

**GENETICA, ECOLOGIA Y EVOLUCION DE LAS ESPECIES
CHILENAS DEL GENERO RHAGOLETIS (DIPTERA: TEPHRITIDAE)**

**GENETIC, ECOLOGY AND EVOLUTION OF CHILEAN
RHAGOLETIS SPECIES (DIPTERA, TEPHRITIDAE).**

DANIEL FRIAS¹

ABSTRACT

This paper discuss the results of evolutionary biology of species of *Rhagoletis* known from Chile under the general frame of the theory of speciation.

Most chilean-species are endemic, with the sole exception of *R. tomatis* which reaches South Peru in its distribution. These species belong to the group *nova*, and are different from the rest of neotropical species by the presence of an apomorphic trait in the female ovipositor. Moreover, in one of them, *R. conversa*, has emerged a probable atavic character, detected only in the past 10 years, which appears to constitute a paradigm of a microevolutive process in action.

All the studied species with the sole exception of *R. tomatis* show a pupal diapause which varies according to some ecological factors, such as the availability of host fruits where oviposit. This diapause would also be controled by genetic factors, photoperiod, temperature and relative humidity.

The genetic studies in the chilean species of central distribution (*R. conversa* y *R. nova*) show that changes at the level of structural genes are minimun during the evolutive process in these species, and that speciation would occur in sympatry and rather during relatively short periods if compared with the speciation process in allopatry. Nevertheless in *R. tomatis* the allopatric speciation is the principal factor of significative differentiation in relation of the other congeneric chilean species.

Key words: Rhagoletis, Genetics, Ecology, Evolution.

INTRODUCCION

Uno de los problemas importantes en biología evolutiva, en relación a los insectos fitófagos, es conocer los mecanismos genéticos y ecológicos que intervienen en la formación de nuevas razas huéspedes y especies. El surgimiento de nuevas plagas de insectos que parasitan plantas cultivadas es un hecho que ocurre periódicamente y constituye uno de los mayores problemas en la agricultura. Por estos motivos, conocer acerca del origen y evolución de insectos fitófagos es muy importante en los programas de control integrado.

En las últimas dos décadas, además del modelo

clásico de especiación alopátrida, se han propuesto modelos alternativos a fin de explicar la especiación en insectos fitófagos. White (1968), propuso un modelo de especiación semi-geográfico, en el cual, entre dos poblaciones parapátridas, súbitamente y en ausencia de barreras geográficas, se originarían mecanismos de aislamiento reproductivo gracias a la heterosis negativa de los híbridos con diferentes ordenamientos cromosómicos y fijación de los homocariotipos. Maynard-Smith (1966) propuso un modelo teórico de especiación simpátrida basado en selección disosiadora. Un modelo similar de especiación simpátrida ha sido propuesto por Bush (1969) a fin de explicar la formación de razas huéspedes en especies del género *Rhagoletis* (Diptera Tephritidae).

Una de las principales críticas que se han formulado a los modelos de especiación simpátrida

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

es que las "especies simpátridas" serían más bien el resultado de una especiación geográfica que luego superpusieron sus rangos de distribución. Además, a causa de la dispersión, el aislamiento reproductivo no sería posible solo por separación ecológica de poblaciones locales, de tal manera que el cortejo y cópula en huéspedes específicos sería difícil que ocurriera. Sin embargo, en los últimos años se ha acumulado evidencias empíricas que apoyan al proceso de especiación en simpatria. Las principales contribuciones al respecto son las de Bush (1975a) en *Rhagoletis pomonella*, Tauber y Tauber (1977) en *Chrysopa downesi*, *Chrysopa carnea* y Frías (1981, 1988) en *Rhagoletis conversa* y *Rhagoletis nova* respectivamente.

En el presente trabajo se discutirá el origen y evolución de las especies del género *Rhagoletis* de distribución chilena y sus posibles conexiones evolutivas con las otras especies sudamericanas.

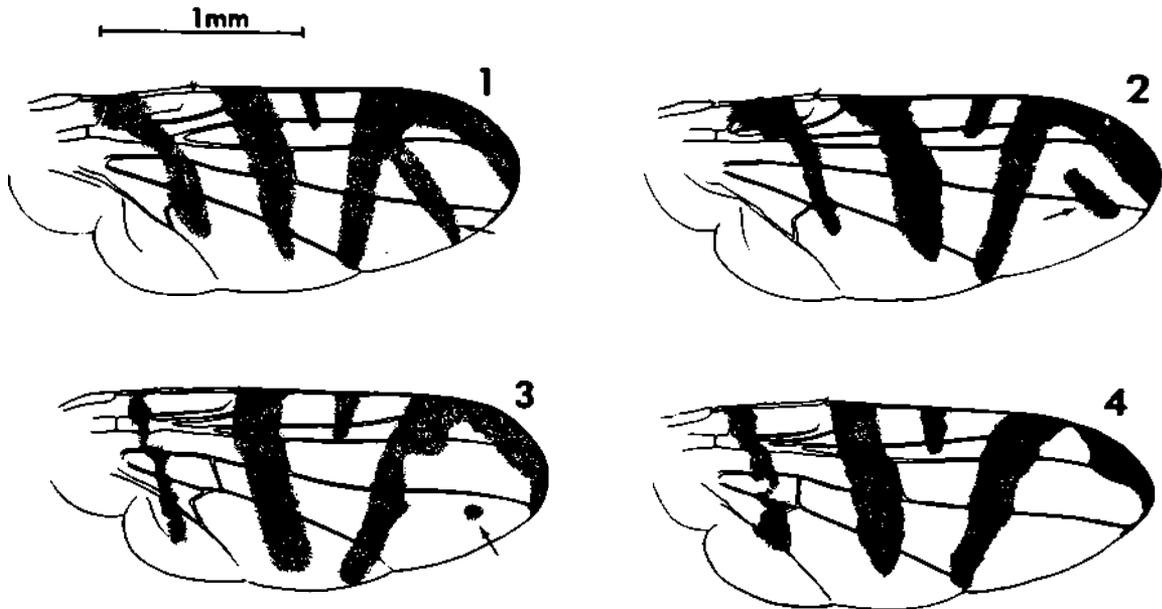
Las especies del género *Rhagoletis* en la Región Neotropical

En la Región Neotropical existen alrededor de 15 especies descritas del género *Rhagoletis*

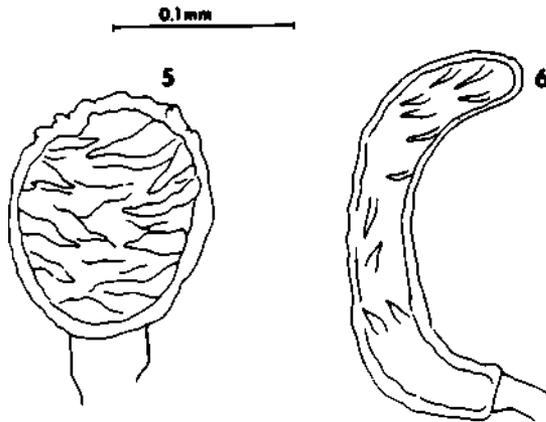
(Foote 1981). Cinco de estas especies, *R. adusta*, *R. macquarti*, *R. ferruginea*, *R. blanchardi* y *R. willinki*, se distribuyen en la vertiente oriental de Los Andes. Por otra parte, *R. psalida*, *R. lycopersella*, *R. rhitida*, *R. metallica*, *R. tomatitis*, *R. nova*, *R. conversa* y *R. penela*, se distribuyen en la vertiente occidental de la cordillera de los Andes. Ambos grupos se diferencian en los diseños alares, presentando las especies de la vertiente oriental, con la excepción de *R. willinki*, una banda oblicua a la costa en la parte apical del ala, y que se extiende desde la banda sub-apical hasta el borde del ala (fig. 1). Por el contrario, las especies que se distribuyen en la vertiente occidental de Los Andes no presentan la banda, o bien, ésta aparece como un punto o como una banda desconectada de la banda sub-apical (figs. 2, 3 y 4).

Ambos grupos se pueden diferenciar además por la forma de las espermatecas de las hembras ya que éstas pueden ser, con la excepción de *R. willinki*, globosas como en el grupo de especies de la vertiente oriental (fig. 5), o bien alargadas como en el grupo de la vertiente occidental (fig. 6).

R. striatella y *R. jamaicensis* se distribuyen en



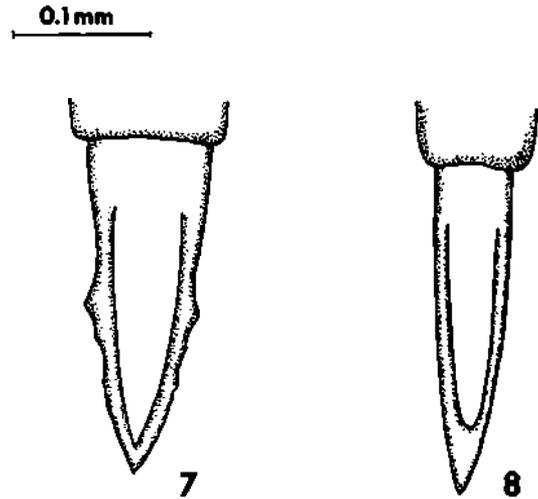
Figuras 1-4. Morfos alares más representativos de las especies del género *Rhagoletis* en la zona neotropical. 1. Presencia de una banda desde la banda sub-apical hasta el margen del ala, ♀ de *R. striatella*; 2. Presencia de una banda oblicua desconectada, ♀ de *R. psalida*; 3. Presencia de una mancha circular, ♀ de *R. nova*; 4. Ausencia de banda oblicua y mancha circular, ♀ de *R. conversa*.



Figuras 5 y 6. Espermatecas de hembras del género *Rhagoletis* de la zona neotropical; 5. Espermatecas globosas, ♀ de *R. ferruginea*; 6. Espermatecas alargadas, ♀ de *R. nova*.

México y Centroamérica respectivamente y de acuerdo a las pautas alares y forma de las espermatecas (Foote, 1981) se asemejan a las especies de la vertiente occidental. La excepción la constituye *R. willinki*, ya que desde este punto de vista se asemeja más a las especies chilenas de la vertiente occidental lo que sugiere un mayor parentesco filogenético, en especial con *R. conversa*. Esta apreciación se ve reforzada al analizar los ovipositores de las hembras ya que *R. willinki* posee un ovipositor con dos proyecciones laterales (fig. 7) similar a las especies chilenas *R. conversa*, *R. nova* y *R. penela*. Este carácter sería apomórfico ya que solo está presente en las especies indicadas y en ninguna otra descrita no solo en el neotrópico sino también en las especies de Norteamérica (Bush 1966). Todas las especies de la vertiente oriental con la excepción de *R. conversa*, *R. nova* y *R. penela* presentan un ovipositor aguzado similar a *R. striatella* y *R. jamaicensis* (fig. 8), este carácter sería plesiomórfico. Si se considera que en la latitud donde se distribuye *R. willinki*, los Andes no constituyen barrera, probablemente *R. willinki* especió luego de una dispersión cuyo origen habría que centrarlo en las poblaciones de distribución chilena, probablemente *R. conversa*.

Un caso especial en Chile lo constituye *R. tomatis* ya que en la actualidad se distribuye solo en el sector agrícola de la Chimba, ciudad de Antofagasta, II Región de Chile desarrollando su ci-



Figuras 7 y 8. Ovipositor de hembras del género *Rhagoletis*; 7. Ovipositor con proyecciones laterales, ♀ de *R. nova*; 8. Ovipositor sin proyecciones laterales, ♀ de *R. tomatis*.

clo de vida solo en tomate cultivado. (Frías *et al* 1991a). Las hembras de esta especie presentan un ovipositor aguzado en el ápice al igual que las otras especies sudamericanas con las excepciones ya indicadas. Además, esta especie es bastante diferente desde el punto de vista morfológico y genético del resto de las especies chilenas que se distribuyen desde la IV Región al Sur de Chile. (Frías *et al*, 1991b y Frías en prensa). De esta manera el desierto de Atacama habría contribuido a aislar geográficamente a *R. tomatis* de las otras especies chilenas impidiendo el flujo genético entre ellas lo que explicaría las diferencias evolutivas detectadas en la actualidad entre *R. tomatis* y sus congeneres de distribución chilena.

Aspectos taxonómicos y ecológicos de las especies del género *Rhagoletis* de distribución chilena

Las especies chilenas del género *Rhagoletis* forman parte del grupo *nova* (Foote 1981) y corresponden a *R. conversa*, *R. nova*, *R. tomatis* y *R. penela*. A este mismo grupo pertenece la especie peruana *R. lycopersella* y la especie argentina *R. willinki*. Con la excepción de *R. tomatis* que se distribuye también en el sur de Perú, todas las especies restantes son endémicas de Chile. De todas las especies chilenas, *R. conversa* es la especie

más variable morfológicamente al considerar caracteres tanto de estados inmaduros (huevos, larvas y pupas) como de adultos tales como, diseños alares, diseños torácicos, oviposidores de las hembras y color de las cerdas postocelares. Así, en relación a los morfos alares, en *R. conversa*, se han descrito todos los diseños que aparecen en la fig. 9. En *R. nova* se han observado solo los morfos 9a y 9c (Frías 1986a). En *Rhagoletis tomatitis* existe un morfo similar al de la fig. 9d y en *R. penela* uno similar al de la fig. 9e.

En *Rhagoletis conversa* se ha descrito (Frías *et al* 1987) el surgimiento reciente de nuevos morfos alares que dicen relación con la presencia de una banda que permite una unión entre las bandas discal y sub-apical del ala produciéndose toda la variación morfológica que aparece en la fig. 10 (10A - 10G). Lo interesante de este hallazgo es que el rasgo constituye un buen marcador morfológico que revela un proceso microevolutivo en acción ya que en ninguna especie sudamericana este carácter había sido descrito (Aczel 1954, Foote 1981) y tampoco se había registrado en Chile antes de 1975. Entre los años 1975 y 1979 se detectó el rasgo con baja frecuencia para aumentar luego de esa fecha. El primer antecedente de este carácter en las poblaciones de *R. conversa* provienen de las localidades de Algarrobo y Pirque durante el año 1977. En estos ejemplares el rasgo corresponde al descrito en la fig. 10A en el cual la unión entre la banda subapical y discal es muy tenue. La unión más fuerte, en forma de una banda bien definida que aparece en las figuras 10B-10F) solo surge en el período 1981-1990.

Tal como se mencionó anteriormente, este rasgo tampoco ha sido descrito en otras especies sudamericanas del género *Rhagoletis*. Sin embargo esta unión se ha registrado en algunas de las especies de distribución norteamericana tales como: *R. suavis*, *R. completa*, *R. fausta* y *R. striatella* (Bush, 1966). Esta última especie es, desde un punto de vista morfológico y ecológico, la más emparentada a las especies sudamericanas de *Rhagoletis*, en especial a *R. psalida*, *R. lycopersella* y *R. conversa* (Bush 1966, Foote 1981, Frías 1981, 1982, 1986a, 1986b, Frías *et al* 1984, 1987). En opinión de Bush (1966), las especies sudamericanas del género *Rhagoletis* se habrían originado por radiación adaptativa luego del establecimiento del puente terrestre que actual-

mente une Norteamérica y Sudamérica. De tal manera que tal vez *R. striatella* podría corresponder a un ancestro lejano de *R. conversa* y el rasgo recientemente surgido en las poblaciones de *R. conversa* correspondería a un rasgo atávico. (Frías *et al*, 1987)

En relación a la ecología, las especies de distribución chilena al igual que todas las especies sudamericanas desarrollan sus ciclos vitales en plantas de la familia Solanácea, existiendo una o dos generaciones por año. Las épocas reproductivas, cópulas y oviposiciones, se producen en épocas muy precisas del año y coinciden con las épocas de fructificación de sus plantas mesoneras (Frías 1986b, 1989a, 1989b). Las hembras, una vez que ovipositan, depositan una feromona en la superficie en los frutos que tiene un doble efecto. por un lado repele a otras hembras, evitando de este modo la oviposición repetida de un fruto. lo que minimiza la competencia larvaria interespecífica y además atrae a los machos a posarse en los frutos lo que aumenta las posibilidades de encuentro entre machos y hembras para la realización de la cópula. Esto se ha descrito en dos razas huéspedes de *R. conversa* (Frías *et al* 1984). En las tablas 1 y 2 se muestran resultados de varias réplicas de 15 minutos cada una en relación al efecto de la feromona de hembras de *R. conversa* sobre los machos de la especie mencionada; para tal efecto se introdujeron 20 machos y 5 hembras en una caja de poblaciones y se les ofreció frutos de las siguientes categorías, obtenidas por el método de Prokopy (1981): frutos controles sin huevos ni feromonas, frutos solo con feromonas, frutos solo con huevos y frutos con huevos y feromonas.

En ambas tablas se observa que los machos prefieren visitar frutos que contengan feromonas (frutos solo con feromonas o con feromonas y huevos), se muestra también (tabla 2) que la feromona es soluble en agua, ya que los frutos con feromonas, luego de someterlos a un lavado con agua destilada, disminuyen su poder atractivo hacia los machos. En la tabla 1, se muestra además que la feromona tiene una duración determinada, ya que los controles efectuados a las 18 y 24 horas después, utilizando frutos con feromonas, son menos atractivos para los machos.

En la tabla 3, se observan los resultados obtenidos de 2 réplicas en cajas de poblaciones que



Figuras 9 A - 9E. Morfos alares detectados en *Rhagoletis conversa* hasta 1980.

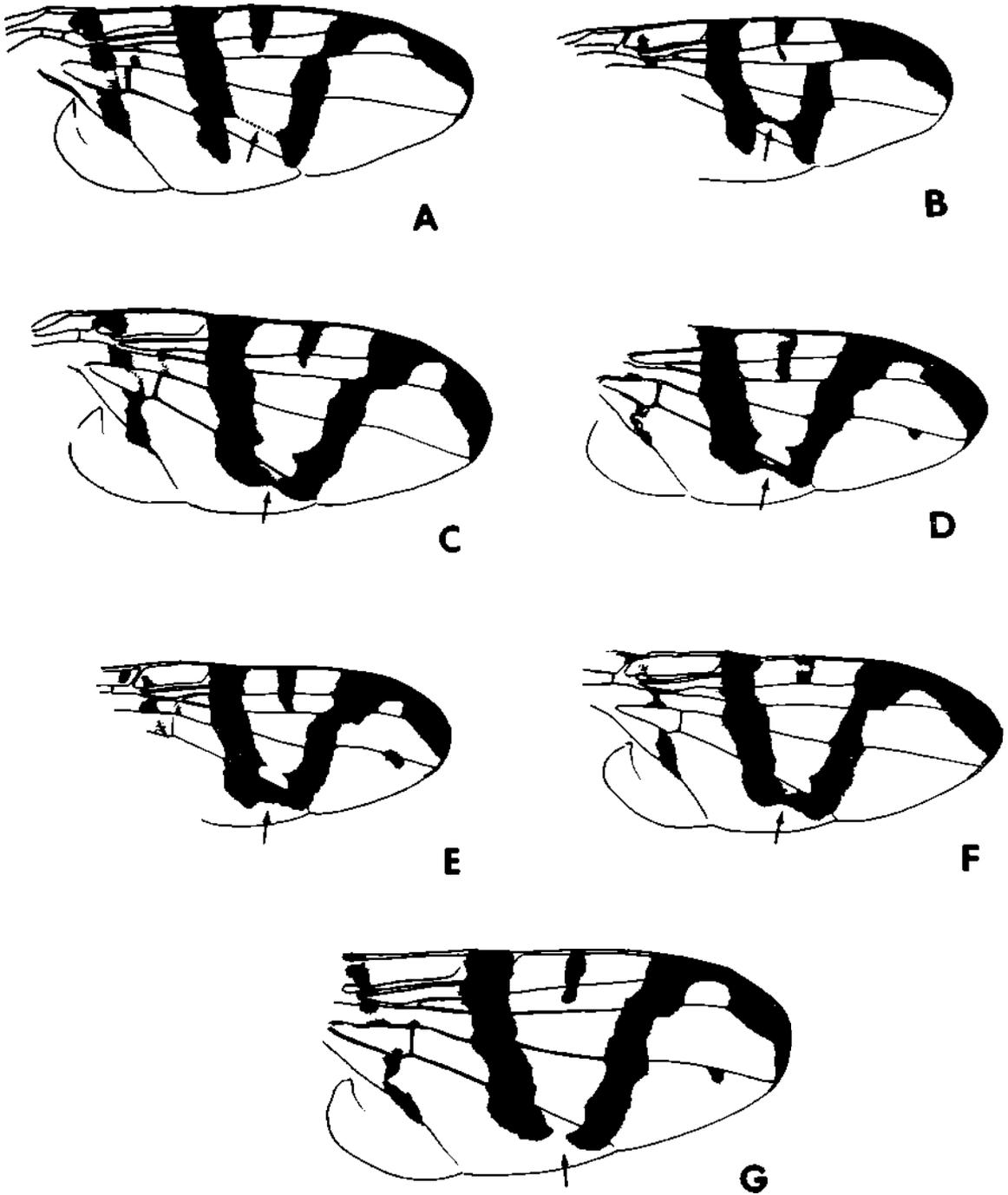


Figura 10A - 10G. Nuevos morfos alares detectados en *Rhagoletis conversa* a partir de 1981.

Tabla 1.
 PORCENTAJE DE VISITAS DE MACHOS DE *RHAGOLETIS CONVERSA* A FRUTOS DE *SOLANUM TOMATILLO* DE DISTINTAS CATEGORIAS EN RELACION A LA PRESENCIA DE HUEVOS Y FEROMONAS. LOS EXPERIMENTOS SE EFECTUARON A 22°C CON MACHOS Y HEMBRAS MADUROS SEXUALMENTE, DE 20 DIAS DE EDAD, DURANTE 15 MINUTOS DE OBSERVACION, EL 16 DE FEBRERO DE 1984.

Frutos sólo feromonas	Frutos huevos + feromonas		Frutos controles (sin huevos ni feromonas)		Frutos lavados huevos + feromonas		Frutos huevos + feromonas 18 hrs. después		Frutos huevos + feromonas 2-4hrs. después		N° Total
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
64	70	24.2	40	15.1	39	14.7	29	10.9	23	8.7	265
N° de réplicas = 4											

Tabla 2
 PORCENTAJE DE VISITAS DE MACHOS DE *RHAGOLETIS CONVERSA* A FRUTOS DE *SOLANUM TOMATILLO* DE DISTINTAS CATEGORIAS EN RELACION A LA PRESENCIA DE HUEVOS Y FEROMONAS. LOS EXPERIMENTOS SE EFECTUARON A 22°C CON MACHOS Y HEMBRAS MADUROS SEXUALMENTE, DE 20 DIAS DE EDAD, DURANTE 15 MINUTOS DE OBSERVACION, EL 18 DE FEBRERO DE 1984.

Frutos sólo feromonas	Frutos con huevos + feromonas		Frutos sólo con huevos		Frutos controles (sin huevos ni feromonas)		Frutos sólo feromonas lavados		Número Total N
	N	%	N	%	N	%	N	%	
49	44	28.2	34	19.5	35	20.1	12	6.8	174
N° de réplicas = 4									

Tabla 3
 PORCENTAJES DE VISITAS Y OVIPOSICIONES DE HEMBRAS DE *RHAGOLETIS CONVERSA* A FRUTOS DE *SOLANUM TOMATILLO* DE DISTINTAS CATEGORIAS EN RELACION A LA PRESENCIA DE HUEVOS Y FEROMONAS. LOS EXPERIMENTOS SE EFECTUARON A 22°C CON HEMBRAS Y MACHOS MADUROS SEXUALMENTE, DE 20 DIAS DE EDAD, DURANTE 15 MINUTOS DE OBSERVACION, EL 17 DE FEBRERO DE 1984.

	Frutos sólo feromonas		Frutos con huevos + feromonas		Frutos sólo huevos		Frutos controles (sin huevos ni feromonas)		Frutos lavados		Número Total
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
Visitas	19	13.8	26	19.0	38	27.7	32	23.3	22	16.1	137
Oviposiciones	1	6.7	1	6.7	4	26.7	5	33.3	4	26.7	15
N° de réplicas = 5											

contenían 20 hembras y 5 machos durante 15 minutos de observación cada una. Se observa que las visitas y oviposiciones son mayores en aquellos frutos que no contienen feromona lo que sugiere que la feromona tiene un efecto repelente sobre las otras hembras.

En *R. tomatitis* recientemente se ha descrito (Frías 1991a), que la feromona liberada por las hembras luego de la oviposición tiene un efecto de atracción hacia otras hembras. Esto explica la distribución agregada de los huevos de esta especie que se registra tanto en los cultivos de tomate (localidad de la Chimba, ciudad de Antofagasta, II Región) como en condiciones de laboratorio (Frías *et al.*, 1991b). Esta conducta gregaria no había sido descrita hasta la fecha en otras especies del género *Rhagoletis* y es importante ya que además de facilitar el control poblacional de la plaga provoca un daño menor en los cultivos de tomate.

Diapausa pupal

Las especies del género *Rhagoletis*, a diferencia de especies de otros géneros tales como *Ceratitis* y *Anastrepha* presentan una diapausa pupal lo que les permite a estas especies mantenerse durante el invierno (Bateman 1972, Boller y Prokopy 1976).

Los factores descritos que intervienen en la regulación de la diapausa pupal en insectos corresponden al fotoperíodo, temperatura, humedad y probablemente factores genéticos (Tauber y Tauber 1976). Aunque los mecanismos de regulación de la diapausa pupal en las especies del género *Rhagoletis* no son ampliamente comprendidos (Boller y Prokopy 1976), se ha determinado que el fotoperíodo, la temperatura y la humedad son factores importantes en la regulación de la diapausa pupal en el género *Rhagoletis* (Alinia-zee 1976, Neilson 1962, 1964, Prokopy 1968).

Sobre los eventuales factores genéticos que regulan la diapausa pupal en especies del género *Rhagoletis* no existen antecedentes en la literatura. En este trabajo se compara la rigurosidad de la diapausa pupal en poblaciones de *R. nova* y *R. conversa*. En la figura 11 se compara la emergencia de adultos en razas de *R. conversa* que viven en plantas huéspedes congénicas, *S. nigrum* y *S. tomatillo*, a partir de pupas obtenidas en el laboratorio de larvas provenientes de poblaciones

naturales. En el gráfico se muestra también la emergencia de adultos de *R. nova* que vive asociada a la planta cultivada *Solanum muricatum* (pepino dulce). En la raza de *R. conversa* que se asocia a *S. nigrum*, del total de pupas colectadas, aproximadamente a los 25 días de haber pupado, se produce una emergencia de adultos del 41.2%; las pupas restantes permanecen en diapausa durante nueve meses y en el mes de septiembre de 1983 se registró una segunda emergencia de adultos que correspondió a un 25.5%; a la siguiente primavera del año 1984 no se registró emergencia de adultos. Al revisar las pupas restantes se constató una mortalidad de un 100%.

En la raza asociada a *Solanum tomatillo*, en cambio, de las pupas recién colectadas emerge un porcentaje bastante inferior de adultos al de la raza de *S. nigrum*, que correspondió a un 9.55%. Las pupas restantes permanecen en diapausa algunos meses (aproximadamente 6 meses) y en octubre de 1983 se registró otra emergencia de adultos mayor que la primera (22.4%). Las pupas sobrevivientes (se registró mortalidad) permanecieron en diapausa hasta septiembre de 1984, mes en el cual se registró una tercera emergencia de adultos correspondiente a un 9.5%. En el año 1985 no se registró nuevas emergencias y al revisar las pupas restantes se detectó un 100% de mortalidad.

Es importante mencionar que estos experimentos se hicieron bajo condiciones variables de laboratorio y que la primera emergencia de adultos luego de la diapausa, en ambas razas, coincidía con la fructificación de las plantas huéspedes en las poblaciones naturales. En la figura 11, se observa además que la primera emergencia de adultos, a partir de pupas recién colectadas, es significativamente mayor en la raza de *S. nigrum* que en aquella que vive en *S. tomatillo*. Sin embargo, la segunda emergencia de la raza *S. tomatillo* es mayor a la primera, en cambio, en la raza de *S. nigrum*, la segunda emergencia es bastante menor a la primera. Además, en la raza de *S. tomatillo* se detectó una tercera emergencia en la primavera del año siguiente (1984), en cambio, en la raza de *S. nigrum* se registraron solo dos emergencias. Se puede concluir, por lo tanto, que la diapausa pupal es mucho más estricta y prolongada en la raza que desarrolla su ciclo vital en *S. tomatillo* que en aquella que vive en *S. nigrum*. Es probable que

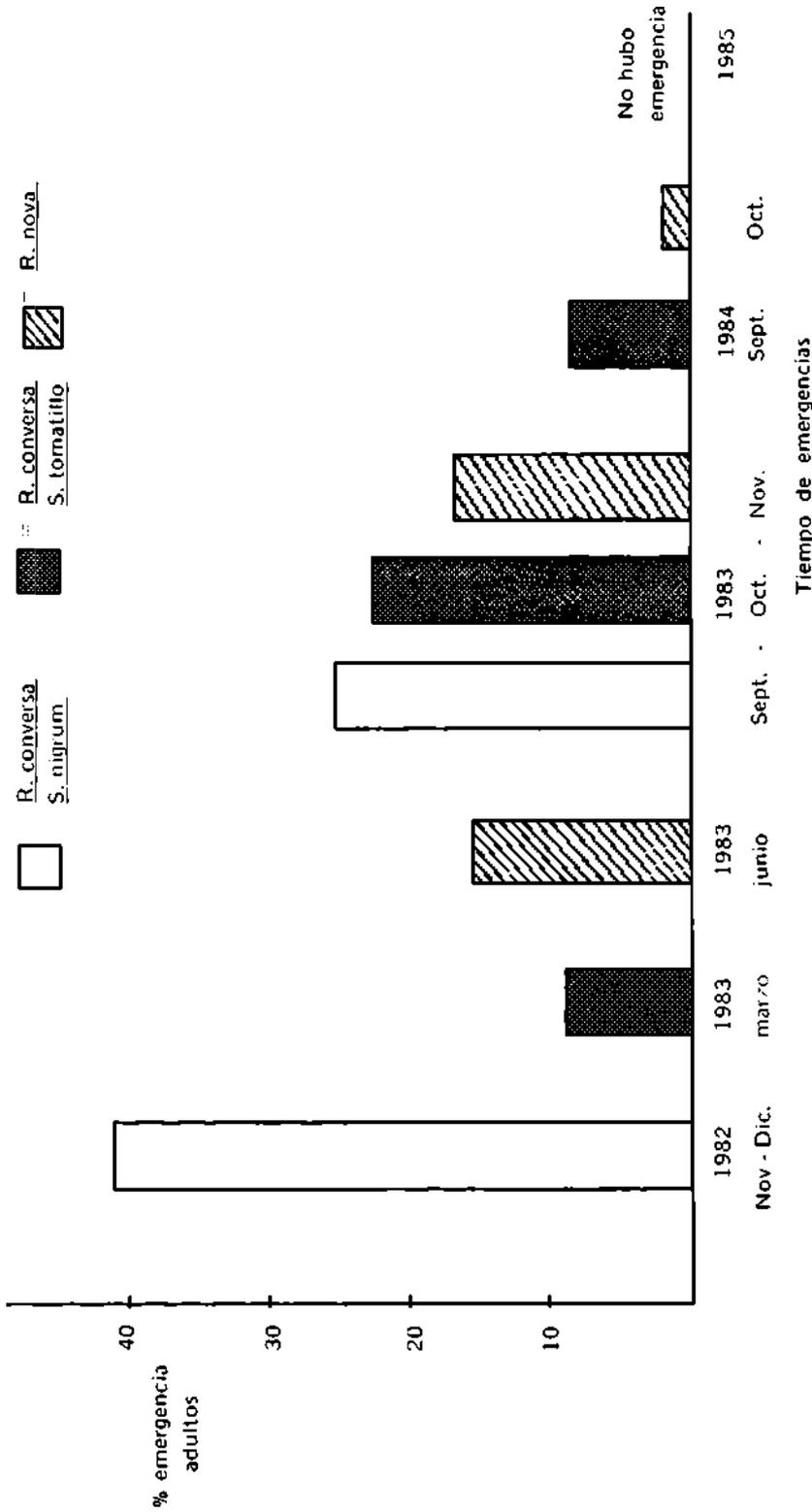


Figura 11. Porcentaje de emergencia de adultos y diapausa pupal en dos razas huéspedes de *R. conversa* y *R. nova* entre 1982 y 1984.

estas diferencias estén controladas genéticamente y sean respuesta a presiones diferenciales de selección en ambas razas, ya que por un lado, la fenología de las plantas huéspedes es bastante diferente (Frías 1981, 1989a), (Frías *et al* 1984) y el ciclo vital de cada raza se ha coadaptado a su respectiva planta huésped. Además, la planta *S. nigrum* tiene una distribución geográfica mayor que *S. tomatillo* y presenta varias fructificaciones en el año a lo largo de su distribución geográfica (aproximadamente desde agosto a marzo del año siguiente). Por el contrario, *S. tomatillo*, tiene un período de floración y fructificación bastante más restringido (fines de octubre hasta marzo del año siguiente). Por lo tanto, una hembra de la raza asociada a *S. nigrum* tiene una probabilidad mayor de encontrar frutos disponibles para la postura que una hembra de la raza que vive en *S. tomatillo*. De esta manera, la selección natural habría seleccionado, en la raza *S. tomatillo*, genotipos que controlarían una diapausa más prolongada y una emergencia más sincronizada con la fructificación de la planta hospedera.

En la figura 11 también se muestra la emergencia de adultos y diapausa pupal en *R. nova* que vive en la planta cultivada *Solanum muricatum*. En esta especie se registraron tres emergencias de adultos, de manera similar a *R. conversa* asociada a *S. tomatillo*.

Tanto en *R. conversa* como en *R. nova* se midió el efecto de una temperatura constante en la emergencia de adultos. De esta manera, las pupas obtenidas a partir de larvas colectadas en las poblaciones naturales, se pusieron en cámaras de cultivo a 25°C. Los resultados indican que en estas condiciones constantes de temperatura, en las poblaciones de ambas especies, se registra solo una emergencia de adultos, permaneciendo las otras pupas en diapausa hasta llegar a una mortalidad de un cien por ciento luego de dos años de haber sido colectadas. Estos resultados indican que las fluctuaciones térmicas son importantes para inducir la emergencia de adultos.

Además, tanto en *R. nova* como en la raza de *R. conversa* que se asocia a *S. nigrum* se encontró diferencias muy apreciables en la emergencia de adultos al comienzo y al final de cada temporada. En ambas especies el porcentaje de emergencia es mayor al comienzo de cada temporada (*R. nova* = 57.4% ; *R. conversa* (raza *nigrum*) = 74.2%) que al final de cada temporada (*R. nova* = 6.1% ; *R.*

conversa (raza *nigrum*) - 29.7%). Estos datos sugieren que además del factor térmico podrían influir factores como fotoperíodo y humedad relativa tanto en la inducción como en el término de la diapausa.

Estudios efectuados en *R. tomatitis* revelan que esta especie presenta una baja diapausa pupal probablemente debido a que se desarrolla en un clima con muy pocas fluctuaciones térmicas durante el año (ciudad de Antofagasta II Región de Chile) (Frías, 1991a).

Variación genética y especiación

La falta de unanimidad de criterios entre los evolucionistas con respecto a los procesos involucrados en la formación de razas huéspedes y especiación de insectos parásitos de plantas y animales, han existido desde que Benjamín Walsh (1864) publicó un trabajo sobre la formación de "razas huéspedes" en insectos fitófagos. En la actualidad existen fuertes evidencias que en insectos fitófagos nuevas razas huéspedes y especies reproductivamente aisladas pueden surgir en simpatría en un tiempo relativamente corto (Bush 1974, 1975b; Frías 1988). Estas razas huéspedes surgen a menudo en plantas introducidas de importancia agrícola. Bush (1974), ha limitado el término "razas huéspedes" a una categoría sub-específica que se aplica a poblaciones de especies de parásitos que exhiben una constitución genética diferente a otras poblaciones de la especie. Estas diferencias genéticas determinarían la preferencia por ciertas plantas huéspedes. Sin embargo, la magnitud de la variación genética necesaria para provocar la especiación sería bastante menor a la descrita clásicamente en el proceso de especiación geográfica. Bush (1975b), ha estudiado a través del método electroforético, la variación genética entre razas huéspedes en *R. pomonella* y no ha determinado diferenciaciones genéticas apreciables a nivel de los sistemas genéticos estructurales. En *Rhagoletis conversa* (Frías 1981), se ha descrito una situación similar luego del análisis de la estructura genética de dos razas huéspedes a través del estudio de 14 sistemas enzimáticos. Estos estudios revelaron que un 40.5% de los loci eran polimórficos con un promedio de 1.4 alelos por locus y una heterocigocidad promedio de 0.11. La única diferencia observada entre las razas comparadas fue la

ausencia de un alelo que codifica para fumarasa en la raza de *S. nigrum*. La similaridad genética entre estas razas, según el método de Nei (1972), es de 0.99 y la distancia genética 0.01.

De manera similar, se ha comparado la estructura genética de *R. conversa* y *R. nova* y no se han detectado diferencias significativas luego del análisis de alrededor de 15 sistemas enzimáticos. Sin embargo, se encontró diferencias cromosómicas a través del método de bandeo C. (Frías 1985).

Estudios biogeográficos y de biología evolutiva realizados por el autor, tanto en *R. conversa* como en *R. nova* indican que éstas son especies plenas que están aisladas reproductivamente, habiéndose detectado mecanismos precopulatorios (aislamiento estacional y de habitat) y post-copulatorios (Frías 1988).

Los estudios biogeográficos muestran que la distribución geográfica de *R. nova* está incluida en el rango de la distribución geográfica de *R. conversa*, especie que presenta una distribución más amplia. Ambas especies son endémicas de Chile y presumiblemente *R. nova* habría derivado de *R. conversa* en simpatria en un tiempo evolutivo relativamente corto luego de la introducción desde Perú de *Solanum muricatum* o "pepino dulce" que es la planta huésped de *R. nova* (Frías 1983).

La historia evolutiva de estas especies, en especial *R. nova*, está ligada estrechamente con la colonización de Sudamérica por parte del hombre y sus ulteriores avances culturales, en especial la obtención y mejoramiento de plantas cultivadas. Así, los primeros antecedentes del cultivo del pepino dulce en los Andes meridionales datan del período formativo, entre los años 1200 A.C. a 200 D.C. (Nuñez 1974). La cultura preincaica de los mochicas, que tiene vigencia 100 años D.C. y alcanzó su apogeo entre los siglos III y IV de nuestra era, fueron talvez los primeros en domesticar el pepino o "cachun" (Del Bustos 1982). Evidencias directas existen en el museo Larco Herrera, en Lima Perú, ya que allí se observan frutos de esta planta incorporados a la cerámica pictórica y escultórica, muy similares en tamaño y forma a los que se cultivan en la actualidad. Es probable que la introducción del pepino dulce en Chile haya ocurrido con la expansión incaica iniciada en el año 1463. Así, Topa Inca Yupanqui inició la expansión al norte del Cuzco hasta Quito

y luego se dirigió hacia el sur, llegando en sus conquistas probablemente hasta el río Maule. Cuando los españoles, dirigidos por Almagro, llegaron a Chile en 1536, los incas ya habían abandonado el país (Mostny 1972). Según estos antecedentes *R. nova* se habría originado con posterioridad al año 1463, o fecha del inicio de la expansión de los incas. De esta manera, el origen de esta especie habría que situarlo hace no más de 523 años, lo que equivale a unas 1.046 generaciones, si se considera que *R. nova* es bivoltina (Frías 1986b; Frías 1988)

Los antecedentes disponibles indican que tanto en *R. conversa* como en *R. nova*, el modelo de especiación en simpatria es más parsimonioso que el modelo en alopatria. Además, el origen de una de las razas de *R. conversa* y *R. nova* habría que situarlo con mucha posterioridad a los grandes cambios geológicos (levantamiento de la cordillera de Los Andes) y climáticos (formación del desierto de Atacama) que han ocurrido en Chile y Sudamérica. Sin embargo, las diferencias morfológicas y genéticas que en la actualidad se detectan entre *R. tomatis* (restringida en la actualidad a una zona desértica en la II Región de Chile), con respecto a sus congeneres de distribución chilena se explican más bien por un proceso de especiación geográfica en el cual el desierto de Atacama se habría constituido en la principal barrera al flujo genico y ulterior diferenciación poblacional.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Dr. Allen Norrbom, del Systematic Entomology Laboratory, United States Department of Agriculture, National Museum, Washington, D.C., U.S.A., por permitir revisar las especies sudamericanas de *Rhagoletis* y sus comentarios en algunos aspectos taxonómicos de estas especies.

Financiado en parte con proyectos BL8705 U.M.C.E. y C-50858 Fundación Andes y 016/87 FIA, Ministerio de Agricultura y Asociación de Exportadores de Chile.

REFERENCIAS

- ACZEL, M.L., 1954. Géneros y especies de la tribu "Trypetini". sobre los géneros *Rhagoletis*, *Phorellia* y *Tomoptagoides*. *Dusenja*, 5(2): 71-94.
- ALINIAZEE, M.T., 1976. Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly (Diptera Tephritidae) in the Willamette Valley of Oregon. *Environmental Entomology*, 5(3): 397-402.
- BATEMAN, M.N., 1972. The ecology of fruit flies. *Ann. Rev. Ent.* 17: 493-518.
- BOLLER, E.F. and R.J. PROKOPY. 1976. Bionomics and management of *Rhagoletis*. *Ann. Rev. Ent.* 21: 223-246.
- BUSH, G.L., 1966. 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., 1974. The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae). In: Genetic mechanism of speciation in insects. Ed. M.J.D. White 3-23, Sidney, Australian and New Zealand Book Co. 170p.
- BUSH, G.L., 1975a. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 339-364.
- BUSH, G.L., 1975b. Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. Ed. P.W. Price, 187-206. London Plenum, 224p.
- DEL BUSTO, D.J.A., 1982. Perú Preincaico. Studium Editores. Lima-Perú.
- FOOTE, R.A., 1981. The genus *Rhagoletis* Loew South of the United States. U.S. Department of Agriculture. Technical Bulletin 1607, 75p.
- FRÍAS, L.D., 1981. Biología evolutiva de dípteros Otitidae y Tephritidae (Diptera Acalyptratae). Tesis de Doctorado Universidad de Chile, Santiago, Chile 243p.
- FRÍAS, 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.
- FRÍAS, L.D., 1983. Aspectos genéticos y ecológicos de la especiación simpátrida en insectos fitófagos. Resumen 291, pág. 154. Simposio sobre "Nuevos avances en genética de poblaciones". IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Arequipa, Perú; 8-15 octubre 1983.
- FRÍAS, L.D., A. MALAVASI and J.S. MORGANTE, 1984. Field observations of distribution and activities of *Rhagoletis conversata* (Diptera Tephritidae) on two host in nature. *Ann. Ent. Soc. of Am.*, 77 (5): 548-551.
- FRÍAS, L.D., 1985. Origen y evolución de las especies chilenas del género *Rhagoletis* (Diptera Tephritidae). XVIII Reunión Anual Sociedad Genética de Chile. Club de Campo Colegio Médico. La Dehesa, Santiago, Chile, 30-31 octubre, Resumen 30.
- FRÍAS, L.D., 1986a. Algunas consideraciones sobre la taxonomía de *Rhagoletis nova* (Schiner) (Diptera Tephritidae). *Rev. Chil. Ent.*, 13: 59-73.
- FRÍAS, L.D., 1986b. Biología poblacional de *Rhagoletis nova* (Schiner) (Diptera Tephritidae). *Rev. Chilena Ent.*, 13:75-84
- FRÍAS, L.D., M. IBARRA y A.M. LLANCA, 1987. Un nuevo diseño alar en *Rhagoletis conversata* (Bréthes) (Diptera Tephritidae). *Rev. Chilena Ent.*, 15: 21-26.
- FRÍAS, L.D., 1988. 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.
- FRÍAS, L.D., 1989a. Diferenciación ecológica y reproductiva de dos razas huéspedes de *Rhagoletis conversata* (Bréthes) (Diptera Tephritidae). *Acta Ent. Chilena*, 15: 163-170.
- FRÍAS, L.D., 1989b. Descripción del daño de la mosca del pepino dulce. Recomendaciones prácticas para su control. *Chile Hortofrutícola*, 13: 27-29.
- FRÍAS, L.D., I. NORTHLAND y J. CAPETILLO, 1991a. Aspectos de la biología de *R. tomatis* Foote (Diptera, Tephritidae) en poblaciones de la II Región de Chile. *Acta Ent. Chilena*, 16: 193-200.
- FRÍAS, L.D. y H. MARTINEZ. 1991b. Estudio taxonómico en *Rhagoletis tomatis* Foote (Diptera, Tephritidae). *Acta Ent. Chilena*, 16: 247-254.
- FRÍAS, L.D., Evolutionary Biology of Chilean species of genus *Rhagoletis*. En prensa en Actas del International Symposium on Fruit flies of economic importance. Antigua Guatemala-October 14-20, 1990.
- FRÍAS, D.L., 1992. Aspectos de la biología evolutiva de especies de Tephritidae de distribución chilena. En prensa en Acta Entomológica Chilena. Volumen 17.
- MAYNARD-SMITH, J.M., 1966. Sympatric speciation. *Am. Natur.* 100 (916): 637-650.
- MOSTNY, G., 1972. Prehistoria de Chile. Ed. Universitaria, Santiago, Chile.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106: 283-292.
- NEILSON, W.T.A., 1962. Effects of temperature on development of overwintering pupae of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Canadian Ent.*, 94: 924-928.
- NEILSON, W.T.A., 1964. Some effects of the relative humidity on development of pupae of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Canadian Ent.*, 96: 810-811.
- NUÑEZ, L., 1974. La agricultura prehistórica de los Andes meridionales. Editorial Orbe. Universidad del Norte.
- PROKOPY, R.J., 1968. Influence of photoperiod, temperature and food on initiation of diapause in the apple maggot. *Can. Entomol.*, 100: 318-329.
- PROKOPY, R.J., 1981. Oviposition deterring pheromone system of apple maggot flies. pp. 477-494. In: E.R. Mitchell (Ed.). Management of insect pest with semiochemicals. Plenum Press, New York.
- TAUBER, J. and C.A. TAUBER, 1976. Insect seasonality: Diapause maintenance, termination and postdiapause development. *Am. Rev. Ent.*, 21: 81-107.

TAUBER, C. and J. TAUBER, 1977. Sympatric speciation based on allelic changes at three loci. Evidence from natural populations in two habitats. *Science*, 197: 1298-1299.

WALSH, D.B., 1864. On phytophagic varieties and phy-

tophagous species. *Proc. Ent. Soc. Phila.*, 3: 403-430.

WHITE, M.J.D., 1968. Modes of speciation. *Science*, 159: 1065-1070..