

**ASPECTOS DE LA BIOLOGIA EVOLUTIVA DE ESPECIES DE
TEPHRITIDAE (DIPTERA) DE DISTRIBUCION CHILENA**

**SOME ASPECTS OF THE EVOLUTIVE BIOLOGY OF CHILEAN
SPECIES OF TEPHRITIDAE (DIPTERA)**

D. FRIAS L.¹

ABSTRACT

There are about 4.000 described species of Tephritidae (Diptera). The origin of this family is unknown, nor are the phylogenetic relations among the species and the mechanisms which generate and maintain the genetic variation in natural populations well understood. Studies in evolutionary biology have shown that different subfamilies may be separated and characterized according to their hosts, genetic distance and chromosomal mechanisms of sex determination. For some Chilean species their phylogenetic relationships has been established through the electrophoretic method. This analysis indicates a correlation between the genetic identity of these flies and the taxonomic similarity of their plant hosts, which suggests a parallel evolution between insects and plants. This paper presents a list of species, genera and subfamilies of Tephritidae in Chile for which plants are known. These hosts also are listed. Also the citotaxonomy of the Tephritidae is review, with emphasis on the neotropical and specially the Chilean species which I have previously studied, to establish the similarities and differences among species of various subfamilies.

In Chile the subfamily Tephritinae is the one with the most genera and species, which always are associated with plants of the family Compositae. Regarding the chromosomal mechanisms of sex determination this group is characterized by a ZW chromosomal system, or the sex chromosomes apparently are isomorphic. On the other hand, the subfamily Trypetinae offers a reduced taxonomic diversity, infesting groups of plants of other families. Flies in this subfamily have a XY mechanism of sex determination, which corresponds to the oldest chromosomal sex determination system in the diptera.

Key words: Tephritidae, chromosomes, Genetics, Ecology.

INTRODUCCION

Por varios motivos los dípteros ocupan una posición única para abordar estudios de biología evolutiva. En primer lugar hay que destacar a las especies del género *Drosophila* a través del cual se ha estudiado en forma intensa aspectos genéticos y evolutivos desde comienzos de siglo hasta la actualidad. Sin embargo, desde este punto, de vista, es importante mencionar además a los géneros *Culex*, *Sciara* y *Chironomus*. (White 1973, White 1978, Mayr 1968).

En el campo de la genética ecológica y en especial en los estudios microevolutivos hay que destacar el género *Rhagoletis* ya que en algunas de sus especies se han desarrollado algunos modelos no clásicos de especiación (Bush 1969, Frías 1988). Además, en los géneros *Dacus*, *Ceratitis* y *Anastrepha* se han obtenido importantes antecedentes acerca de factores genéticos y ecológicos que intervienen en el control poblacional de estos insectos que muchas veces constituyen plagas para la agricultura (Morgante 1982, Matioli 1989).

Las especies de la familia Tephritidae pertenecen a la superfamilia Tephritoidea y se distribuyen en prácticamente casi todas las regiones biogeográficas de la tierra, siendo muy abundan-

¹ Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Casilla 147 - Santiago.

tes en la zona neotropical (Foote 1967, 1980, 1981). Se ha estimado que en total se han descrito alrededor de 4.000 especies. (Morgante, 1982), sin embargo, existen relativamente pocos antecedentes acerca de la biología evolutiva del grupo.

A comienzos y mediados de este siglo, las especies sudamericanas de esta familia fueron conocidas sólo por descripciones morfológicas, tanto de géneros como de especies, en donde destacan los trabajos de Macquart (1843), Blanchard (1852), Hering (1936, 1941, 1942), Schiner (1868), Hendel (1914a, 1914b, 1914c) y Brèthes (1908, 1919).

Con respecto a las especies de distribución chilena, es importante destacar la contribución de Malloch, (1933) "Dípteros de la Patagonia y sur de Chile" y la de Stuardo (1946) quien publicó el primer catálogo de las especies chilenas de Tephritidae en su obra "Catálogo de los Dípteros de Chile". De acuerdo a estos trabajos y los aportes de Foote, (1980), Frías, (1981), se sabe que en Chile existen aproximadamente 19 géneros y 55 especies que viven asociadas a plantas de diferentes familias, en especial compositae y Solanaceae.

El objetivo de este trabajo es revisar conocimientos acerca de la biología, citogenética y variación genética de algunas de las especies de Tephritidae de distribución chilena.

En relación a la nomenclatura y clasificación se adoptó la sugerida por Norrbom (comunicación personal).

Aspectos de la biología

De todas las familias de dípteros, los tefrítidos, denominados "moscas de las frutas", son los mayores causantes de daños de plantas cultivadas en las diferentes regiones del mundo. Los ciclos vitales de estas especies se desarrollan en plantas de diferentes familias de angiospermas. Las hembras ovipositan en los frutos, en las semillas o bien en los tallos de las plantas causando las larvas daños de consideración. En muchas especies de Trypetinae y Dacinae la pupación a veces se efectúa en el interior de los tejidos vegetales. Sin embargo, en la mayoría de las especies de Tephritinae usualmente las larvas abandonan la planta y pupan en el suelo a escasos centímetros de la superficie (Foote 1967). Las preferencias de

hospederos en estos dípteros es variable. Algunas especies son polífagas ya que infectan a un amplio rango de plantas de varias familias, como muchas especies del género *Anastrepha* y *Ceratitis* (Malavasi *et. al.* 1980, Malavasi y Morgante 1980). Por el contrario, otras especies son monófagas, ya que viven restringidas a una especie determinada de plantas; es por ejemplo lo que ocurre en las especies de los géneros *Procecidochares* (Huettel y Bush 1972; Huettel 1972), *Rhagoletis* (Frías 1981, 1986a, 1986b, 1989; Frías *et. al.* 1987; Frías y Martínez 1991a; Frías *et. al.* 1991b), *Trypaneresta* (Frías 1988b).

Referente al número de generaciones por año, se han distinguido dos grandes grupos. En un primer grupo encontramos a las especies univoltinas que se distribuyen principalmente en las zonas de clima temperado, como las pertenecientes al género *Rhagoletis* (Bateman 1972; Boller y Prokopy 1976).

En un segundo grupo se encuentran las especies multivoltinas que se distribuyen de preferencia en las regiones tropicales, como por ejemplo las especies de los géneros *Anastrepha*, *Ceratitis* y *Bactrocera*.

En la tabla 1 se consignan las especies de diferentes géneros de distribución chilena en la cual se indican algunos antecedentes de la biología de estas especies, de las plantas huéspedes, sitios de oviposición, hábitos alimenticios de las larvas y sitios de pupación. En la tabla se aprecia que todas las especies pertenecientes a la subfamilia Tephritinae ovipositan en flores o tallos de plantas de la familia Compositae (géneros *Acinia*, *Trupanea*, *Dioxyna*, *Dyseuaresta*, *Euaresta*, *Celidosphenella*, *Protensina*, *Trypaneresta*, *Rachiptera*, *Strobelia*) y pupan en el interior de los tejidos vegetales, ya sea en los tallos originando agallas o en flores. Por el contrario, las especies que pertenecen a la subfamilia Trypetinae (género *Rhagoletis*) lo hacen en frutos de plantas pertenecientes a la familia Solanaceae y pupan en el suelo, a escasos centímetros de la superficie.

En la tabla 2 aparecen las categorías taxonómicas de las especies estudiadas y las plantas huéspedes donde se desarrollan sus ciclos vitales. En ella se observa con mayor claridad lo comentado anteriormente en relación a la separación ecológica de las especies pertenecientes a las subfamilias Tephritinae y Trypetinae. Se observa además que dentro de la subfamilia Tephritinae

Tabla 1.
LISTA DE PLANTAS HOSPEDERAS CONOCIDAS DE ESPECIES DE TEPHRITIDAE DE DISTRIBUCION CHILENA. SE INDICAN ADEMAS LOS SITIOS DE OVIPOSICION.
ALIMENTACION DE LAS LARVAS Y SITIOS DE PUPACION. (VER CITAS AL PIE DE LA TABLA UBICANDO EL NUMERO RESPECTIVO SITUADO ENTRE PARENTESIS AL
LADO DE CADA PLANTA HUESPED)

ESPECIE	PLANTAS HUESPEDES				PUPACION
	NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE VULGAR	OVIPOSICION	ALIMENTACION LARVAS	
<i>Acinia fucata</i>	<i>Tessaria absinthioides</i> (1)	Brea	tallos	tejidos vegetales	interior agallas
<i>Acinia mallochi</i>	<i>Tessaria absinthioides</i> (1)	Brea	flores	semillas	interior flores
<i>Trupanea edwardsi</i>	<i>Tessaria absinthioides</i> (2)	Brea	flores	semillas	interior flores
<i>Trupanea thuriferae</i>	<i>Flourensia thurifera</i> (1)	Maravilla de campo	flores	semillas	interior flores
<i>Trupanea foliosi</i>	<i>Haploppappus foliosus</i> (3)	Cuerno de cabra	flores	semillas	interior flores
<i>Trupanea chrysanthemifolii</i>	<i>Haploppappus chrysanthemifolius</i> (3)	-----	flores	semillas	interior flores
<i>Trupanea footei</i>	<i>Haploppappus sp.</i> (3)	-----	flores	semillas	interior flores
<i>Trupanea asteroides</i>	<i>Haploppappus cerberoanus</i> (2)	-----	flores	semillas	interior flores
<i>Euaressta bullans</i>	<i>Xanthium spinosum</i> (4)	Concli	flores	semillas	interior flores
<i>Euaressta philodema</i>	<i>Xanthium spinosum</i> (4)	Concli	flores	semillas	interior flores
<i>Protensina hyalipennis</i>	<i>Sonchus oleraceus</i> y <i>S. asper</i> (5)	Nilhue	flores	semillas	interior flores
<i>Dioxyna chilensis</i>	Varias especies de Compositae (2)	-----	flores	semillas	interior flores
<i>Dyssaeresta impluviata</i>	<i>Senecio adenotrichius</i> (2)	-----	flores	semillas	interior flores
<i>Ceuidosphenella diaspasmata</i>	<i>Mutisia subulata</i> (2)	Clavel de campo	flores	semillas	interior flores
<i>Ceuidosphenella sp.</i>	<i>Mutisia sp.</i> (2)	Clavel de campo	flores	semillas	interior flores
<i>Trypanarrestia marisolae</i>	<i>Baccharis concava</i> (6)	-----	flores	semillas	interior flores
<i>Rhachiptera limbata</i>	<i>Baccharis lineris</i> (2,7)	Romerillo	tallos	tejidos vegetales, tallo	interior cámaras larvales
<i>Rhachiptera bicaruaia</i>	<i>Baccharis sp.</i> (2)	-----	tallos	tejidos vegetales, tallo	interior cámaras larvales
<i>Rhachiptera percnoptera</i>	<i>Baccharis sp.</i> (2)	-----	tallos	tejidos vegetales, tallo	interior cámaras larvales
<i>Sirobelia baccharidis</i>	<i>Baccharis sp.</i> (2)	-----	tallos	tejidos vegetales, tallo	interior cámaras larvales
<i>Sirobelia albogutata</i>	<i>Baccharis sp.</i> (2)	-----	tallos	tejidos vegetales, tallo	interior cámaras larvales
<i>Rhagoletis conversa</i>	<i>Solanum nigrum</i> (1)	Hierba mora	frutos	pulpa frutos y semillas	en el suelo
<i>Rhagoletis nova</i>	<i>Solanum tomatillo</i>	Nare	frutos	pulpa frutos y semillas	en el suelo
<i>Rhagoletis tomatii</i>	<i>Solanum muricatum</i> (8)	Pepino dulce	frutos	pulpa frutos y semillas	en el suelo
<i>Rhagoletis penela</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i> (9)	Tomate	frutos	pulpa frutos y semillas	en el suelo
	<i>Solanum sp.?</i> (10)	-----	-----	-----	-----

1 = Frías 1981; Frías 1982; 2 = Frías no publicado; 3 = Frías 1985; 4 = Acez 1952; 5 = Prado y Nische 1989; 6 = Frías 1988b (como *Tephritis marisolae*); 7 = Aljaro et al 1984; 8 = Frías 1986a; 9 = Frías et al 1991b; 10 = Foote 1981.

Tabla 2
 CATEGORIAS TAXONOMICAS DE ALGUNAS ESPECIES DE TEPHRITIDAE DE DISTRIBUCION CHILENA Y SUS RESPECTIVAS PLANTAS MESONERAS
 (PARA CITAS VER PIE DE LA TABLA 1)

FAMILIA	SUBFAMILIA	TRIBUS	GENEROS	ESPECIES	PLANTAS HUESPEDES
TEPHRITIDAE	Tepetinae		Rhagoletis	R. conversa	Solanaceae Solanum tomatillo y S. nigrum
				R. penela	Solanum sp.
				R. nova	Solanum muricatum
				R. tomatis	Lycopersicon esculentum
				Compositae	
			Eutretini	R. limbara	Baccharis linearis
				R. biarcuata	Baccharis sp.
			Strobelia	R. percnoptera	Baccharis sp.
				S. albogutata	Baccharis sp.
			Acinia	S. baccharidis	Baccharis sp.
				A. fucata	Tessaria absinthioides
			Tephritini	A. mallochii	Tessaria absinthioides
				T. edwardsi	Tessaria absinthioides
				T. thuriferae	Fluorencia thurifera
				T.	Haploppappus
				chrysanthemifolii	chrysanthemifolius
				T. foliosi	Haploppappus foliosus
				T. footei	Haploppappus sp.
				T. asteroides	Haploppappus cerberanvus
				E. philodema	Xanthium spinosum
				E. bullens	Xanthium spinosum
				D. chilensis	Vanas sp. compositae
				D. impluviata	Senecio adenotrichius
			C. diaspasmenia	Mutisia subulata	
			T. mansolae	Baccharis concava	
			P. hyalipennis	Sonchus oleraceus y S. asper	

las especies pertenecientes a la tribu *Eutretini* (*Rhachiptera* y *Strobelia*) se asocian a plantas del género *Baccharis*, generando cápsulas larvianas (Aljaro *et. al.* 1984). En cambio la tribu Tephritini (géneros *Acinia*, *Trupanea*, *Euaesta*, *Dioxya*, *Dyseuaesta*, *Celidosphenella*, *Protenzina* y *Trypaneresta*) viven también en Compositae, pero las oviposiciones ocurren en las inflorescencias con la excepción de *Acinia fucata* que lo hace en los tallos de *T. absinthioides*. (Frías 1981, 1985, 1988b, Aczél 1952, Prado y Nitsche 1989).

Aspectos citogenéticos

Si se considera que hay alrededor de unas 4.000 especies descritas de Tephritidae, existen relativamente pocas contribuciones en relación a la citogenética de estos insectos, ya que solo se ha descrito aproximadamente el cariotipo de 28 especies de esta familia, lo que corresponde a un 0,7% del total de especies conocidas.

Las principales contribuciones citogenéticas acerca de las especies de Tephritidae corresponden a las de Bush 1962, 1966a, 1966c; Bush y Boller 1977; Bush y Huettel 1970; Bush y Taylor 1969; Bhatnagar *et. al.* 1980; Frías 1981, 1985, 1988b; Gopalan 1972; Krimbas 1963; Mendes 1958; Metz 1916; Radu *et. al.* 1975; Solferini y Morgante 1987. Estos estudios revelan que el número diploide más común es de $2n = 12$, con la excepción de *Anastrepha pickeli* (Trypetinae) que poseen un $2n = 8$, y una especie de la subfamilia Dacinae en la cual se ha descrito un número diploide de $2n = 14$ (Bush 1962) (ver Tabla 3).

Con respecto a la determinación cromosómica del sexo, el mecanismo XY es el más frecuente (heterogametismo masculino). En algunas especies de la subfamilia Trypetinae tales como *Anastrepha bistrigata*, *A. serpentina*, *Rhagoletis striatella*, se ha descrito un sistema en el cual las hembras presentan un número diploide $2n = 12$ ($X_1 X_1 X_2 X_2$) y los machos $2n = 11$ ($X_1 X_2 Y$). Esta condición corresponde probablemente a un sistema cromosómico de determinación del sexo derivado del sistema XY. Además en esta misma subfamilia se ha encontrado que el par sexual, identificado por su marcada heteroplicosis, presenta la misma morfología tanto en los machos como en hembras. Situaciones de este tipo se han descrito en varias especies del género *Rhagoletis*

(Bush 1966c) y en especies de la tribu Tephritini de la subfamilia Tephritinae (Frías 1985, 1988b). En solo dos especies, una de la subfamilia Trypetinae, *Rhagoletis meigeni* y otra de la subfamilia Tephritinae, *Tephritis arnicae*, se ha descrito un mecanismo cromosómico XO. (Keuneke 1924; Bush y Boller 1977).

En especies de distribución chilena de la subfamilia Tephritinae, el mecanismo cromosómico más frecuente de determinación sexual es el heterogametismo femenino (sistema ZW), mecanismo que en las especies de la familia Tephritidae estaría restringido a la subfamilia Tephritinae (ver Tabla 3). Es interesante recalcar que todas estas especies viven asociadas a flores de plantas de la familia Compositae (Friedberg 1984; Wasbauer 1972). Por el contrario, en todas aquellas especies de la subfamilia Trypetinae que atacan frutos de angiospermas de varias familias (Wasbauer 1972; White 1988), preferentemente el mecanismo cromosómico de determinación sexual es XY (Kitto 1982), así, es posible asociar un determinado mecanismo cromosómico de determinación del sexo con importantes aspectos ecológicos de estas especies.

Aspectos genético-ecológicos

En la figura 1, se muestra un dendrograma de las especies chilenas de Tephritidae efectuado en base a lo propuesto por Nei 1972 luego del análisis de 14 sistemas enzimáticos a través del método electroforético (modificado de Frías 1982). En esta figura se indican además los hospederos y estatus taxonómico de cada especie. Se observa también que existe una relación directa entre la identidad genética de estos dípteros y la similaridad taxonómica de sus plantas huéspedes. De esta manera, todas las especies que viven asociadas a flores de plantas de la familia Compositae pertenecen a la subfamilia Tephritinae y varias especies poseen un mecanismo ZW de determinación del sexo. Por el contrario, todas las especies que parasitan frutos de Solanaceae pertenecen a la subfamilia Trypetinae, siendo XY el mecanismo más común. Estos resultados sugieren una evolución paralela entre estos insectos y sus plantas mesoneras.

Es probable, en base a los resultados del dendrograma, que la subfamilia Tephritinae sea evolutivamente más reciente que la subfamilia

Tabla 3.
REVISION ACERCA DE LOS NUMEROS DIPLOIDES Y MECANISMOS CROMOSOMICOS
DE DETERMINACION DEL SEXO EN ESPECIES TEPHRITIDAE.

	2n	CROMOSOMAS SEXUALES	REFERENCIA BIBLIOGRAFICA
SUBFAMILIA DACINAE:			
<i>Bactrocera cucurbitae</i>	12	XY	GOPALAN 1972, BHATNAGAR et. al 1980
<i>Bactrocera zonatus</i>	12	XY	BHATNAGAR et. al 1980
<i>Bactrocera diversus</i>	12	XY	BHATNAGAR et. al 1980
<i>Ceratitis capitata</i>	12	XY	SOUTHERN 1976, BEDO 1986; CATERINI Y CANOVAI 1988; RADU et al 1975; MENDES 1958
<i>Dacus oleae</i>	12	XY	FRIZZI y SPRINGHETTI, 1953; KRIMBAS 1963
SUBFAMILIA TRYPETINAE:			
<i>Anastrepha aphelocentema</i>	12	XY	BUSH 1962
<i>Anastrepha barnesi</i>	12	XY	SOLFERINI y MORGANTE 1987
<i>Anastrepha bistrigata</i>	12	X1X2Y	SOLFERINI y MORGANTE 1987; 1990
<i>Anastrepha distincta</i>	12	isomórficos	BUSH 1962
<i>Anastrepha fraterculus</i> (México)	12	isomórficos	BUSH 1962
<i>Anastrepha fraterculus</i> (Brasil)	12	XY	SOLFERINI y MORGANTE 1987
<i>Anastrepha ludens</i>	10	?	EMMART 1935
<i>Anastrepha obliqua</i>	12	XY	SOLFERINI y MORGANTE 1987; BUSH 1962 (como <i>S. mombinpraeoptans</i>)
<i>Anastrepha pickeli</i>	8	XY	SOLFERINI y MORGANTE 1987
<i>Anastrepha pseudoparallela</i>	12	XY	SOLFERINI y MORGANTE 1987
<i>Anastrepha serpentina</i>	12	X1X2Y	SOLFERINI y MORGANTE 1987; 1990
<i>Anastrepha spatula</i>	12	XY	BUSH 1962
<i>Anastrepha striata</i>	12	XY	BUSH 1962
<i>Anastrepha zuelaniae</i>	12	XY	BUSH 1962
<i>Rhagoletis basiola</i>	10	XY ?	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis berberis</i>	14	XY	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis berberedis</i>	12	XY	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis boycei</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis cerasi</i>	12	XY	BUSH 1977
<i>Rhagoletis cingulata</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis completa</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis conversa</i>	12	XY	FRIAS 1981
<i>Rhagoletis cornivora</i>	12	XY	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis indifferens</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis juglandis</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis juniperina</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis fausta</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis meigeni</i>	10	XO ?	BUSH 1977
<i>Rhagoletis mendax</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis nova</i>	12	XY	ALMANZAR y LORENZO 1986
<i>Rhagoletis pomonella</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis ribicola</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis suavis</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis striatella</i>	12	X1X2Y	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis tabellaria</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis tomatis</i>	12	XY	FRIAS (no publicado)
<i>Rhagoletis zephyria</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Rhagoletis zoqui</i>	12	isomórficos	BUSH 1966c
<i>Zonosemata electa</i>	12	XY	BUSH 1966a
<i>Zonosemata vittigera</i>	12	XY	BUSH 1966a
SUBFAMILIA TEPHRITINAE:			
TRIBU EUTRETINI:			
<i>Rhachiptera limbata</i>	12	ZW	FRIAS 1981

continuación de tabla 3

TRIBU TEPHRITINI:

<i>Acinia fucata</i>	12	ZW	FRIAS 1981
<i>Acinia mallochi</i>	12	ZW	FRIAS 1981
<i>Dioxina chilensis</i>	12	?	FRIAS (no publicado)
<i>Dyseuaresta impluvita</i>	12	isomórficos	FRIAS (no publicado)
<i>Dyseuaresta mexicana</i>	12	?	BUSH 1962; METZ 1916; (como <i>Euaesta melanogaster</i>)
<i>Tephritis arnicae</i>	12	XO	KEUNEKE 1924
<i>Trypanaresta marisolae</i>	12	isomórficos	FRIAS 1988
<i>Trupanea chrysanthemifolii</i>	12	isomórficos	FRIAS 1985
<i>Trupanea foliosi</i>	12	isomórficos	FRIAS 1985
<i>Trupanea footei</i>	12	isomórficos	FRIAS 1985
<i>Trupanea thuriferae</i>	12	isomórficos	FRIAS 1985

TRIBU DYTHRYCINI:

SUBTRIBU CECIDOCCHARINA:

<i>Cecidocharella borrichia</i>	12	ZW	BUSH y HUETTEL 1970
<i>Procecidochares utilis</i>	12	XY	BUSH y TAYLOR 1969

SUBTRIBU OEDASPIDINA

<i>Chrysotrypanea trifasciata</i>	12	ZW	BUSH 1966b
<i>Chrysotrypanea sp</i>	12	ZW	BUSH 1966b
<i>Tephritis sp</i>	12	ZW	BUSH 1966b

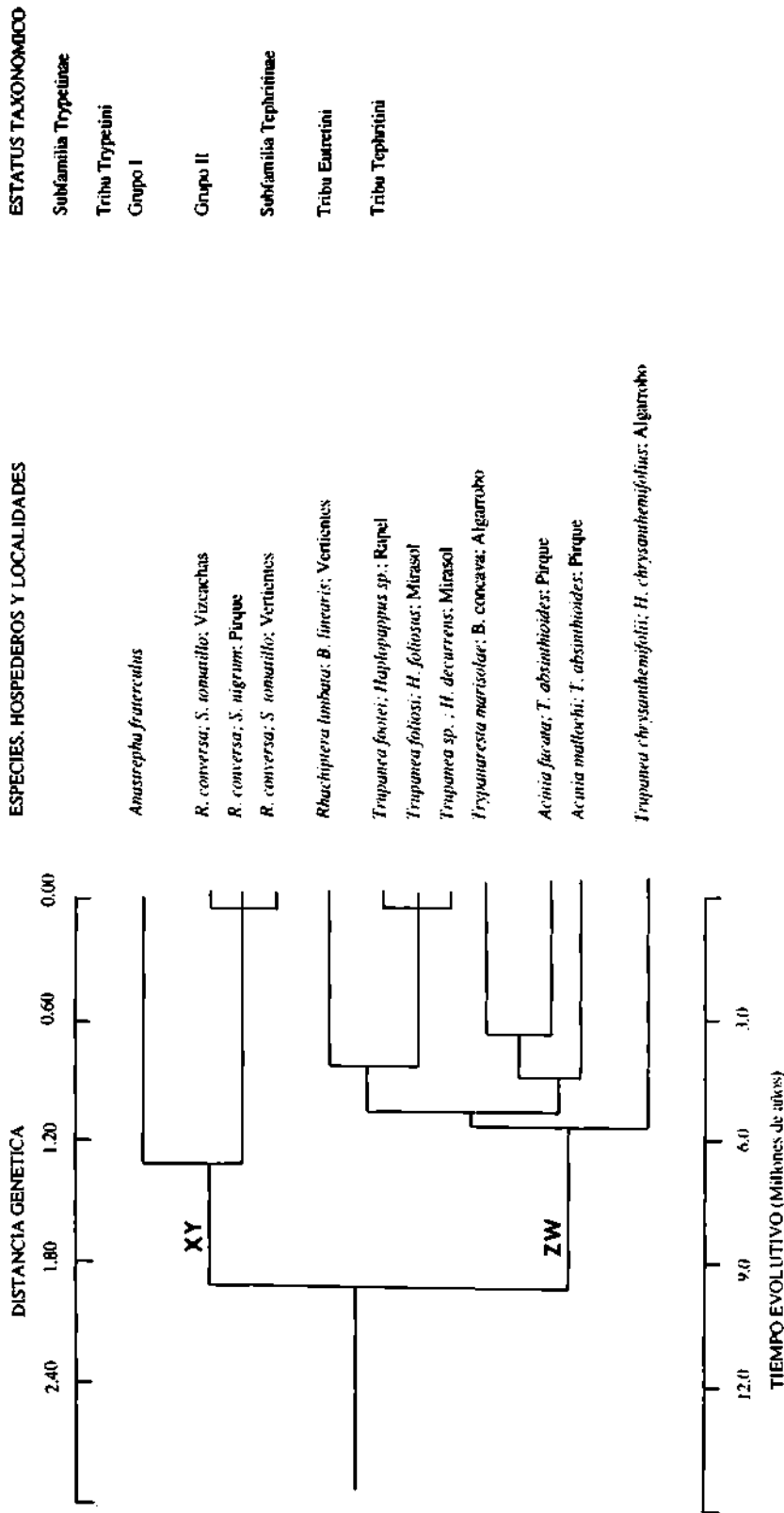


Figura 1. Dendrograma para los Tephritidae construido en base a los coeficientes de distancia genética. Se indica los hospederos, localidad, estatus taxonómico de cada especie y el tiempo evolutivo estimado según Nei (modificado de Frías, 1982).

Trypetinae. Existen muy pocos registros fósiles de estos dípteros que apoyen esta hipótesis, sin embargo el conocimiento paleontológico existente y proposiciones filogenética acerca de las plantas en las cuales viven las especies de ambas subfamilias, confirmarían las estimaciones de tiempo evolutivo obtenido en base a genes estructurales. Así, los primeros registros datos fósiles acerca de las familias de plantas que parasitan las especies de la subfamilia Trypetinae, datan del Cretácico, hace aproximadamente 100 millones de años. En cambio, los primeros fósiles de plantas de la familia Compositae en las cuales viven las especies de la subfamilia Tephritinae datan solo a partir del Mioceno (Bush 1966c; Cronquist 1955; Cronquist 1968; Doyle 1977).

Evidencias provenientes de la historia florística de la región holártica y la presente distribución de especies de Trypetinae, en especial del género *Rhagoletis*, sugiere que estas especies surgieron en el Oligoceno o en el inicio del Mioceno. En cambio, los géneros de la subfamilia Tephritinae probablemente surgieron en una época posterior, tal vez a fines del Mioceno comienzos del Plioceno, ya que estas especies se caracterizan por desarrollar sus ciclos vitales exclusivamente en plantas de la familia Compositae que surgen a partir del Mioceno (Bush 1966c).

Es probable que el mecanismo ZW de determinación cromosómica de determinación del sexo es reciente en la historia evolutiva de la familia Tephritidae y derivado probablemente del mecanismo XY que es el mecanismo predominante en los dípteros Nematocera que son considerados los más primitivos (White 1949).

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Dr. Allen L. Norrbom del Systematic Entomology Laboratory, United States Department of Agriculture, National Museum, Washington, D.C., U.S.A., por permitir revisar las colecciones de Tephritidae y por sus comentarios en algunos aspectos taxonómicos y sistemáticos del grupo.

Financiado con Proyecto C-50858 Fundación Andes y BL8705 U.M.C.E.

REFERENCIAS

- ACZEL, M.L., 1952.- El género *Euaresia* Loew (*Camaromyia* Hendel) en la región neotropical (Diptera Trypetidae Rev. Chilena de Entomología 2: 147-172.
- ALJARO, M.E.; D. FRIAS and G. MONTENEGRO, 1984. Life cycle of *Rhachiptera limbata* (Tephritidae Diptera) and its relationship with *Baccharis linearis* (Compositae). Rev. Chil. Hist. Nat., 57: 123-129.
- ALMANZAR M., E. y T. del P.C. LORENZO, 1986. Descripción del cariotipo y variación cromosómica en *Rhagoletis nova* (Schiner) (Diptera Tephritidae). Tesis para optar al título de Tecnólogo Médico con Mención en Técnica Histológica y Citodiagnóstico. Universidad de Chile, Facultad de Medicina, División Ciencias Médicas Norte, Departamento de Biología Celular y Genética, 42 pp.
- BATEMAN, M.A., 1972. The ecology of fruit flies. Ann. Rev. Ent., 17: 493-518.
- BEDO D.G., 1986. Polytene and mitotic chromosome analysis in *Ceratitis capitata* (Diptera Tephritidae). Can. J. Genet. Cytol., 28: 180-188.
- BHATNAGAR, S.; D. KAUL and R. CHATURVEDI, 1980. Chromosomal studies in three species of the genus *Dacus* (Diptera: Tephritidae). Genetica, 54: 11-15.
- BLANCHARD, E., 1852. Orden IX. Dípteros, pp. 327-468 In Gay, ed: Historia, física y política de Chile, Zoología 7: 471 pp. illus.
- BOLLER, E. F. and R.J. PROKOPY, 1976. Bionomics and management of *Rhagoletis*. Ann. Rev. Ent., 21: 223-246.
- BRETHES, J., 1908. El género *Urellia* (Diptera) en La Plata. Buenos Aires, Mus. Nac. Ann., 16: 367-374. illus.
- BRETHES, J., 1919. Cuillette d'insectes au Rio Blanco. Rev. Chil. Hist. Nat., 23: 40-44.
- BUSH, G.L., 1962. The cytotaxonomy of the larvae of some mexican fruit flies of the genus *Anastrepha* (Tephritidae). Psyche, 69 (3): 87-101.
- BUSH, G.L., 1966a. The genus *Zonosemata* with notes on the cytology of two species (Diptera-Tephritidae). Psyche (1965), 72 (4): 307-323.
- BUSH, G.L., 1966b. Female heterogamety in the family Tephritidae (Acalypratae, Diptera). Amer. Natur., 100: 119-126.
- BUSH, G.L., 1966c. The taxonomy, cytology and evolution of the genus *Rhagoletis* in North America (Diptera Tephritidae). Bull. Mus. Comp. Zool., 134: 431-562.
- BUSH, G.L., 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera Tephritidae). Evolution, 23: 237-251.
- BUSH, G.L., and S.C. TAYLOR, 1969. The cytogenetics of *Procecidochares*. I. The mitotic and polytene chromosomes of the pamakani fly *P. utilis* Stone (Tephritidae Diptera). Caryologia, 22: 311-321.
- BUSH, G.L. and M.D. HUETTEL, 1970. Cytogenetic and description of a new North American species of the neotropical genus *Cecidocharella* (Diptera Tephritidae). Ann. Entoml. Soc. Am., 63: 88-91.
- BUSH, G.L. and E. BOLLER, 1977. The chromosome mor-

- phology of the *Rhagoletis cerasi* species complex (Diptera Tephritidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 70: 316-318.
- CATERINI B., R. CANOVAI, 1988. The diploid complement of the ispra strain of the med fly *Ceratitis capitata* (Diptera Tephritidae). Frustula Entomológica. Nuova Serie XI (XXIV): 189-194.
- EMMART, E.W., 1935. Studies of the chromosomes of *Anastrepha* (Diptera Tephritidae) I. The chromosomes of the fruit-fly, *Anastrepha ludens* Loew. Proc. Ent. Soc. Wash., 37: 119-135.
- CRONQUIST, A., 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. Am. Midl. Nat. 53: 478-511.
- CRONQUIST, A., 1968. The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin Company, Boston.
- DOYLE, J.A., 1977. Patterns of evolution in early angiosperms. In: Pattern of evolution as illustrated by the fossil record. A. Hallam (editor). Elsevier Scientific Publishing Company Amsterdam, Oxford, New York, pp. 501-546.
- FOOTE, R.H., 1967. A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Departamento de Zoología, Secretaría de Agricultura, Sao Paulo. Ed. 57: 1-91.
- FOOTE, R.H., 1980. Fruit fly genera South of the United States. U.S. Department of Agriculture. Techn. Bull. 1600, 79 pp.
- FOOTE, R.H., 1981. The genus *Rhagoletis* Loew South of the United States. U.S. Department of Agriculture. Technical Bulletin 1607, 75 pp.
- FREIDBERG A., 1984. Gall Tephritidae (Diptera). In: Biology of Gall Insects. Editor: T.N. Ananthakrishnan. Oxford & IBH Publishing Co.
- FRIAS L.D., 1981. Biología Evolutiva de dípteros Otitidae y Tephritidae (Diptera Acalyptratae). Tesis de Doctorado, Universidad de Chile, Santiago, Chile, 243 p.
- FRIAS L.D., 1982. Genética-ecológica de insectos fitófagos y sus huéspedes. En: Ricardo Cruz-Coke y Danko Brncic Editores. Actas V Congreso Latinoamericano de Genética, Viña del Mar, Chile. pp. 256-271.
- FRIAS L.D., 1985. Cuatro nuevas especies chilenas del género *Trupanea* Schrank (Diptera Tephritidae). Rev. Brasil. Zool. S. Paulo. 2 (6): 363-381.
- FRIAS L.D., 1986a. Biología poblacional de *Rhagoletis nova* (Schiner) (Diptera Tephritidae). Rev. Chilena Ent., 13:75-84.
- FRIAS L.D., 1986b. Algunas consideraciones sobre la taxonomía de *Rhagoletis nova* (Schiner) (Diptera Tephritidae). Rev. Chilena de Ent., 13: 59-73.
- FRIAS L.D., M. IBARRA y A.M. LLANCA, 1987. Un nuevo diseño alar en *Rhagoletis conversa* (Bréthes) (Diptera Tephritidae). Rev. Chilena de Ent., 15: 21-26.
- FRIAS L.D., 1988a. Tiempos y modos de especiación. En: Ibcia Santibañez, Editor "Manejo del tiempo en biología y algunas de sus ingeniosas maneras de estudiarlo". Fac. de Medicina, Universidad de Chile, Copyright. Bibl. Nacional.
- FRIAS L.D., 1988b *Tephritis marisolae*, nueva especie chilena del género *Tephritis* Latreille (Diptera Tephritidae) Rev. Chilena de Ent., 16: 77-81.
- FRIAS L.D., 1989. Diferenciación ecológica y reproductiva de dos razas huéspedes de *Rhagoletis conversa* (Bréthes) (Diptera Tephritidae). Acta Ent. Chilena, 15: 163-170.
- FRIAS L.D. y H. MARTINEZ. 1991a. Estudio taxonómico en *Rhagoletis tomatis* Foote (Diptera Tephritidae). Acta Ent. Chilena, 16: 247-254.
- FRIAS L.D.; I. NORTHLAND y J. CAPETILLO, 1991b. Aspectos de la Biología de *Rhagoletis tomatis* Foote (Diptera Tephritidae) en poblaciones de la II Región de Chile. Acta Ent. Chilena, 16: 193-200.
- FRIZZI, G. and A. SPRINGHETTI, 1953. Prime ricerche citogenetiche sul "*Dacus oleae* Gmel. Ricerca Scientifica 23: 1612-1620.
- GOPALAN. H.N.B., 1972. The study of somatic meiotic and salivary gland chromosomes of the melonfly, *Dacus cucurbitae* Caryologia, 25: 163-173.
- HENDEL, F., 1914a. Analytische übersicht über die *Anastrepha* arten (Dipt.). Wien. Ent. Ztg., 3: 66-70.
- HENDEL, F., 1914b. Die Bohrfliegen Sudamerikas. K. Zool.-Antrop. Ethnogr. Mus. Abhandl. Ber. (1912), 14(3): 1-84.
- HENDEL, F., 1914c. Die Gattungen der bohrfliegen (Analytische übersicht aller bisher bekannten gattungen der Tephritinae). Wien Ent. Ztg. 33: 73-98.
- HERING, F., 1936. Ergebnisse einer Zoologischen sammelreise nach brasilien, Insbe sondere in das Amazonasgebiet, Ausgefurt von Dr. H. Zerny, X. Teil; Diptera: Muscidae Acalyptratae (Excl Chloropidae). Wien Natur. Hist. Mus. Ann., 47: 61-106. illus.
- HERING, E.M., 1941. Trypetidae. In: Beitrage zur Fauna Perus. V. 1: 121-176, illus. Jena.
- HERING, E.M., 1942. Neue Gattungen und Arten palearktische und exotischer Fruchtflie Gen. Siruna Seva, 4: 1-31, illus.
- HUETTEL, M.D., 1972. Comparative biology host relationship and population genetics of sibling species in *Procecidochares* (Diptera Tephritidae). Tesis Ph. D. University of Texas at Austin.
- HUETTEL, M.D. and G.L. BUSH, 1972. The genetics of host selection and its bearing of sympatric speciation in *Procecidochares* (Diptera Tephritidae). Ent. Exp. Appl., 15: 465-480.
- KEUNEKE, W., 1924. Über die Spermatogenese einiger Dipteren. Zeitschrift für Zellen und Gewebelehre, 1: 357-412.
- KITTO, G.B., 1982. An immunological approach to the phylogeny of the Tephritidae. In R. Cavalloro 1983. Fruit flies of economic importance. A.A. Balkema/Rotterdam.
- KIMBRAS, C.B., 1963. A contribution to the cytogenetic of *Dacus oleae* (Diptera Tephritidae). The salivary gland and mitotic chromosomes. Caryologia, 16: 371-375.
- MACQUART, J., 1843. Dipteres exotiques nouveaux ou peu connus. Mem. Soc. Roy. Sci. Agric. Arts Lille (1842): 162-460 (Published separately as Vol. 2, pt. 3: 4-304.
- MALAVASI, A., J.S. MORGANTE e R.A. ZUCCHI, 1980. Bio-

- logía de moscas das frutas (Diptera Tephritidae). I. Lista de hospedeiros e ocorrência. Rev. Brasil. Biol., 40 (1): 9-16.
- MALAVASI, A. e J.S. MORGANTE, 1980. Biología de moscas das frutas (Diptera Tephritidae). II. Indices de infestação em diferentes hospedeiros e localidades. Rev. Brasil. Biol., 40 (1): 17-24.
- MALLOCH, J.R., 1933. Acalyprata, pp. 177-391 (frasc. 4) In British Museum (Natural History): Diptera of Patagonia and South Chile 6:489.
- MATIOLI, S.R., 1989. Evolução molecular e adaptação: desidrogenases alcoolicas de Tephritídeos. PH. D. Tesis. Instituto de Biociencias. Universidade de Sao Paulo. Brasil.
- MAYR, E., 1968. Especies animales y evolución. Universidad de Chile Ediciones Ariel, S.A.
- MENDES, L.O.T., 1958. Observações citológicas em "moscas das frutas". Bragantia 17: 29-39.
- METZ, C.W., 1916. Chromosome studies of Diptera II. The paired association of chromosomes in the Diptera and its significance. J. Exp. Zool., 21: 213-280.
- MORGANTE, J.S., 1982. Biología evolutiva de *Anastrepha* (Diptera Tephritidae). Tese apresentada para o Concurso de Livre Docencia. Depto. de Biología, Instituto Biociencias. Universidade de Sao Paulo-Brasil.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. Am Natur., 106: 283-292.
- PRADO, E. y J. NITSCHKE, 1989. Notas sobre dos insectos asociados a especies de malezas presentes en Chile. *Protensina hyalipennis* Henning y *Dioxina chilensis* (Macquart) (Diptera Tephritidae) Agricultura Técnica 49 (4) 370-372.
- RADU, M., Y. ROSSLER and Y. KOLTIN, 1975. The chromosomes of the mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wied): Karyotype and chromosomal organization. Cytologia, 40: 823-828.
- SCHINER, I.R., 1868. Diptera (Art. 1), 338 p. Reise der Osterreichische Fregatte Novara um die Erde, Zool., 2 (Abt. 1, Sect. B.). Wien.
- SOLFERINI, V.N. and J.S. MORGANTE, 1987. Karyotype study of eight species of *Anastrepha* (Diptera Tephritidae). Caryologia, 40 (3): 229-241.
- SOLFERINI, V.N. and J.S. MORGANTE, 1990. $X_1X_1X_2X_2 : X_1X_2Y$ mechanism of sex determination in *Anastrepha bistrigata* and *A. serpentina* (Diptera Tephritidae).
- SOUTHERN, D.I., 1976. Cytogenetic observations in *Ceratitis capitata*. Experientia, 32 (1): 20-22.
- STUARDO, O.C., 1946. Catálogo de dípteros de Chile. Santiago, Ministerio de Agricultura. 250 p.
- WASBAUER, M.S., 1972. An annotated host catalogue of the fruit flies of America North of Mexico (Diptera Tephritidae) Laboratory Service Entomology. Bureau of entomology. Depart. Agric, Sacramento. Occasional paper 19. 1-171.
- WHITE, M.J.D., 1949. Cytological evidence on the phylogeny and classification of the Diptera. Evolution, 3: 252-261.
- WHITE, M.J.D., 1973. Animal cytology and evolution. Cambridge at the University Press.
- WHITE, M.J.D., 1978. Modes of speciation. W.H. Freeman and Company San Francisco.
- WHITE, I.M., 1988. Tephritid flies, Diptera Tephritidae. In Handbooks for the identification of British insect. P.C. Barnard and R.R. Askew (editors). Vol. 10, part. 5a.