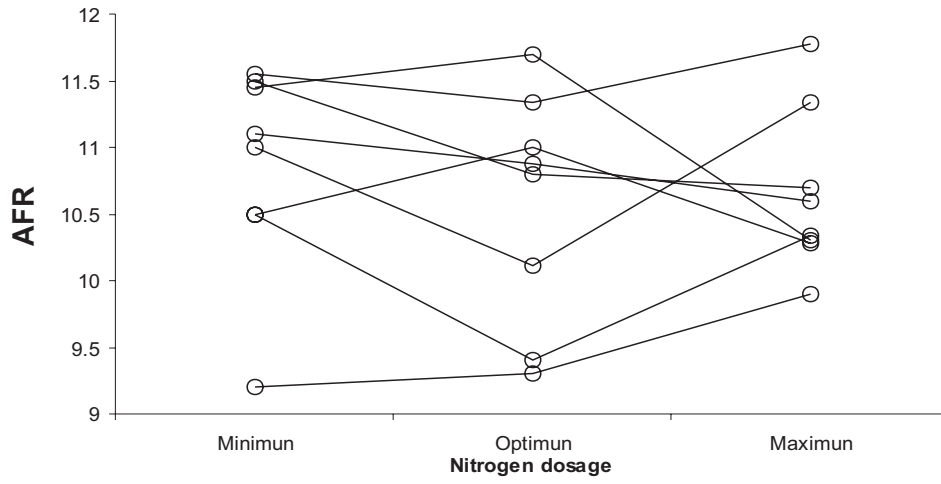


Figure 1. Reaction norms of A) Age at the first reproduction (AFR), B) number of nymphs (nymphs) and C) fitness (r) across tree dose of nitrogen in *Brassica campestris* (turnip). Each line represents the average of one genotype across dosage of nitrogen.

Figure 2. Reaction norms of A) Age at the first reproduction (AFR), B) number of nymphs (nymphs) and C) fitness (r) across tree dosage of nitrogen in *Brassica oleraceae* (cabbage). Each line represent the average of one genotype across dose of nitrogen.