

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO
COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

Estudio Preliminar sobre Evolución en Colonias Aisladas de Gorgojos
de Fréjol *Acanthoscelides obtectus* (Coleóptera:Bruchidae)

Lucía Belén Chávez Tandayamo

Stella de la Torre, Ph.D., Directora de Tesis

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de
Licenciada en Ecología Aplicada

Quito, diciembre del 2012

**Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

HOJA DE APROBACION DE TESIS

Estudio Preliminar sobre Evolución en Colonias Aisladas de Gorgojos
de Fréjol *Acanthoscelides obtectus* (Coleóptera: Bruchidae)

Lucía Belén Chávez Tandayamo

Stella de la Torre, Ph.D.
Director de la Tesis



.....

Carlos Valle Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis



.....

Kelly Swing Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

.....

Stella de la Torre, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis



.....

Stella de la Torre, Ph.D.
Decano del Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales



.....

Quito, diciembre del 2012

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art.144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma: Lucía B. Chávez

Nombre: Lucía Belén Chávez Tandayamo

C. I.: 1717606329

Fecha: 18 de diciembre de 2012

A Stella, que hace camino con su ejemplo...

**A mi familia, el soporte invisible
que construye lo que somos...**

Tabla de contenido

Resumen	12
Abstract	13
Introducción.....	14
Métodos	17
Métodos de Laboratorio	20
Resultados	22
Morfometría.....	22
Comportamiento.....	23
Discusión.....	24
Conclusiones.....	29
Referencias	31
Anexos	34
Tablas	34
Figuras.....	34

Resumen

El estudio de los mecanismos de evolución y su funcionamiento sigue siendo uno de los mayores intereses de la biología evolutiva. En mi investigación quise evaluar qué mecanismos influyen la evolución en poblaciones finitas de gorgojos de fréjol *Acanthoscelides obtectus* en el Laboratorio de Ecología Aplicada de la Universidad San Francisco de Quito. Una población inicial de *A. obtectus* fue dividida aleatoriamente en 15 poblaciones más pequeñas, aisladas unas de otras hace 6 años. Todas las colonias fueron expuestas a las mismas condiciones ambientales (como temperatura, humedad, alimento y condiciones de luz). En cada colonia medí tres características morfométricas (largo total del cuerpo; ancho cabeza y ancho pronotum) de una muestra de 15 individuos y una característica comportamental (camina vs. no camina) de cada colonia. Para analizar los datos utilicé un ANOVA simple de una vía. Encontré que existen diferencias altamente significativas entre las colonias para cada característica morfológica. También encontré diferencias significativas para la comparación entre los comportamientos “caminan” vs. “no caminan”. Para evaluar la influencia de la densidad poblacional sobre las medidas morfométricas realicé una correlación de Pearson entre los aproximados del tamaño poblacional de cada colonia y los promedios de cada medida morfométrica. Esta influencia resultó significativa solo para la medida ancho de pronotum ($r= 0,588$ $p=0,0193$) pero en ella no se detectó un patrón claro de relación. Las colonias fueron creadas con aproximadamente de 15 a 30 individuos y han sido periódicamente diezmadadas para mantener la población baja. Debido a que las condiciones ambientales fueron similares para todas las colonias y que la densidad no parece tener una relación fuerte con la morfometría de las colonias, la deriva génica, a través del efecto fundador y los continuos cuellos de botella, podría ser responsable de las diferencias observadas entre las colonias.

Abstract

The study of the mechanisms of evolution is still one of the biggest interests in evolutionary biology. In my research I aimed to analyze what mechanisms influence the evolution in finite populations of the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* in the Laboratory of Ecology and Behavior at Universidad San Francisco de Quito. An initial population of *A. obtectus* was randomly divided into 15 small, isolated colonies 6 years ago. All the colonies were exposed to the same environmental conditions (e.g., temperature, humidity, food, light). In each colony I measured three morphometric (total body length, width of pronotum and width of head) of a sample of 15 individuals, and two behavioral traits of each colony (walk vs. do not walk). I carried out one-way ANOVA tests to compare each trait among the selected colonies. I found highly significant differences among colonies for each morphological trait. The behavioral trait "walk vs. don't walk" also showed a significant difference. To evaluate the influence of population density on body size I carried out Pearson's correlation between a proxy of total population in each colony versus the mean values of each measure. Only the correlation between population size and pronotum width was significant ($r = 0,588$ $p = 0,0193$) but no clear pattern of relation was evident. These colonies were created with between 15 to 30 individuals and are relatively small, they were also periodically decimated to maintain low population numbers. Since environment conditions are similar for all colonies and population density does not appear to be related to the morphometric variables, genetic drift, through a founder effect and continuous bottlenecks, may be responsible for the observed differences among colonies.

Introducción

La evolución en una población se da por la acción de varios mecanismos, como la selección natural, el flujo génico, la deriva génica y las mutaciones (Merrell 1981). El conocer el efecto de cada uno de estos mecanismos sobre la evolución de las poblaciones es uno de los principales intereses de investigación de la biología evolutiva moderna (Hallatschek et al. 2011).

Acorde al modelo teórico de Hardy-Weinberg, una población grande mantiene inalterada la composición general de su reservorio génico si conserva cinco condiciones fundamentales (Hernández y Weir 1989). La primera condición requiere que no existan mutaciones que alteren alelos de una generación a otra, donde mutación se define como cualquier cambio hereditario que no ha sido causado por la recombinación de la herencia mendeliana. La segunda condición exige que no exista flujo génico es decir que no haya desplazamiento neto de individuos desde otras poblaciones (inmigración) o hacia otras poblaciones (emigración), por tanto la población no gane ni pierda alelos debido al movimiento de sus individuos o gametos fértiles, ya que el flujo génico tiende a reducir las diferencias entre las poblaciones (Campbell 2005). Otra condición es que los apareamientos deben ser al azar, es decir los individuos no deberán escoger de forma preferencial parejas con ciertos genotipos o a sus parientes (Merrell, 1981).

Una condición importante en el modelo Hardy-Weinberg exige que no exista selección natural ni sexual, es decir que no exista un éxito reproductivo diferencial, donde los individuos de una población que porten cierta combinación de alelos no se vean en ventaja frente a otros con una combinación distinta (Hernández y Weir 1989). En otras palabras, se requiere que la progenie

de todos los apareamientos posibles tenga la misma oportunidad de sobrevivir y reproducirse en la generación siguiente (Campbell 2005)

Finalmente, una población suficientemente grande, donde puedan actuar las leyes de probabilidad y donde sea altamente improbable que el azar por sí mismo altere la frecuencia de los alelos es otra de las condiciones necesarias (Hernández y Weir 1989). Aún en ausencia de selección natural, migración, o mutación, las poblaciones finitas pueden experimentar cambios en sus frecuencias alélicas debido solo al azar y esto recibe el nombre de deriva génica (Alvarez et al. 2009, Ortiz et al. 2000). Este importante mecanismo de evolución (Lande 2011) genera cambios aleatorios en las frecuencias alélicas como resultado del error de muestreo de gametos en la meiosis y fertilización.

Dos situaciones que generan deriva génica son cuellos de botella y efectos fundadores. El cuello de botella se origina cuando un evento estocástico ocurrido en el ambiente provoca una reducción drástica de la población, donde los individuos que quedan poseen un reservorio génico que no es el reflejo de la población original ya que, por azar, ciertos alelos pueden estar representados en exceso entre los supervivientes, otros pueden estar representados en menor proporción que en la población original (Campbell 2005) y algunos pueden verse eliminados en su totalidad. A esto se suma que la deriva génica puede seguir modificando de manera sustancial el reservorio génico durante varias generaciones hasta que las poblaciones crezcan y las fluctuaciones aleatorias tengan consecuencias perceptibles. El efecto fundador sucede cuando pocos individuos quedan aislados de una población más grande, este grupo pequeño

puede establecer una nueva población cuyo reservorio génico tampoco será un reflejo de la población original (Campbell 2005).

Mientras más pequeña sea la población, más rápida y drásticamente actuará la deriva génica en dicha población (Dhuyvetter et al. 2005, Maruyama y Fuerst 1985, Song et al. 2011) e incluso podría derivar eventualmente en especiación (Hallatschek et al. 2011).

El determinar qué factores y cómo estos afectan la estructuración de la variación genotípica y fenotípica de las poblaciones es una estrategia para entender el rol de los diferentes mecanismos evolutivos en el proceso de la especiación o diferenciación de especies (Knowles y Richards 2005).

El objetivo de este estudio fue buscar evidencia de evolución en colonias aisladas de gorgojos de fréjol (*Acanthoscelides obtectus*) en el Laboratorio de Ecología y Comportamiento de la Universidad San Francisco de Quito a través de la comparación de variables morfométricas y comportamentales entre las colonias. Se trató además de evaluar la influencia de los mecanismos de evolución potencialmente involucrados.

Los gorgojos son buenos modelos para evaluar la acción de los diferentes mecanismos de evolución porque tienen tiempos generacionales cortos, altas tasas de reproducción y son relativamente fáciles de manejar. Debido a su condición de plaga y al alto impacto que tienen en cultivos de importancia económica, el entender mejor la dinámica de sus poblaciones, tanto en el tiempo ecológico como en el evolutivo, podría permitirnos en un futuro controlarlas con mayor efectividad (Ramos 1976).

Métodos

Biología de *Acanthoscelidesobtectus*

Los gorgojos de fréjol son un grupo monofilético con características bastante homogéneas en su sistema alimenticio y ontogenia. Filogenéticamente pertenecen al orden de los Coleóptera, suborden Polyphaga, superfamilia Chrysomeloidea y familia Bruchidae (Ramos 1976, Ramos y Kingsolver 2007).

Los gorgojos de fréjol, son plagas altamente específicas de leguminosas debido a su sistema de alimentación devoradora de semillas (Cipollini y Stiles 1991). Presentan una metamorfosis holometábola con desarrollo larvario hipermetamórfico (Ramos 1976). Los huevos no presentan micrópilo y tienen longitudes variables entre 0,2 mm (*Bruchidius*) y 1 mm (*Pachymerus*), así como longitudes intermedias 0,6 – 0,75 mm (*Acanthoscelides*) (Ramos 1976). Los huevos son comúnmente esféricos aunque ocasionalmente son cilíndricos (*Acanthoscelides*), donde la cara dorsal es convexa y de corion endurecido, y la cara ventral es plana y de corión blando y es por aquí por donde la larva ingresa a la semilla después que el huevo ha sido depositado por la hembra en la vaina. (Ramos 1976).

El desarrollo larvario de los gorgojos consiste en varios estadios claramente diferenciables, que incluyen una larva primaria o crisomeloide, eslabón que los uniría a los crisomélidos debido a que la presencia de patas surge ante la necesidad de buscar alimento (Ramos 1976), y una larva secundaria melontoide, o curculionoide, ápoda, que “filogenéticamente los une a los curculiónidos por cuanto se refiere a la ausencia de patas funcionales, ante una vida endofítica,

cletrofágica, donde el movimiento es casi nulo, por tener el alimento a su alcance inmediato” (Ramos 1976).

La ninfa sucede después de una serie de mudas, recubierta de una fina cutícula blanda, pudiéndose ya distinguir el sexo, debido noveno segmento torácico, escotado en los machos y recto en las hembras (Ramos 1976). El imago es el último estadio metamórfico, donde el individuo sexualmente maduro alcanza longitudes entre los 3 y 5 mm, su cuerpo toma forma de gota, con una pubescencia leve y de apariencia escamosa. Los *Acanthoscelides*, género de la especie en estudio, son polivoltinos y en condiciones ambientales ideales pueden llegar hasta a 4 generaciones por año (Ramos 1976). Se ha visto que en condiciones abiertas, el imago presenta fototropismo positivo encaminándose siempre a la luz y geotropismo negativo dirigiéndose en su mayoría a las partes altas de la planta. Prefiere superficies rugosas, probablemente relacionado a su búsqueda de abrigo invernal o vientos fuertes (Ramos 1976).

Acanthoscelides obtectus o gorgojo de fréjol común, se originó en la región ecuatorial de Sudamérica (Huignard y Biemont 1978), afecta específicamente a las semillas de Fabaceas, específicamente a las especies del género *Phaseolus* (fréjol común, porotos, etc.) y *Vigna* (Center y Jonhson 1974). La hembra puede depositar sus huevos sobre la vaina en cielo abierto o directamente sobre la semilla (Center y Jonhson 1974) si ésta ha sido almacenada. Estudios sugieren que los gorgojos prefieren dejar sus huevos directamente sobre la semilla que sobre la vaina (Center y Jonhson 1974). La presencia de semillas estimula la ovogénesis y ovoposición de las hembras, y los

machos estimulan la actividad reproductiva de la hembra (Huignard y Biemont 1978). Una hembra de *A. obtectus* escoge semillas que no han sido todavía utilizadas para poner los huevos, palpando el grano con sus antenas (Cipollini y Stiles 1991).

En condiciones controladas, 70% de humedad y 30°C, los huevos eclosionan en 4 días (Tucic et al. 2010). Antes de eclosionar, la larva perfora la pared de la semilla y todo el desarrollo post embrionario sucede dentro de los cotiledones (Huignard y Biemont 1978).

La incubación dura de 3 a 4 días antes de que la larva penetre la semilla. Muda en el cuarto o quinto día a larva secundaria y en veinte y cinco a treinta días a ninfa. Entra en ninfosis hasta por 25 días produciéndose el imago que saldrá de la semilla rompiendo fácilmente el opérculo, ya reseco, de la semilla con la cabeza (Ramos 1976).

Como los frutos de estas plantas maduran secuencialmente y de forma asincronizada, las hembras deben elegir entre las semillas que presenten condiciones apropiadas en las que depositarán sus huevos, aparentemente el tamaño de la semilla no es un factor a tomar en cuenta. Estudios sugieren que las hembras de los gorgojos no calculan el número de huevos depositados con base en el tamaño de la semilla, es decir, las hembras no escogen semillas más grandes para su desove (Cipollini y Stiles 1991).

La mayoría de brúquidos, no muestran un dimorfismo sexual acentuado, sin embargo en los gorgojos las antenas de los machos son generalmente más

largas, presentan espinas y espolones en las patas y el espacio intraocular es mayor que en las hembras (Ramos 1976).

Los adultos están preparados para la afagia (Tucic et al. 1997); sin embargo, pueden alimentarse de polen y néctar en condiciones abiertas. Según Ramos (1976), el consumo de polen influencia directamente el grado de desarrollo de las gónadas, pero en condiciones de aislamiento, no alimentarse de polen no impide su masiva reproducción.

El estudio se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología y Comportamiento de la Universidad San Francisco de Quito (LEC-USFQ). Las colonias de gorgojos fueron mantenidas en cajas plásticas con tapa removible y un respiradero cubierto de malla. Fueron alimentadas con semillas secas de fréjolad *libitum*, suministrado de acuerdo a los patrones de consumo de cada colonia. Los individuos de las colonias realizaron todo su desarrollo dentro de las cajas plásticas

Métodos de Laboratorio

Hace 6 años, 15 colonias de *A. obtectus* fueron aisladas a partir de una colonia madre y sometidas periódicamente (cada 4 o 5 semanas) a reducciones poblacionales para facilitar su manejo. El número inicial de individuos fluctuó entre 15 y 30 para cada colonia.

El estudio se llevó a cabo durante los meses de enero, febrero y marzo del 2011, con 15 colonias de *A. obtectus*. Para comparar medidas morfométricas entre colonias, se escogieron al azar 15 individuos de cada colonia una sola vez, de los que se tomaron las siguientes medidas morfométricas: ancho de la cabeza, largo

total del cuerpo y ancho pronotum (Fig.1). Las medidas morfométricas (en mm) se tomaron en los individuos sedados con acetato de etilo con un calibrador electrónico digital Marathon, y un estereomicroscopio Ultralyt M-51000 y fueron analizadas con ANOVAs (Statview) de una vía para compararlas entre colonias; se realizaron comparaciones post hoc (Fisher's PLSD test) para saber qué parejas de colonias presentaban diferencias significativas a un $p < 0.001$.

Para determinar si existía una diferencia significativa en el patrón de actividad de las colonias (desplazamiento vs. descanso, ver abajo), se hicieron muestreos de barrido o scans en cada colonia. Cada observación se realizó por un total de 30 minutos y los scans se realizaron por un minuto con intervalos de dos minutos. Se hicieron 4 observaciones por cada colonia. De éstas, dos se realizaron durante la mañana entre las 9 y 11:00 y dos por la tarde, entre las 14:00 y 16:00. Durante los scans se contabilizaron todos los individuos ubicados en zonas visibles de la caja plástica, incluida la tapa. Los comportamientos registrados fueron "camina" y "no camina". El comportamiento "no camina" incluía cualquier individuo estático y movimiento de patas o antenas siempre y cuando el individuo permaneciera en el mismo lugar, sin desplazarse. Las observaciones se expresaron en porcentajes de individuos realizando uno u otro comportamiento en relación con el total de individuos observados en todos los scans dentro de una observación. Los porcentajes fueron luego transformados (arcoseno de raíz cuadrada de p) para normalizarlos. Los datos transformados se sometieron a análisis de varianza (ANOVA) de una vía para ser comparados entre colonias, el test post-hoc Fisher's PLSD me permitió determinar diferencias significativas entre parejas específicas

de colonias a un $p < 0.001$. En los resultados se presentan los porcentajes reales, sin transformación.

El número total de individuos registrados por scanme sirvió también para estimar el tamaño poblacional de cada colonia. Para esto obtuve el promedio de número de individuos observados de las 4 observaciones por colonia y correlacioné estos valores con los promedios de cada una de las variables morfométricas de las colonias con correlaciones de Pearson.

Resultados

Los resultados sugieren que existen diferencias significativas, tanto en morfometría como en comportamiento, entre las colonias.

Morfometría

La medida “largo total del cuerpo” difirió significativamente entre las colonias ($F_{14,210}=8,844$, $p < 0.0001$); la colonia que exhibió el cuerpo más largo fue la colonia 2 ($\bar{x}=3,886 \pm SD=0,262$) mientras que la colonia 18 presentó el tamaño corporal más pequeño ($\bar{x}=3,105 \pm SD=0,249$) (Fig.2). Las parejas de colonias que difirieron significativamente ($p < 0.001$) en esta variable según Fisher PSLD test fueron; la colonia 10 de las colonias 4, 11 y 14, la colonia 2 de la 3, 10, 12 y 13, y 17 la colonia 18 de la 2, 4, 6, 7, 8, 9, 14 y 16.

La medida “ancho del pronotum” también difirió significativamente entre las colonias ($F_{14,210}=3,607$ $p < 0.0001$), aquí la colonia 13 presentó el pronotum más ancho ($\bar{x}=1,587 \pm SD=0,385$) y las colonias 10 y 12 el pronotum más angosto

($\bar{x}=0,252 \pm DS=0,91$) (Fig.3). Las colonias que difirieron significativamente a un $p<0.001$ en esta variable según Fisher PSLD test fueron la colonia 13 de las colonias 10, 11 y 12.

La medida “ancho de cabeza” difirió de forma significativa entre las colonias ($F_{14,210}=1,837$ $p=0.035$). La colonia 2 presentó nuevamente los valores más altos del grupo ($\bar{x} = 0,757 \pm SD=1,38$), es decir a cabeza más ancha, mientras que la colonia 11 tuvo los valores más bajos ($\bar{x} = 0,625 \pm SD=0,105$), con la cabeza más angosta (Fig.4). Las parejas de colonias que difirieron significativamente a un $p<0.001$ en esta variable según Fisher PSLD test fueron la colonia 11 de la colonia 2.

Las correlaciones entre el tamaño poblacional y las variables morfométricas “largo total del cuerpo” ($r=0,298$ $p=0,286$) y “ancho de cabeza” ($r=0,403$ $p=0,0617$), son relativamente bajas y no significativas. La única correlación significativa, aunque no muy alta, fue la encontrada entre el tamaño poblacional y el “ancho del pronotum”. El valor positivo del coeficiente de correlación sugiere una relación directamente proporcional entre las dos variables (a mayor densidad, más ancho el pronotum). Sin embargo, al analizar los gráficos de la correlación, este patrón no es evidente (Fig. 5 a 7).

Comportamiento

Se encontraron diferencias significativas entre las colonias en la comparación entre los comportamientos “caminan” vs. “no caminan” ($F_{14,45}=3,337$, $p<0.001$), la colonia con la mayor proporción de individuos activos “caminando” fue la colonia 6 ($\bar{x}=80,8 \pm SD= 0,192$), y la colonia que mostró la menor proporción de individuos

activos fue la colonia 14 ($\bar{x}=74,6\pm SD=0,260$). Las parejas de colonias que difieren significativamente según Fisher PSLD test a un p-valor <0.001 , fueron la colonia 2 de la 9, 14 y 11, y la colonia 6 de la colonia 9,14, y 11 (Fig. 8).

Discusión

La toma de medidas morfométricas y comportamentales funcionó como una herramienta preliminar para la determinación de cambios fenotípicos significativos y evolución en las colonias de gorgojos de fréjol.

Los resultados muestran diferencias significativas en las medidas morfométricas entre las colonias estudiadas lo que sugiere que cada una de ellas ha evolucionado separadamente al punto de mostrar diferencias significativas en las variables estudiadas en un tiempo relativamente corto (6 años).

La selección natural es uno de los mecanismos más estudiados dentro de la biología evolutiva (Merrell 1981). Sin embargo, considerando que en este estudio las condiciones ambientales fueron las mismas para cada colonia, pues se controló rigurosamente las variables ambientales especialmente la temperatura, luz, humedad y calidad de alimento, considero improbable que las diferencias entre las colonias se hayan dado por acción de la selección natural.

Adicionalmente, las correlaciones entre las variables morfométricas y el proxy de densidad poblacional, una variable ambiental que varió entre las colonias y que no pudo ser controlada, fueron débiles y solo fueron significativas para la variable "ancho de pronotum". Sin embargo los diagramas de las correlaciones no muestran ningún patrón definido en esta relación. La tendencia, además,

contradice la evidencia encontrada en un gran número de especies en la que a mayor número de individuos en una población éstos podrían exhibir un tamaño corporal más pequeño debido al acceso limitado de recursos así como debido al espacio disponible para su desarrollo (Santos et al. 1997, Levitan 1988, Levitan 1989).

Es posible también que los resultados encontrados sean producto, al menos parcialmente, de la entrada diferenciada de nuevos individuos de poblaciones externas a cada una de las colonias, probablemente en el alimento, puesto que éste no fue esterilizado (el método más común para esterilizar las semillas es la congelación (Ramos 1976)). Sin embargo, desestimo que el ingreso de nuevos individuos por esta vía haya sido representativo debido a que usualmente la semilla era almacenada por semanas o meses, sin que se haya registrado nunca crecimiento de individuos en el interior de las fundas. Esto sugiere que las semillas estaban limpias.

Pese a que la mutación es considerada una fuerza evolutiva que por si sola podría generar evolución, ésta actúa de forma muy lenta pues la tasa de mutación típica calculada es 1×10^{-6} gametos (Merrell 1981) y no tenemos evidencia de que ésta sea más alta en la especie en estudio. Además el tiempo en que las colonias estuvieron separadas (6 años) tampoco parece ser lo suficientemente largo como para permitir la acumulación de suficientes mutaciones recurrentes que permitan observar cambios fenotípicos significativos en características morfométricas que muy probablemente son poligénicas (Merrell 1981). Los individuos tampoco estuvieron expuestos a factores mutagénicos por lo que

considero que este mecanismo por sí solo no explica las diferencias significativas encontradas entre las colonias.

Teniendo en cuenta que las colonias fueron formadas a partir de pocos individuos (entre 15 y 30) de una colonia madre, y que durante los seis años que han estado aisladas, han sido sometidas a periódicos cuellos de botella poblacionales, el mecanismo que es probablemente el más importante en la evolución de estas colonias es la deriva génica. La deriva génica como factor principal de evolución ya ha sido señalada en estudios previos con poblaciones de escarabajos del mismo género *Acanthoscelides*, *A. obvelatus* y otros insectos fitófagos como la polilla escarlata *Callimorpha dominula*, y varias especies saltamontes montanos de género *Melanoplus* (Alvarez et al. 2009, O' Hara 2005, Knowles y Richards 2005). Sin embargo muchos de estos estudios han sido basados principalmente en modelos matemáticos (Canings 1974, Lande 1976, Wright 1931). Y ese el aporte de este estudio piloto, que arroja resultados significativos a partir de datos reales, que evidencian la importancia de la deriva génica en la evolución de estos insectos, brindando una buena plataforma para el desarrollo de futuros proyectos.

Existe también la posibilidad de que las diferencias entre las colonias sean el resultado de selección sexual. Esta podría explicar la aparente desviación de las correlaciones alométricas en las colonias (ver abajo) pues podría generar un crecimiento “desproporcionado” de ciertas partes del cuerpo (Stickleback et al. 2012). La selección sexual en coleópteros y en específico para el género *Acanthoscelides* no ha sido estudiada en profundidad por lo que no se sabe la influencia que esta puede tener en los cambios evolutivos en las colonias. Esto debe ser tema prioritario de futuros estudios en el LEC-USFQ. Esta información

es importante para entender la dinámica y características de las poblaciones de esta especie de plaga y de su eventual control. Al conocer detalles sobre la selección de pareja se podría llevar a cabo, por ejemplo, control autocida, irradiando machos en estado de pupa esterilizándolos y liberándolos al campo para que compitan con los machos fértiles y copulen con hembras que, si no son promiscuas, no podrían reproducirse, ocasionando una baja significativa de la población. Este tipo de control ha dado excelentes resultados en el control de mosca de la fruta *Ceratitiscapitata*, especialmente en México, Guatemala y el sur de los Estados Unidos (Avilan et al. 1992). En este caso es claro que sin conocimientos previos sobre la selección sexual de esta especie no hubiera sido posible diseñar este tipo de control, pues el hecho de que la hembra no sea promiscua, y que además solo realice una cópula durante el periodo de apareamiento es altamente conveniente para este tipo de control.

Los resultados sugieren que existe una correlación entre las medidas morfométricas consideradas, ya que las colonias que exhiben una media baja para alguna medida morfométrica también lo hacen para las demás medidas. Es decir que algunas colonias tienen individuos más pequeños para las tres características morfológicas evaluadas. Así, la colonia 12 es la cuarta colonia con la media más baja para la medida "largo total del cuerpo" ($\bar{x}=3,372 \pm SD=0,236$), la tercera con la media más baja para "ancho de cabeza" ($\bar{x}=0,661 \pm SD=0,067$) y la primera más baja para "ancho de pronotum" ($\bar{x}= 1,252 \pm SD=0,091$) (Tabla 1). Este patrón también se cumple para las colonias con medias altas, así la colonia 2 posee la media más alta para "largo total del cuerpo" ($x=3,886$ mm), la más alta

para “ancho de cabeza” ($x=0,757$ mm) y la tercera más alta para “ancho de pronotum” ($x=1,462$ mm) (Tabla 1).

Este es un patrón esperado por las relaciones alométricas que existen en todos los organismos, es decir “la forma de un organismo se define por las dimensiones que exhiban las partes de su cuerpo en relación con el tamaño de la totalidad”, a mayor tamaño corporal debería existir mayor tamaño de las diferentes partes del cuerpo (Bonduriansky et al. 2011).

Sin embargo existen otras colonias en las que este patrón no es tan evidente, esto podría deberse principalmente a errores de muestreo y a un sesgo metodológico. Respecto al error de muestreo, pese a que se tomaron al azar 15 individuos de cada colonia, es posible que la muestra no haya sido lo suficientemente grande como para ser representativa de toda la colonia. En un estudio posterior se deberían estudiar más individuos por colonia y además realizar mediciones de los individuos de cada colonia al inicio de la investigación o incluso mediciones periódicas con el fin de mantener un registro sistemático de estos cambios.

Respecto al sesgo metodológico, es posible que el equipo usado para las mediciones no haya tenido la precisión necesaria; en una posterior investigación se debería usar equipo más sensible para medidas pequeñas. Esto se concluye debido a que mientras más pequeña fue la medida a tomar, menos parejas de colonias con diferencias significativas existieron. Por ejemplo a un $p<0,05$ para la medida “largo total del cuerpo” existieron 57 parejas significativamente distintas, sin embargo para la medida “ancho de cabeza”, medida considerablemente más

pequeña, tan solo hubo 19 parejas que presentaron diferencias con el mismo nivel de significancia.

Existe también la posibilidad de que las desviaciones en los patrones alométricos esperados sean el resultado de selección sexual, que podrían generar un crecimiento “desproporcionado” de ciertas partes del cuerpo (Stickleback et al., 2012). Esta posibilidad debe ser estudiada a profundidad.

La gran variabilidad fenotípica encontrada entre las colonias del laboratorio debe ser considerada en los planes de manejo y control de poblaciones de esta especie de plaga. Es de esperar que la variabilidad sea incluso más alta en poblaciones silvestres que viven en condiciones ambientales diferentes (Tucić et al. 1997). De manera general, una alta variabilidad dificulta utilizar un solo mecanismo de control y permite que las poblaciones puedan adaptarse a nuevos ambientes. Esta variabilidad es, por lo tanto, la característica que posiblemente más influye en el grado de adaptación y las rápidas respuestas poblacionales de esta especie, y en la relativa ineficacia del ser humano para controlarla. Al analizar los factores que están detrás de esta variabilidad, mi estudio es una base sobre la cual se pueden desarrollar investigaciones más profundas que eventualmente permitan mejorar los mecanismos de control poblacional de estas poblaciones.

Conclusiones

La presente investigación evidencia que las colonias de gorgojos de fréjol difieren significativamente unas de otras en algunas variables morfométricas y comportamentales. Estas diferencias sugieren que ha existido evolución divergente entre las colonias en un tiempo relativamente corto. El mecanismo más

influyente en esta evolución parece haber sido la deriva génica. Esto debido a que el ambiente al que estuvieron expuestas las colonias fue homogéneo, sin flujo génico, y a que las colonias fueron creadas a partir de unos pocos individuos de una colonia original (efecto fundador) y estuvieron sometidas a continuas reducciones de población (cuellos de botella). Los resultados de esta investigación coinciden con otras investigaciones donde se define a la deriva génica como un importante mecanismo evolutivo en poblaciones de escarabajos y otros insectos fitófagos como la polilla escarlata *Callimorpha dominula*, o varias especies saltamontes montanos de género *Melanoplus* (Cannings 1974, Maruyama y Fuerst 1985, O'Hara 2005, Knowles y Richards 2005, Alvarez et al. 2009, Hallatschek et al. 2011, Lande 2011).

Este estudio es una base para investigaciones posteriores a nivel genético, mediante marcadores moleculares, para confirmar la evolución divergente de las colonias. Sugiero en el futuro investigar además la importancia de la selección sexual como mecanismo evolutivo dentro de poblaciones de brúquidos en especial del género *Acanthoscelides*.

Referencias

- Álvarez, N., M. Hossaert-Mckey, G. Restoux, A. Delgado-Salinas, y B. Benrey. 2009. Anthropogenic Effects on Population Genetics of Phytophagous Insects Associated with Domesticated Plants. *Evolution*61-12: 2986–2996.
- Avilán, L., C. Rengifo, I. Dorantes, y M. Rodríguez. 1993. El cultivo del manguero en Venezuela VI: manejo agronómico del mango. FONIAP Divulga 44: 4-7.
- Bonduriansky, R., Day, T., y P, Url. 2011. The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution*57: 2450–2458.
- Campbell, N. A., y J. B. Reece. 2005. *Biology*. Médica Panamericana. California, EEUU.
- Cannings, C. 1974. Genetic drift with polygamy and arbitrary offspring distribution. *Journal of Applied Probability*11: 633–641.
- Center, T., and C. Jonhson. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera : Bruchidae) and their hosts. *Ecology*55:1096 -1103.
- Cipollini, M. L., y E. W. Stiles. 1991. Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on Phaseolus species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos*60: 205–214.
- Dhuyvetter, H., Gaublomme, E., y K. Desender. 2005. Bottlenecks, drift and differentiation : the fragmented population structure of the saltmarsh beetle *Pogonus chalceus*. *Genetica* 124: 167–177.
- Hallatschek, O., Hersen, P., Ramanathan, S., y D. R. Nelson. 2011. Genetic gene at expanding segregation drift frontiers promotes. *PNAS* 104:19926-19930
- Hernández, J. L., yB. S Weir. 1989. A disequilibrium coefficient approach to Hardy-Weinberg testing. *Biometrics*45:53–70.
- Huignard, A. J., y J. C. Biemont. 1978. Comparison of four populations of *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae) from different Colombian ecosystems. *Oecologia*35: 307–318.
- Knowles, L. L., y C.L Richards. 2005. Importance of genetic drift during Pleistocene divergence as revealed by analyses of genomic variation. *Molecular Ecology*14:4023– 4032.
- Lande, R. 2011. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*30: 314–334.
- Levitan, D. R. 1988. Density-Dependent Size Regulation and Negative Growth in the Sea Urchin *Diadema Antillarum* Philippi. *Oecología* 76: 627 – 629.

- Levitan, D. R. 1989. Density-Dependent Size Regulation in *Diadema Antillarum*: Effects on Fecundity and Survivorship. *Ecological Society of America* 70:1414-1424.
- Maruyama, T., y P.Fuerst.1985. Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. *Genetics Society of America* 111: 675–689.
- Merrell, D. J. 1981. Mutation. Pages 70–84. *Ecological genetics*. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN, USA.
- Merrell, D. J. 1981. Random Genetic Drift. Pages 239–257. *Ecological genetics*. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN, USA.
- Merrell, D. J. 1981. Migration and gene flow. Pages 245 – 277. *Ecological genetics*. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN, USA.
- Ortiz, M. T., Taras, L., y A. M Stavroulakis. 2000. The Hardy-Weinberg equilibrium: some helpful suggestion. *The American Biology Teacher* 62:20-22.
- O'Hara, R. B. 2005. Comparing the effects of genetic drift and fluctuating selection on genotype frequency changes in the scarlet tiger moth. *Biological Sciences* 272: 211–217.
- Ramos, R. Y., Kingsolver., J. M. y J.R. Nápoles. 2007. Sobre el estatus taxonómico actual de los brúquidos (Coleóptera: Bruchidae) en los Chrysomeloidea. *Dugesiana* 14: 1–21.
- Ramos, Y. 1976. Las especies de brúquidos (gorgojos de las leguminosas) de interés agrícola y fitosanitario (Col. Bruchidae): Caracteres generales. *Boletín Informativo del Servicio de Defensa contra Plagas e Inspección Fitopatológica* 2:1–35.
- Santos, M., Borash D. J., Joshi, A., Bounlutay, N., y L. D. Mueller. 1997. Density-Dependent Natural Selection in *Drosophila*: Evolution of Growth Rate and Body Size. *Evolution* 51: 420 - 432
- Song, S., Dey, D. k, y K. E Holsinger. 2011. Differentiation among populations with migration, mutation, and drift: implications for genetic inference. *Evolution* 60: 1–12.
- Stickleback, T., Url, S., y T. Day. 2012. The effect of behavioural and morphological plasticity on foraging efficiency in the threespine stickleback (*Gasterosteus* sp.). *Oecología* 108:380-388
- Tucic, M. Milosevic, I. Gliksman, D. y I. A. Milanovic.2010. The effects of larval density on genetic variation and covariation among life-history traits in the bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say). *Functional Ecology*,5: 525–534.

Walker, K. 2006. Padil. Museum Victoria. <<http://www.padil.gov.au>>.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16:97-159

Anexos

Tablas

Tabla 1: Ranking de las cuatro medidas más altas y más bajas de las diferentes colonias de gorgojos del Laboratorio de Ecología y Comportamiento LEC-USFQ.

	Largo total del cuerpo	Ancho de cabeza	Ancho pronotum
Mayor	C2 $\bar{x} = 3,886$ \square SD=0,292	C2 $\bar{x} = 0,757$ \square SD=0,138	C13 $\bar{x} = 1,587$ \square SD=0,99
	C4 $\bar{x} = 3,725$ \square SD=0,480	C14 $\bar{x} = 0,742$ \square SD=0,096	C3 $\bar{x} = 1,489$ \square SD=0,191
	C14 $\bar{x} = 3,683$ \square SD=0,215	C13 $\bar{x} = 0,740$ \square SD=0,070	C2 $\bar{x} = 1,462$ \square SD=0,159
	C11 $\bar{x} = 3,663$ \square SD=0,096	C16 $\bar{x} = 0,719$ \square SD=0,072	C14 $\bar{x} = 1,405$ \square SD=0,155
Menor	C18 $\bar{x} = 3,105$ \square SD=0,249	C11 $\bar{x} = 0,625$ \square SD=0,105	C12 $\bar{x} = 1,252$ \square SD=0,091
	C10 $\bar{x} = 3,267$ \square SD=0,064	C8 $\bar{x} = 0,660$ \square SD=0,107	C10 $\bar{x} = 1,252$ \square SD=0,091
	C17 $\bar{x} = 3,339$ \square SD=0,140	C12 $\bar{x} = 0,661$ \square SD=0,067	C11 $\bar{x} = 1,293$ \square SD=0,175
	C12 $\bar{x} = 3,372$ \square SD=0,236	C10 $\bar{x} = 0,662$ \square SD=0,038	C4 $\bar{x} = 1,331$ \square SD=0,178

Figuras

Fig.1. Medidas morfométricas tomadas a los gorgojos de fréjol (Walker 2006).

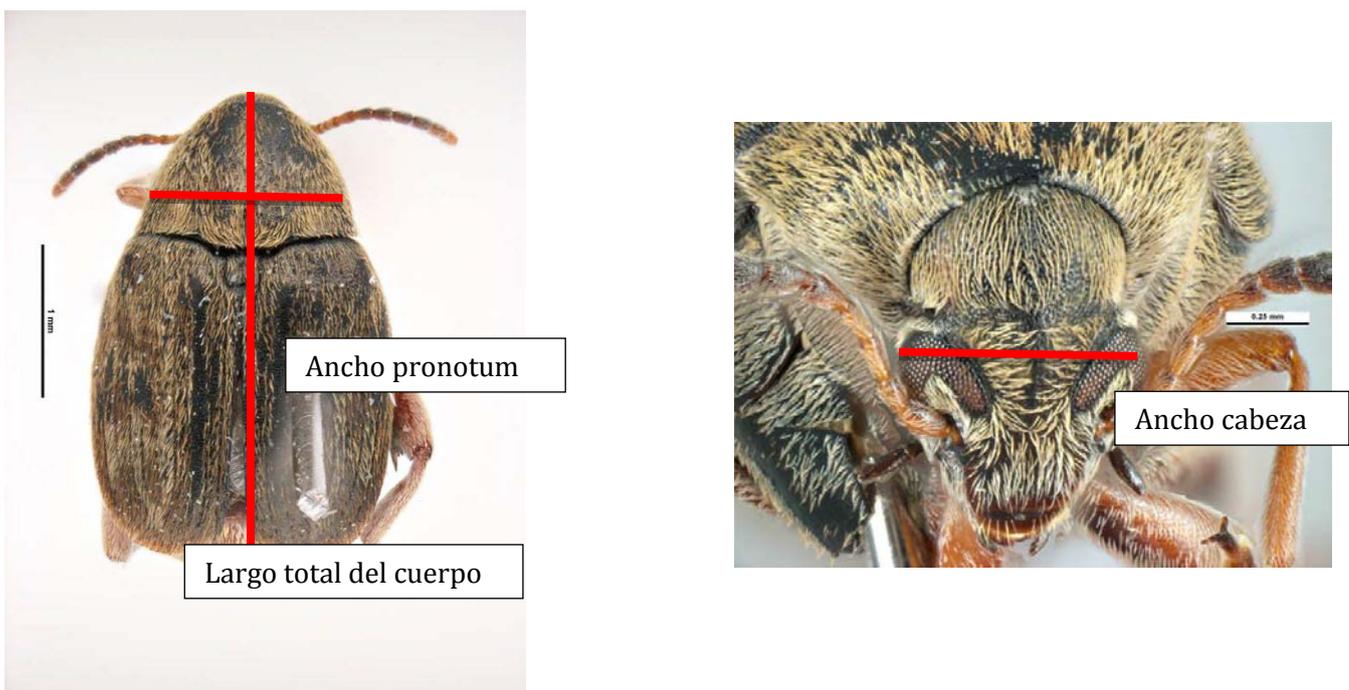


Fig.2. Medias y desviación estándar de la medida “Largo total del cuerpo” de las colonias de gorgojos del LEC-USFQ.

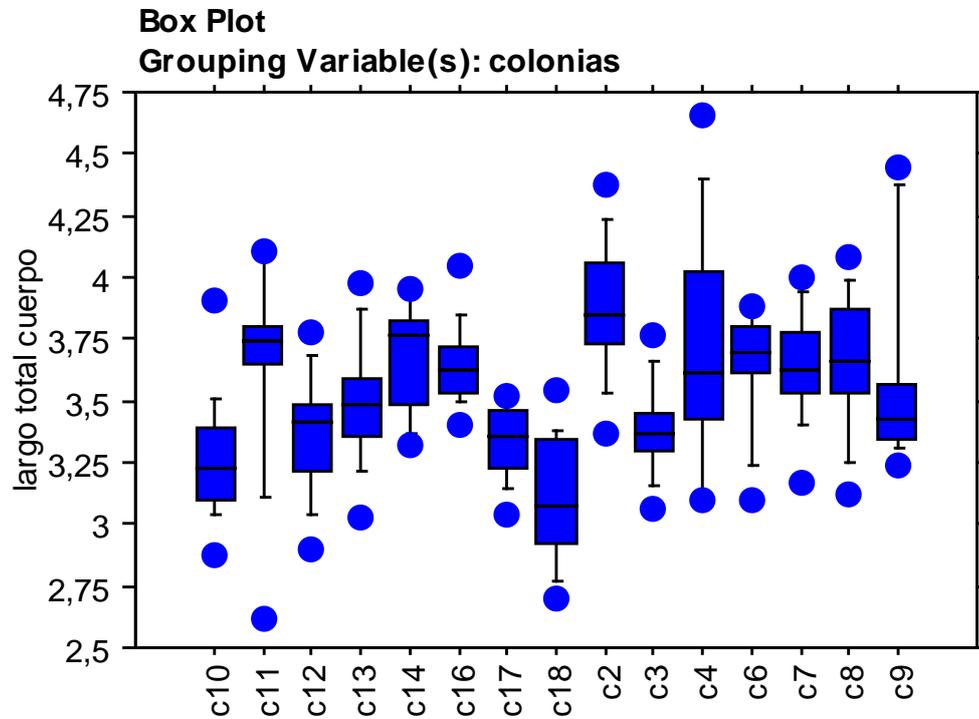


Fig.3. Medias y desviación estándar de la medida “ancho de pronotum” de las colonias gorgojos del LEC-USFQ.

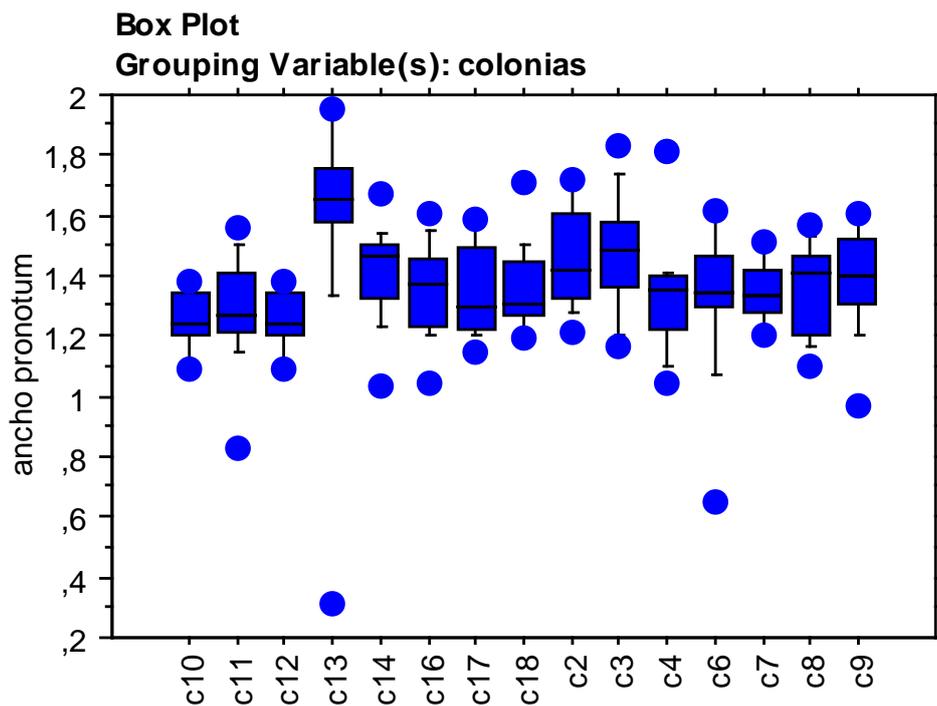


Fig.4. Medias y desviación estándar de la medida “ancho de cabeza” de las colonias gorgojos del LEC-USFQ.

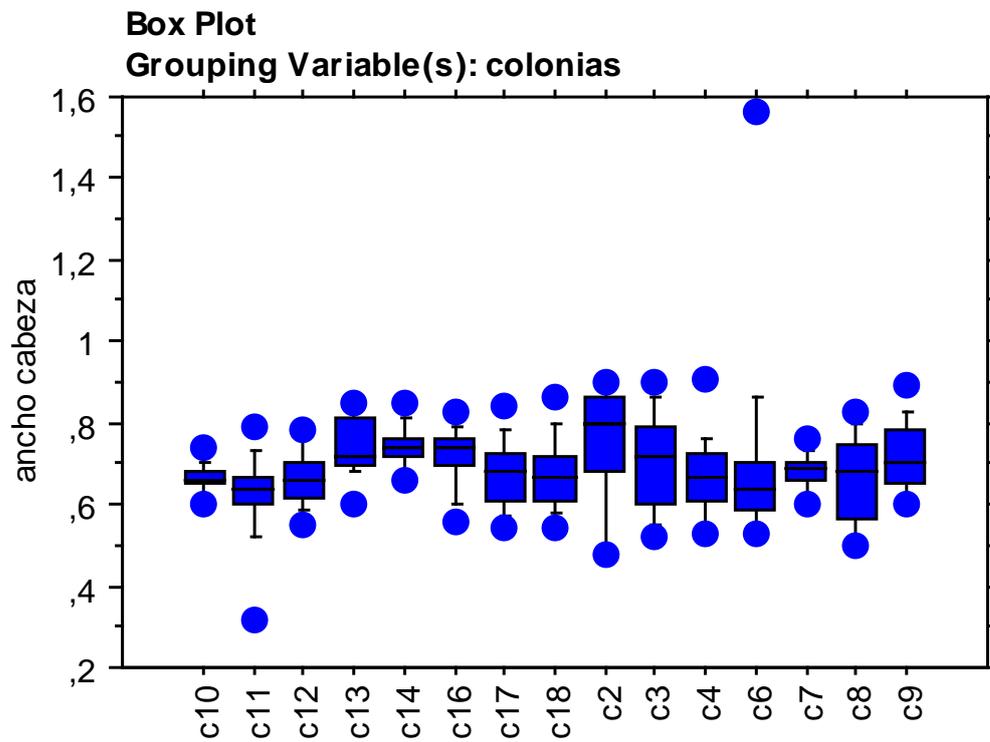


Fig. 5: Diagrama de dispersión de la correlación entre los estimados del tamaño poblacional y los promedios de “largo total del cuerpo”.

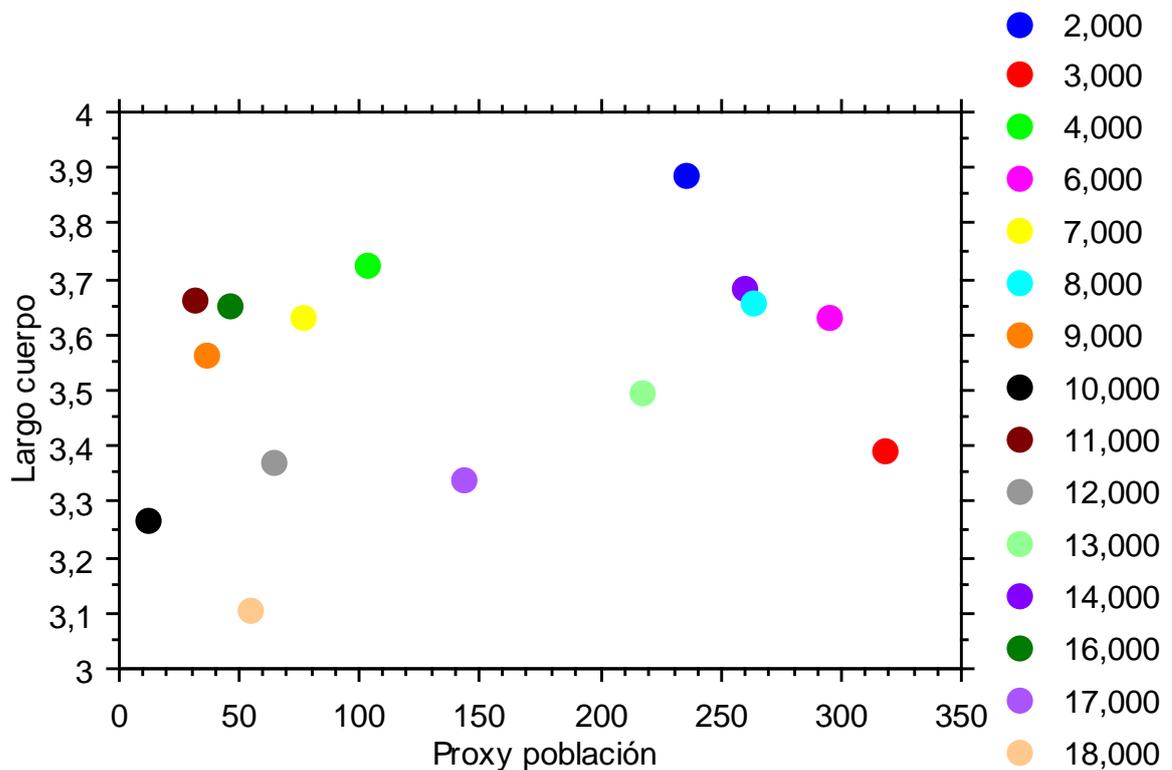


Fig. 6. Diagrama de dispersión de la correlación entre los estimados del tamaño poblacional y los promedios de “ancho de pronotum”.

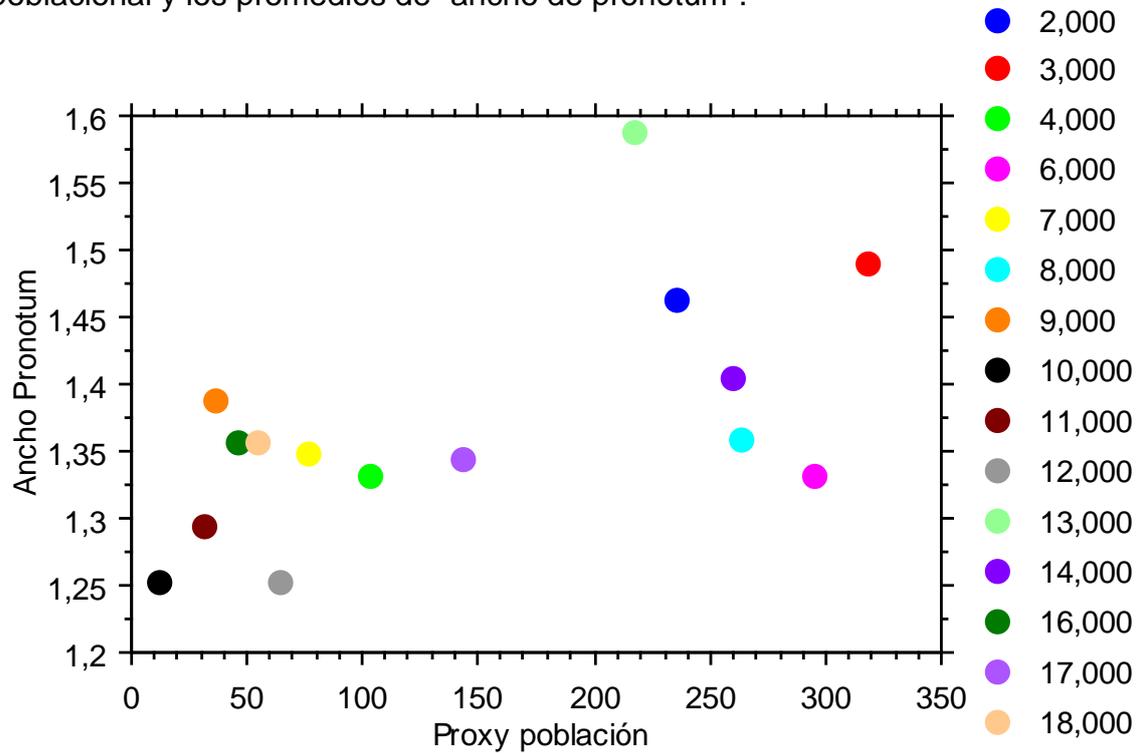


Fig. 7. Diagrama de dispersión de la correlación entre los estimados del tamaño poblacional y los promedios de “ancho de cabeza”.

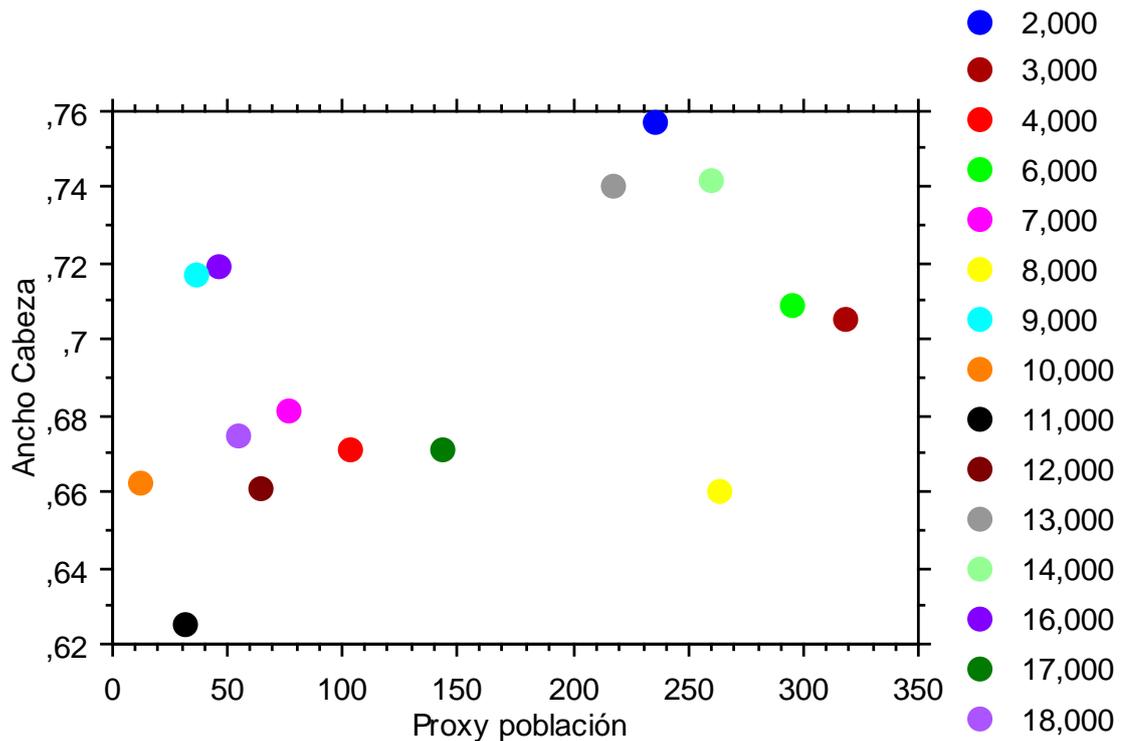


Fig.8. Medias y desviación estándar del comportamiento "Camina" de las diferentes colonias de gorgojos del LEC-USFQ.

