

ARTÍCULO

LA POSIBLE ESPECIACIÓN SIMPÁTRICA O ALOSIMPÁTRICA DE *Spodoptera Frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae)

Clara Inés Saldamando Benjumea M.Sc., Ph.D. Profesor Asociado. Escuela de Biociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Calle 59A No. 63-20. Medellín, Colombia. Edificio 11-208. cisaldam@unal.edu.co.

Palabras clave: Especiación simpátrica, biotipos, aislamiento reproductivo, *S. frugiperda*

Los lepidópteros son un orden de insectos que se ha caracterizado por presentar una amplia radiación adaptativa (Prowell 1998). Uno de los aspectos más llamativos en su proceso de diferenciación es el efecto del cromosoma sexual (X) sobre los genes que controlan los caracteres encargados de diferenciar sus especies, entre los que se encuentran genes del comportamiento, la morfología y la fisiología de estos insectos. Otro aspecto importante de los lepidópteros, es su coevolución con sus plantas hospederas (Dres y Mallet 2002), utilizadas por las hembras para la oviposición y en algunos casos para el cortejo del macho y el apareamiento. Un gran número de ejemplos ha servido para argumentar la importancia de la especiación simpátrica en la evolución de los insectos (Dres y Mallet 2002, Feder 1998, Martel et al. 2003, Prowell 1998). Las polillas de varios grupos de familias, como por ejemplo *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae, Pyraustinae), ha evolucionado en dos razas, asociadas al maíz y a la artemisia en Francia (Bourget et al. 2000, Martel et al. 2003); *Yponomeuta padellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae) se encuentra asociada a plantas de espino y de ciruelo en los Estados Unidos (Raijmann

y Menken 2000). También *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera: Tortricidae) se da en plantas de alerce y pino en Europa (Emelianov et al. 1995, 2001), mientras que en Norte y Sur América *Spodoptera frugiperda*, una polilla particularmente importante por ser plaga principal en gramíneas en los Estados Unidos, está asociada a maíz y arroz (Nagoshi et al. 2007a,b, Nagoshi y Meagher 2003a,b, 2004, Pashley 1986, Prowell 1998). Por último, es importante mencionar que otros órdenes de insectos han mostrado este mismo tipo de coevolución, entre otros el díptero *Ragoletis pomonella* que presenta una fuerte asociación a plantas de artemisia y de manzano (Feder 1998).

Las asociaciones con plantas hospederas muy posiblemente resultaron de un proceso de evolución gradual y lento en el cual una población ancestral sufre una o varias mutaciones neutrales que le permiten divergir en dos subpoblaciones en simpatría o en alopatría. En el caso de una separación geográfica, las dos poblaciones evolucionan barreras de aislamiento reproductivo, aunque al momento de producir un contacto secundario pueden generar híbridos. En estos casos se forman zonas de hibridación unimodales o zonas de tensión (Barton y Hewitt 1985, Jiggins y Mallet 2000) en las cuales las barreras de aislamiento reproductivo no son tan evidentes como en el caso de las zonas bimodales. No obstante, lo anterior sólo se da si las especies son incipientes, ya que de no serlo, representarían especies verdaderas incapaces de generar híbridos (Harrison 1993).

Las zonas bimodales o mosaicas se caracterizan por poseer especies incipientes con barreras de aislamiento reproductivo fuertemente establecidas entre ellas. Ejemplos son las zonas de hibridación entre *Chorthippus brunneus* y *C. jacobsi* en España en las que ambas especies se ubican en diferentes parches en el rango de distribución de ambas, y por ello se dice que su estructura es mosaica (Bridle et al. 2001, Saldamando et al. 2005).

Por otro lado, en el caso de que no existan barreras geográficas entre las poblaciones divergentes, ellas todavía pueden evolucionar barreras de aislamiento *in situ* o en simpatría, produciendo nuevas especies en ausencia de aislamiento geográfico. Un ejemplo muy claro de este tipo de especiación es la asociación de los insectos con sus plantas hospederas debido a sus preferencias particulares por especies diferentes contiguas en el espacio (Dres y Mallet 2002). Con el paso del tiempo, se producen nuevas especies con mecanismos de aislamiento reproductivo dentro de la misma localidad (Mayr 1963). Esta especiación simpátrica muestra un tipo de divergencia muy difícil de demostrar, ya que la diferenciación genética entre los taxones no implica separación geográfica. Sin embargo, para que suceda, se requiere que los genes que inducen una preferencia por el hospedero y los genes que controlan el *fitness* de sus individuos sobre estos hospederos se encuentren ligados, o que presenten algún tipo de epítasis. A su vez, el ligamiento genético presenta un grave problema en las especies con reproducción sexual: la recombinación (Coyne y Orr 2004). Muchos autores han argumentado

que este tipo de especiación sólo se podría generar si implicara algún tipo de alopatria y por ello arguyen que es mejor denominar esta especiación como "aloesimpátrica" (Coyne y Orr 2004), ya que alguna separación geográfica es necesaria para que las poblaciones evolucionen barreras de aislamiento reproductivo entre ellas. Este tipo de especiación también sería posible en *S. frugiperda*, de la cual hasta el momento se desconoce el origen.

La coevolución entre los insectos y sus plantas hospederas ha permitido una clasificación de los insectos dentro de diferentes categorías biológicas tales como "biotipos", "razas hospederas" y finalmente, "especies". Su diferenciación se basa en varios argumentos (Dres y Mallet 2002). Los biotipos son reconocidos porque son: a) poblaciones que presentan polimorfismos en pocos genes neutrales con poca evidencia de asociación con una planta hospedera, b) razas hospederas que en simpatria se diferenciaron genéticamente, pero que presentan poca evidencia de hibridación o flujo genético, c) verdaderas razas hospederas con diferenciación genética comprobada y con niveles significativos de hibridación, d) especies hermanas con diferenciaciones genéticas marcadas que muestran bajas tasas de hibridación o cuya hibridación no ocurre.

A su vez, las razas son a) poblaciones con marcada asociación a plantas hospederas, b) poblaciones que muestran fidelidad a su hospedero, c) poblaciones que coexisten en simpatria, por lo menos en parte de su rango de distribución, d) poblaciones

que se diferencian genéticamente en más de un locus, e) que son temporalmente y espacialmente replicables, es decir, muestran asociación a hospederos dentro de un amplio rango de distribución en el tiempo y el espacio, f) que muestran una correlación entre la preferencia hacia el hospedero y apareamiento asociativo y g) que muestran algún grado de hibridación o presentan flujo genético entre ellos (Dres y Mallet 2002, Coyne y Orr 2004).

Por todas estas inferencias, *S. frugiperda* podría ser considerada como una especie incipiente, evolucionada de dos poblaciones que mostraron asociación a plantas hospederas como el maíz y el arroz. Algunos autores categorizaron las especies incipientes como razas, pues cumplen con la mayoría de los requisitos establecidos por Coyne y Orr (2004) y Dres y Mallet (2002). A pesar de ello, la presencia de sus biotipos, denominados de esta manera por Pashley (1986), o sus razas (Dres y Mallet 2002), no fue detectada sino hasta 1986 cuando Dorothy Pashley Prowell utilizó aloenzimas para genotipificar las poblaciones de este insecto que mostraban una diferencia en su comportamiento alimenticio y fisiología hacia el maíz y el arroz en condiciones de laboratorio. Estas poblaciones mostraron diferenciación genética también en un tipo de aloenzima denominada esterasa. La presencia de los alelos de ciertas esterases fue coincidente con cada población de *S. frugiperda* (maíz o arroz) respecto a la planta hospedera donde fueron colectados: las esterases B, C y D predominaron en poblaciones de *S. frugiperda* muestreadas en cultivos de maíz, mientras que las

esterasas E y F en poblaciones colectadas en cultivos de arroz (Prowell et al. 2004). No obstante, la fidelidad exclusiva de estas dos poblaciones al maíz o al arroz no es extrema: la raza o biotipo de maíz también se ha encontrado en cultivos de algodón y sorgo y en muy bajas proporciones en el cultivo de arroz, mientras que la raza o biotipo de arroz se ha hallado en cultivos de arroz, pastos y pastos de bermuda, y en muy bajas proporciones en el cultivo de maíz (Nagoshi y Meagher 2003a, 2004, Prowell et al. 2004, Vélez-Arango et al. 2008). Por todo lo anterior, se cree que estas dos poblaciones se encuentran dentro de los primeros estadios de especiación, a diferencia de la mosca *Ragoletis pomonella*, que ya muestra una fidelidad exclusiva hacia sus dos hospederos (Feder 1998).

La evolución de estos dos biotipos de *S. frugiperda* posiblemente no sea una especiación simpátrica de tipo ecológico únicamente, puesto que en condiciones de laboratorio, cruces entre estos biotipos permitieron obtener líneas parentales y progenie híbrida. Con éstas, Pashley (1986) realizó experimentos de selección divergente en los hospederos y sus resultados la llevaron a afirmar que la diferenciación genética se debe más a una reducción del flujo genético causado por otras barreras de aislamiento reproductivo que a una asociación al hospedero, por ejemplo por aislamiento precigótico de tipo temporal (Pashley et al. 1992) o diferenciación de sus feromonas (Groot et al. 2008). Otros estudios se basaron en la fisiología y el comportamiento para demostrar diferencias significativas entre

estos biotipos (Pashley 1988, Veenstra et al. 1995), pero los marcadores moleculares son sido la técnica más confiable para distinguirlos (Prowell 1998). Junto con las esterasas existen otros marcadores diagnóstico de estas poblaciones asimismo exitosos en la identificación de los biotipos. Por ejemplo la PCR-RFLP, que actúa sobre el gen mitocondrial de la citocromo oxidasa (COI) con la enzima de restricción *MspI*, encargada de generar productos de digestión en el biotipo de maíz únicamente (Nagoshi y Meagher 2003a,b, Vélez-Arango et al. 2008) y la región en tandem FR que produce amplificación mayores a 500 pb únicamente en el biotipo de arroz (Lu et al. 1994, Nagoshi y Meagher 2003a,b, Vélez-Arango et al. 2008). Por último, otras enzimas de restricción y marcadores de AFLP's han sido utilizados para identificar estos biotipos (Levy et al. 2002, McMichael y Prowell 1999).

Un análisis basado en la distinción de los biotipos de *S. frugiperda* con el uso de aloenzimas y secuenciación del ADN mitocondrial demostró que en general existe una diferencia sustancial en el uso del hospedero por parte de cada biotipo, ya que el de maíz rara vez se encuentra en cultivos de arroz (Prowell 1998). Este comportamiento diferencial de fidelidad al hospedero también fue encontrado en Colombia por Vélez-Arango et al. (2008) (Figura 1) en el departamento del Tolima. El biotipo de maíz se encontró en altas proporciones en maíz y en baja frecuencia en arroz, seguido de algodón y sorgo. Similarmente, el biotipo de arroz se encontró más frecuentemente en arroz, luego maíz y en muy bajas proporciones en

cultivos de sorgo y algodón. La asociación de cada biotipo a su planta hospedera es evidente y significativa (Tabla 1) y demuestra que ambas poblaciones han evolucionado una asociación a diferentes hospederos en Colombia. Ocurre algo similar en otros países como Estados Unidos, Puerto Rico, Honduras, Guadalupe y Guyana francesa, donde también se han reportado ambos biotipos asociados a los mismos hospederos (Prowell et al. 2004) encontrándose híbridos de estos dos biotipos, es decir, individuos con combinaciones de marcadores nucleares y mitocondriales pertenecientes a cada biotipo (Vélez-Arango et al. 2008). Esta hibridación aparentemente es restringida en los Estados Unidos, ya que Nagoshi y Meagher (2004) genotipificaron larvas y adultos de la Florida, y observaron que los híbridos colectados en la naturaleza eran producto de cruces entre hembras

del biotipo de arroz y machos del biotipo de maíz y no al contrario. Vélez-Arango et al. (2008) encontraron que ambos tipos de hibridación ocurren en Colombia y que el aislamiento reproductivo entre ellos es diferente en Colombia y Estados Unidos.

Saldamando y Vélez-Arango (en prensa) también encontraron algo interesante en la estructura genética de *S. frugiperda*: sus biotipos presentan flujo genético restringido como lo demuestra un análisis de varianza molecular (AMOVA) realizado para cada uno de los marcadores COI y FR, que produjo valores de ϕ_{ST} significativos (Tablas 2 y 3) mientras que un análisis del número de migrantes entre ellos comprobó que existe mucho movimiento entre individuos de *S. frugiperda* de los cultivos de maíz, algodón y sorgo, pero que su movimiento es reducido entre estos y el arroz (Tablas 4 y 5).

Tabla 1. Tablas de contingencia para los marcadores moleculares COI, FR y los dos marcadores en conjunto sobre la distribución diferencial de los biotipos de *S. frugiperda* y sus híbridos en los cultivos de maíz, algodón, sorgo y arroz (*Significativo al 0.005).

Biotipo por Marcador	Cultivo				Total	χ^2	gl
	Maíz	Algodón	Sorgo	Arroz			
Marcador COI							
Maíz	80	57	31	11	179	63.5*	3
Arroz	22	10	6	36	74		
Marcador FRa							
Maíz	64	55	30	16	165	32.9*	3
Arroz	38	12	7	31	88		
Marcadores COI + FRa							
Maíz	60	48	28	7	143	76.64*	9
Arroz	17	3	3	26	49		
Híbrido ++	21	9	3	4	37		
Híbrido --	4	7	3	10	24		

Tabla 2. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para la región COI entre y dentro de las poblaciones de *S. frugiperda*. gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, CM: cuadrado medio, CME: cuadrado medio del error, Prob: probabilidad.

AMOVA COI									
Fuente de Variación	de gl	SC	CM	CME	%	Estadístico	Valor	Prob	
Entre	3	13.141	4.380	0.070	31%				
Dentro	249	39.215	0.157	0.157	69%	PhiPT	0.309	0.000*	
Total	252	52.356	4.538	0.228					

*Significativo al 0.001

Tabla 3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para la región FR entre y dentro de las poblaciones de *S. frugiperda*. gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, CM: cuadrado medio, CME: cuadrado medio del error, Prob: probabilidad.

AMOVA FR									
Fuente de Variación	de gl	SC	CM	CME	%	Estadístico	Valor	Prob	
Entre	3	7.809	2.603	0.040	17%				
Dentro	249	49.274	0.198	0.198	83%	PhiPT	0.168	0.000*	
Total	252	57.083	2.801	0.238					

*Significativo al 0.001

Tabla 4. Valores de PhiPT de comparaciones por parejas de poblaciones de diferentes cultivos, con 9999 permutaciones para el marcador COI. Nm: número de migrantes entre las poblaciones.

Cultivo 1	Cultivo 2	PhiPT	Nm	Probabilidad
Maíz	Algodón	0.002	128.898	0.322
Maíz	Arroz	0.460	0.294	0.000*
Algodón	Arroz	0.554	0.202	0.000*
Maíz	Sorgo	0.000	Infinito	0.337
Algodón	Sorgo	0.000	Infinito	0.255
Arroz	Sorgo	0.521	0.230	0.000*

*Significativo al 0.001

El aislamiento reproductivo precigótico en *S. frugiperda* se ha encontrado en varios niveles: a) temporal, debido a que el biotipo de maíz tiende a aparearse las primeras 2/3 partes de la noche, mientras que el biotipo de arroz lo hace durante la última tercera parte (Pashley et al. 1992); b) etológico, ya que las hembras de maíz rara vez se aparean con machos de arroz (Pashley y Martin 1987); c) ecológico, debido a que sus poblaciones muestran asociación a diferentes plantas hospederas (Dres y Mallet 2002); d) químico, puesto que se diferencian en cuanto a la concentración de los ácidos grasos de sus

feromonas (Groot et al. 2008) y además, postcigóticas, por mostrar sus híbridos reducciones en su *fitness* respecto a sus parentales (Pashley y Martin 1987). Este aislamiento reproductivo observado por Pashley y sus colaboradores en los Estados Unidos no se ha encontrado en otros experimentos similares realizados por Nagoshi y Meagher (2003a,b), Quisenbery (1991) y Whitford et al. (1988), quienes argumentan que no existen dichas barreras entre estos biotipos y ello explica los resultados poco contundentes sobre el tema.

Tabla 5. Valores de PhiPT de comparaciones por parejas de poblaciones de diferentes cultivos, con 9999 permutaciones para el marcador FR. Nm: número de migrantes entre las poblaciones.

Cultivo 1	Cultivo 2	PhiPT	Nm	Probabilidad
Maíz	Algodón	0.074	3.111	0.006*
Maíz	Arroz	0.138	1.558	0.002*
Algodón	Arroz	0.381	0.406	0.000*
Maíz	Sorgo	0.080	2.887	0.024
Algodón	Sorgo	0.000	Infinito	0.281
Arroz	Sorgo	0.385	0.399	0.000*

*Significativo al 0.001

En Colombia los resultados de una tesis de maestría en Entomología por Velásquez-Vélez (2009), basada en el aislamiento reproductivo precigótico y postcigótico entre dos poblaciones de *S. frugiperda* de maíz (biotipo maíz) y arroz (biotipo arroz) en el departamento del Tolima, muestran que en general los biotipos no presentan las barreras de aislamiento reproductivo precigótico temporal. Sin embargo, parece que haya una tendencia a que los biotipos de

maíz se apareen más temprano en la noche que los de arroz y que la duración de la cópula dure casi el doble del tiempo en los biotipos de maíz que los del arroz (Tablas 6 y 7). Los biotipos de *S. frugiperda* del Tolima presentan barreras de aislamiento reproductivo postcigótico respecto al tiempo de incubación de masa de huevos, tiempo de desarrollo larval, longevidad del adulto y peso de las pupas de cada cruce, lo cual parece demostrar que en

general las líneas F1(1) y F2(2) tienen una reducción en el *fitness* o éxito reproductivo con respecto a las líneas de maíz y arroz colectadas en el departamento del Tolima (Tablas 8 y 9). Todo esto corrobora los resultados obtenidos por Pashley y Martin

(1987) en poblaciones de *S. frugiperda* de biotipos de maíz y arroz de Louisiana (Estados Unidos). Es importante recalcar que la generación F2 (1), cruce proveniente de los parentales F1 (1) x F1 (1), no dio progenie.

Tabla 6. Aislamiento precigótico comportamental medido como tiempo de apareamiento de los biotipos de maíz y arroz de *Spodoptera frugiperda*.

Línea	N	Tiempo para primer apareamiento (min)		Tiempo de apareamiento (min)	
		Promedio	Error estándar	Promedio	Error estándar
Maíz	10	181,1	10,81	148	7,05
Arroz	10	239,70	15,96	101,50	4,37

Tabla 7. Análisis del aislamiento precigótico temporal entre poblaciones de maíz y arroz de *S. frugiperda*.

Característica	Prueba Normalidad	Prueba de Igualdad de Varianzas	Prueba de Comparación
	Kolmogorov-Smirnov	Levene	T-test
Tiempo necesario para el primer apareamiento	N = 20; KS = 0,096; P>0,15	Levene 1,83 ; P = 0,193	T= -0,96; GL = 18, P =0,349
Tiempo de duración del primer apareamiento	N = 20; KS = 0,153; P>0,15	Levene 0,91 ; P = 0,352	T= 1,77; GL = 18, P =0,093

Debido a que la evolución del aislamiento reproductivo de los biotipos de *S. frugiperda* aparentemente difiere entre los Estados

Unidos y Colombia, vale la pena seguir estudiando los mecanismos de aislamiento entre los biotipos de *S. frugiperda* en

nuestro país, y a su vez evitar el uso de las mismas estrategias de manejo utilizadas en el exterior. Estudios previos sobre la resistencia a insecticidas y la endotoxina Cry1AC en estos biotipos han demostrado que su comportamiento difiere, puesto que en condiciones de laboratorio las larvas del biotipo del maíz han mostrado tener una mayor tolerancia a componentes de insecticidas como el carbaril, diazinon, cipermetrinas, metil paration y metiomil, además hacia cultivos de algodón transgénico con la endotoxina Cry1AC del *Bacillus thuringensis* (Adamczyk et al. 1997).

Otra tesis de maestría por Juan Diego Ríos Diez muestra el comportamiento de resistencia de los biotipos de *S. frugiperda* a insecticidas de poblaciones del Tolima muestra que ambos difieren en cuanto su tolerancia hacia los insecticidas no sólo entre ellos sino con poblaciones venezolanas de *S. frugiperda* en maíz. Encontró que la LC_{50} de lambda-dialotrina en el biotipo de arroz es de 31.16 ppm, SE = 3.13 e IC 95% entre 25.43-37.94, mientras que la LC_{50} de lambda-dialotrina encontrada para el biotipo de maíz es de 45.01 ppm, SE = 7.16 e IC 95% entre 33.1-62.97 según lo cual, que el biotipo de maíz es más tolerante a este componente de insecticida comparado con el de arroz. Adicionalmente, se encontró que la LC_{50} de metomil en el biotipo de arroz es de 445.14 ppm, SE = 48.11 e IC 95% entre 355.97-547.0, a diferencia de la LC_{50} para el biotipo de maíz que es de 380.01 ppm, SE = 55.21 e IC 95% entre 275.1-495.89, deduciéndose que el biotipo de

arroz es más tolerante a este componente de insecticida que el biotipo de maíz.

Respecto a la población venezolana colectada en cultivos de maíz, las concentraciones letales medias fueron de 17.5 ppm e IC 95% entre 9.6-32.5 para lambda-dialotrina y de 396.2 e IC 95% entre 322.1-466 para metomil, demostrando que las poblaciones venezolanas de este insecto son más susceptibles a ambos insecticidas que las poblaciones en maíz provenientes del departamento del Tolima (Morillo y Notz 2001).

Los resultados anteriores corroboran la importancia de modificar las estrategias del manejo de *S. frugiperda*, particularmente el monitoreo puesto que su capacidad de dispersión es alta (Nagoshi y Meagher 2004). Como respuesta se concebió la tesis de maestría en Ciencias-Entomología de Haydi Salinas Hernández, quien busca identificar haplotipos de este insecto mediante la secuenciación de un fragmento de casi 600 pb del gen de la citocromo oxidasa I (COI). Esta secuenciación se lleva a cabo en larvas colectadas en cultivos de maíz, sorgo, algodón y arroz de los departamentos del Meta, Córdoba, Antioquia y Tolima. Este trabajo comprobó que existen en el país dos haplotipos muy frecuentes, especialmente el haplotipo 1 (Figura 1), común en todos los departamentos en los cultivos de maíz, sorgo y algodón, y que es buen representante del biotipo de maíz. Este haplotipo es el objetivo primordial para el control del insecto dada su estatus endémico en todos departamentos del país.

Tabla 8. Características del aislamiento postcigótico evaluado en líneas de *S. frugiperda* de maíz y arroz mantenidas en condiciones de laboratorio (NA = no aplica).

	Promedio	SE	Promedio	SE	Promedio	SE	Promedio	SE	Promedio	SE	Promedio	SE
Línea	Maíz N=15		Arroz N= 20		F1(1) N= 4		F2 N= 4		F1(2) N=4		F2 N=4	
Característica/ Localidad	San Felipe* San Luís		Buenos Aires		♀maíz, ♂arroz		F1(1) x F1(1)		♀ arroz , ♂maíz		F1(2) x F1(2)	
Tiempo de preoviposición (días)	3,46	0,47	3,78	0,38	6,25	2,72	NA	NA	3,00	0,58	4,00	0,81
Número de Posturas por hembra	2,33	0,70	3,35	0,69	2,75	0,50	NA	NA	3,25	0,48	2,25	0,75
Porcentaje de eclosión (%)	0,77		0,73		0,45				0,85		0,75	
Número de masas de huevos por hembra	3,10	0,08	2,47	0,03	2,00	0,16	0	0	1,46	0,06	2,56	0,06
Tiempo de incubación (días)	3,00	0,01	2,83	0,01	3,60	0,11	NA	NA	3,00	0,06	2,63	0,09
Número de Larvas que alcanzaron 3er instar	39,97	1,48	42,76	0,85	18,55	2,63	NA	NA	59,38	4,62	29,67	4,77
Tiempo de desarrollo larval (días)	20,46	0,17	21,48	0,09	17,67	0,77	NA	NA	17,56	0,34	21,75	0,33
Numero de larvas muertas	42,62	9,25	42,94	7,28	33,80	12,80	NA	NA	59,90		29,70	
Tiempo de pupación (días)	10,48	0,29	10,95	0,27	10,66	0,33	NA	NA	10,38	0,18	12,11	0,48
Numero de adultos por postura	9,68	0,25	8,59	0,17	7,00	0,63	NA	NA	17,88	2,93	5,56	1,09
Número de machos	5,24	0,78	4,47	0,66	3,40	1,03	NA	NA	10,50	4,66	3,88	2,49
Número de hembras	4,48	0,66	4,14	0,58	3,60	0,87	NA	NA	7,38	3,60	2,38	1,24
Tiempo de vida machos (días)	5,82	0,16	10,33	0,37	8,25	0,59	NA	NA	7,50	0,25	9,75	0,66
Tiempo de vida hembras (días)	7,36	0,15	12,40	0,30	12,25	1,48	NA	NA	11,75	0,38	11,25	1,25
Pesos pupas hembras (g)	0,1797		0,1842		0,1701		NA	NA	0,1569		0,1541	
Peso pupas machos (g)	0,1833		0,1800		0,1971		NA	NA	0,1682		0,1711	

Tabla 9. Análisis estadístico del aislamiento postcigótico entre poblaciones de maíz y arroz de *S. frugiperda*

Característica	Normalidad Kolmogorov-Smirnov (Ks)	Igualdad de Varianza Bartlett (B), Levene (L)	Prueba estadística KW = Kruskal Wallis o Anova 1 vía
Tiempo de preoviposición	Media= 3.514 ds=1.407 N=37 Ks=0.183 P<0.01	B=1.19 P=0.88 L=0.17 P=0.953	KW H= 2.74 GL= 4 P= 0.601
Número de posturas	Media= 2.72 ds= 2.76 N= 47 Ks= 0.82 P<0.01	B=8.0 P=0.75 L=0.7 P=0.90	KW H=2.9 GL=4 P=0.594
Número de masas de huevos	Media= 2.450 ds=2.219 N=149 Ks=0.225 P<0.01	B=45.55 P<0.0001 L=3.83 P=0.003	KW H=16.31 GL=5 P=0.006
Número de larvas 3er instar	Media= 40.78 ds=51.80 N=134 Ks=0.216 P<0.01	B=6.43 P=0.169 L=0.70 P=0.592	KW H=6.72 GL=4 P=0.151
Número de larvas muertas	Media= 42.41 ds=47.81 N=100 Ks=0.188 P<0.01	B=3.26 P=0.516 L=0.19 P=0.943	KW H=4.79 GL=4 P=0.310
Número total de adultos	Media= 9.281 ds=10.13 N=96 Ks=0.196 P<0.01	B=32.81 P=0.0001 L=2.01 P=0.099	KW H=8.20 GL=4 P=0.084
Tiempo de desarrollo larval	Media= 20.76 ds=3.942 N=91 Ks=0.157 P<0.01	B=2.75 P=0.6 L=.25 P=0.907	KW H=8.76 GL=4 P=0.067 Anova 1 vía F= 2.92 GL = 131,37 P= 0.039
Relación macho/hembra	Media= 1.453 ds=1.128 N=95 Ks=0.182 P<0.01	B=8.84 P=0.065 L=0.72 P=0.579	KW H=2.40 GL=4 P=0.66

Tiempo en pupa	Media= 10.87 ds=1.557 N=85 Ks=.0159 P<0.01	B=11.14 P=0.025 L=2.79 P=0.032	KW H=7.05 GL=4 P=0.133
Tiempo de incubación	Media= 2.919 ds=0.565 N=99 Ks=0.355 P<0.01	B=0.651 P=0.164 L=2.01 P=0.099	KW H=11.15 GL=4 P=0.025
Longevidad de adultos	Media= 9.353 dsL=3.780 N=68 Ks=0.169 P<0.01	B=23.01 P=0.006 L=1.91 P=0.069	KW H=28.85 GL=9 P=0.001
Peso de las pupas (gr)	Media= 0.1727 ds=0.03442 N=321 Ks=0.070 P<0.01	B=11.12 P=0.267 L=1.04 P=0.410	KW H=32.95 GL=9 P=0.0001 Anova 1 vía F= 4.01 GL = 9,311 P= 0.0001

Adicionalmente, esta tesis de maestría comprobó que las poblaciones de *S. frugiperda* están genéticamente estructuradas con las poblaciones de Estados Unidos, y que las estrategias de control s no pueden ser las mismas en ambos países (Tabla 10, Figura 2). Este trabajo, además, indica la relevancia de establecer un nuevo sistema de monitoreo del insecto con el uso de la secuenciación de este gen, pues hasta ahora se basa en

el uso de feromonas comerciales de cuyo origen no se tiene conocimiento. Existe la duda de si la feromona comercial puede atraer diferencialmente a los biotipos de *S. frugiperda*, como lo indican investigaciones previas, en las cuales se estableció que la composición de feromonas difiere entre biotipos (Groot et al. 2008) y por lo tanto su atracción es diferencial (Pashley et al. 1992) en poblaciones naturales de *S. frugiperda* de Estados Unidos.

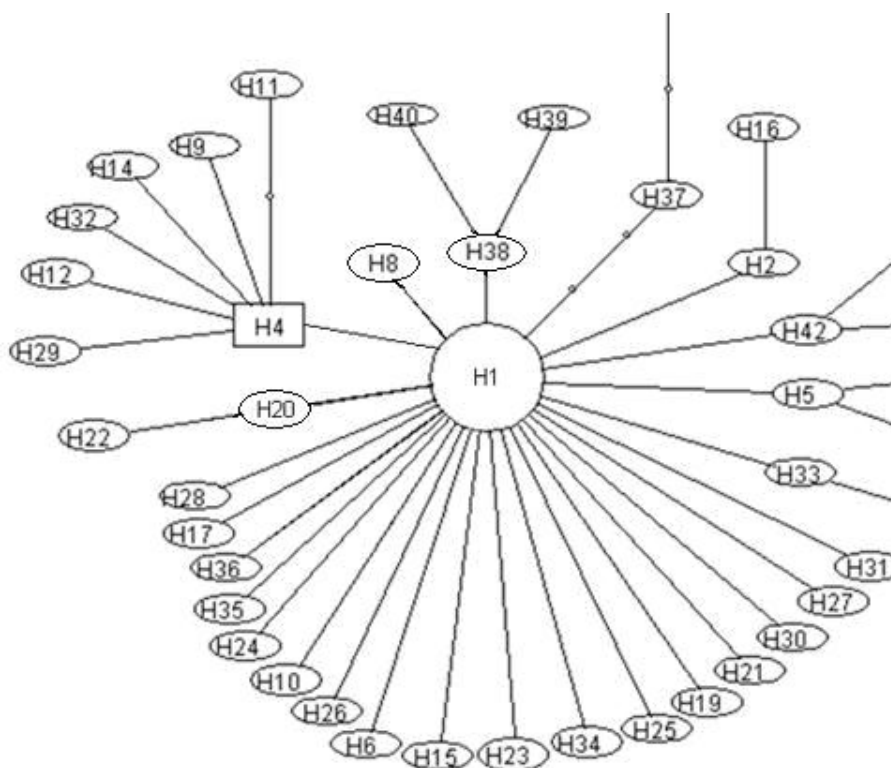


Figura 1. Árbol de expansión mínima basado en 102 secuencias de un fragmento del gen de la citocromo Oxidasa I (COI) de *Spodoptera frugiperda* colectada en Córdoba, Meta, Tolima y Valle del Cauca.

Tabla 10. Distancias genéticas pareadas basadas en F_{ST} entre las poblaciones colombianas y norteamericanas de *S. frugiperda* (análisis de un fragmento del gen COI)

	Tolima	Meta	Antioquia	Córdoba	Valle Cauca	del Estados Unidos
Tolima	0					
Meta	0.01061	0				
Antioquia	0.05638	0.03082	0			
Córdoba	0.05902	0.12342	0.17974	0		
Valle del Cauca	0.04126	0.02074	0.01944	0.02011	0	
Estados Unidos	0.72962	0.66114	0.68997	0.88883	0.77249	0

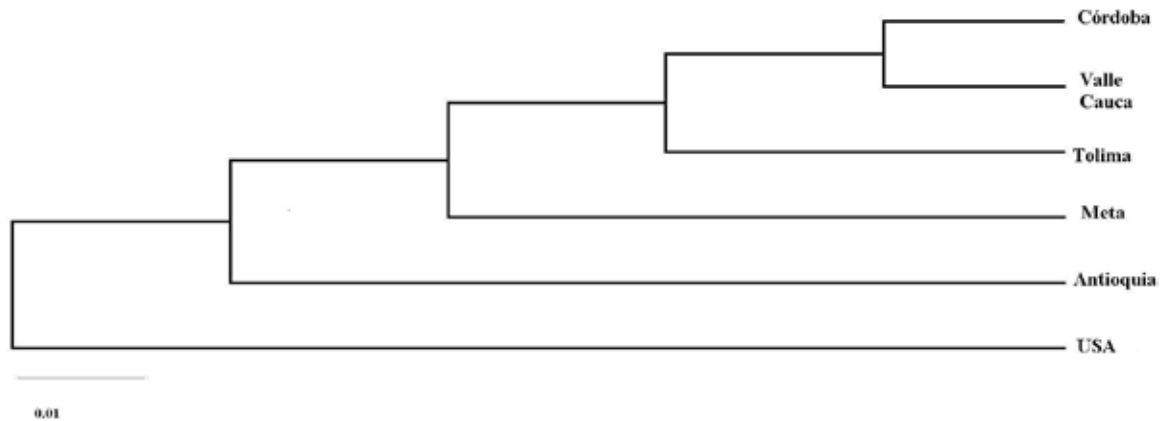


Figura 2. Árbol de Neighbor Joining basado en los valores de F_{st} pareados entre los departamentos de Colombia y todas las poblaciones de los Estados Unidos evaluadas de *S. frugiperda*.

Al comienzo de este manuscrito se discutió la importancia del cromosoma sexual (X) en la especiación de los lepidópteros y en particular se argumentó que la especiación de *S. frugiperda* se dio en simpatría. Este tipo de especiación es muy difícil de comprobar dado el antagonismo existente entre la recombinación y la selección natural. La recombinación separaría las combinaciones de genes que controlan la preferencia por el hábitat del insecto con los genes que proveen mayor *fitness* en ese hábitat preferido (Coyne y Orr 2004). Sería necesario que evolucionara una especie asociada a una planta hospedera y se podría cumplir bajo un modelo de especiación alopátrica, donde el efecto de la recombinación (cruces entre las dos poblaciones divergentes) no se de.

En el caso de los lepidópteros como *S. frugiperda*, los genes relacionados con

características del comportamiento, que llevan a la escogencia del hospedero, y a la fisiología o *fitness* de los individuos asociados al hospedero, se encuentran en el cromosoma sexual, el cual no sufre de recombinación (Prowell 1998). El ligamiento genético entre estos genes es plausible en esta especie ya que la recombinación no disociaría estos dos tipos de genes y la especiación simpátrica se podría generar (Prowell 1998) en todo su rango de distribución, resolviendo el problema aludido al principio del manuscrito.

Hasta el momento no se ha comprobado que un fenómeno de vicarianza generara la separación de los biotipos de *S. frugiperda* en Norte y Sur América y por lo tanto es factible que la diferenciación genética de sus biotipos se diera *in situ*. La posibilidad de "alosisimetría" es todavía plausible por

ser este fenómeno de especiación variable de localidad en localidad, y ya que en Colombia las barreras de aislamiento reproductivo entre estos biotipos son diferentes de las barreras encontradas en los Estados Unidos. Lo anterior, junto con el hecho de que su resistencia a insecticidas respecto a poblaciones venezolanas también difiere, nos lleva a concluir que el manejo de *S. frugiperda* no debería ser extrapolado de un país a otro.

Agradecimientos

La autora expresa sus agradecimientos a la Universidad Nacional de Colombia, por su programa de convocatorias internas para apoyo de investigación y a COLCIENCIAS por el apoyo financiero a Clara I. Saldamando. También al Dr. Rafael Arango Isaza y al grupo de investigación de Biotecnología Vegetal CIB-UNALMED y a los estudiantes involucrados en estas investigaciones: Ana María Vélez Arango, Haidy Salinas Hernández, Juan Diego Ríos Díez, María Isabel Velásquez Vélez y Mariela Isabel Lobo Hernández. Los permisos de colecta y acceso a recursos genéticos fueron proporcionados por CORTOLIMA (resolución 843, agosto de 2007), para el trabajo de Ana María Vélez Arango y por el Ministerio de Medio Ambiente permiso número: 4120E1-44703 (abril 24 de 2008) para los trabajos de los demás estudiantes.

Literatura citada

Adamczyk J.R., Holloway J.J., Leonard J.W. y J.B. Graves. 1997. Susceptibility

of fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic *Bt* cotton. *Journal of Cotton Science*. 1: 21-28.

Barton N.H. y G.H. Hewitt. 1985. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16: 113-148.

Bourget D., Bethennod M.T., Pasteur N. y F. Viard. 2000. Gene flow in the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: implications for the sustainability of transgenic insecticidal maize. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. 267: 117–122.

Bridle J.R., Baird S.J.E. y R.K. Butlin. 2001. Spatial structure and habitat variation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*. 55: 1832–1843.

Coyne J.A y H.A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates. Publishers, Sunderland Massachusetts. 545 p.

Dres M. y J. Mallet. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Science*. 357: 471-492.

Emelianov I., Mallet J. y W. Baltensweiler. 1995. Genetic differentiation in the larch budmoth *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera: Tortricidae): polymorphism, host races or sibling species? *Heredity*. 75: 416–424.

Emelianov I., Dres M., Baltensweiler W. y J. Mallet. 2001. Host-induced assortative

mating in host races of the larch budmoth. *Evolution*. 55: 2002-2010.

Feder J.L. 1998. The apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*: flies in the face of conventional wisdom. En: *Endless forms. Species and speciation* (eds. D.J. Howard and S.H. Berlocher), pp. 130-144. New York. Oxford University Press.

Groot A.T., Marr M., Schölf G., Lorenz S., Svatos A. y D.G. Heckel. 2008. Host strain specific sex pheromone variation in *Spodoptera frugiperda*. *Frontiers in Zoology*. 5:20.

Harrison R.G. 1993. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press. New York. 376 p.

Jiggins C.D. y J. Mallet. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. 15:250-255.

Levy C.H., Garcia-Maruniak A. y J. Maruniak. 2002. Strain identification of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) insects and cell line: PCR-RFLP of cytochrome oxidase c subunit I gene. *Florida Entomologist*. 85(1): 186-190.

Lu Y.J., Kochert G.D., Isenhour D.J. y M.J. Adang. 1994. Molecular characterization of a strain-specific repeated DNA sequence in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Molecular Biology*. 3: 123-130.

Martel C., Réjasee A., Rousset F., Bethenod M.T. y D. Bourguet. 2003. Host-plant-associated genetic differentiation

in northern French populations of the European corn borer. *Heredity*. 90: 141-149.

Mayr E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge. Massachusetts. 797 p.

McMichael M. y D.P. Prowell. 1999. Differences in amplified fragment-length polymorphism in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Annals of the Entomological Society of America*. 92(2): 175-181.

Morillo F. y A. Notz. 2001. Resistencia de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) a lambda-cyhalotrina y metomil. *Entomotrópica*. 16: 79-87

Nagoshi R.D. y R.L. Meagher. 2003a. Fall armyworm FR sequences map to sex chromosomes and their distribution in the world indicate limitations in interstrain mating. *Insect Molecular Biology*. 12(5): 453-456.

Nagoshi R.D. y R.L. Meagher. 2003b. FR tandem-repeat sequence in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Annals of the Entomological Society of America*. 96(3): 329-335.

Nagoshi R.D. y R.L. Meagher. 2004. Behaviour and distribution of the two fall armyworm host strains in Florida. *Florida Entomologist*. 87(4): 440-448.

Nagoshi R.D., Meagher R.L., Nuessly G. y D.G. Hall. 2007a. Effects of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) interstrain

mating in wild populations. *Environmental Entomology*. 35(2): 561-568.

Nagoshi R.D., Silvie P., Meagher R.L., Lopez L. y V. Machado. 2007b. Identification and comparison of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Brazil, Texas, and Florida. *Annals of the Entomological Society of America*. 100: 394- 402.

Pashley D.P. 1986. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) a sibling species complex?. *Annals of Entomological Society of America*. 79: 898-904.

Pashley D.P. 1988. Current status of fall armyworm host strains. *Florida Entomologist*. 71(3): 227-234.

Pashley D.P. y J.A. Martin. 1987. Reproductive incompatibility between host strains of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of Entomological Society of America*. 80: 731-733.

Pashley D.P., Hammond A.M. y T.N. Hardy. 1992. Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of Entomological Society of America*. 85: 400-405.

Powell D.P. 1998. Sex linkage and speciation in Lepidoptera. En: *Endless forms: Species and speciation*. (eds. D.J. Howard and S.H. Berlocher), pp. 309-319. New York. Oxford University Press.

Powell D.P., McMichael M. y J.F. Silvain. 2004. Multilocus genetic analysis of host use, introgression and speciation in host

strains of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of Entomological Society of America*. 97(5): 1034-1044.

Quinsenberry S.S. 1991. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strain reproductive compatibility. *Florida entomologist*. 74: 194-199.

Raijmann L.E. y S.B.J. Menken. 2000. Temporal variation in the genetic structure of host-associated populations of the small ermine moth *Yponomeuta padellus* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 70: 555-570.

Saldamando C.I., Tatsuta H. y R.K. Butlin. 2005. Hybrids between *Chorthippus brunneus* and *C. jacobsi* (Orthoptera: Acrididae) do not show endogenous postzygotic isolation. *Biological Journal of the Linnaean Society*. 84: 195-203.

Saldamando C.I. y A.M. Vélez-Arango. 2010. Host plant association and genetic differentiation of corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) in Colombia. *Neotropical Entomology* (En prensa).

Vélez-Arango A.M., Arango R.E., Villanueva D., Aguilera E. y C.I. Saldamando. 2008. Identificación de biotipos de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) mediante marcadores mitocondriales y nucleares. *Revista Colombiana de Entomología* 34: 145-150.

Veenestra K.H. Pashley D.P. y J.A. Ottea. 1995. Host-plant adaptation in

fall armyworm host strains: comparison of food consumption, utilization, and detoxication enzyme activities. *Annals of the Entomological Society of America*. 88: 80-91

Velásquez-Vélez M.I. 2009. Análisis del aislamiento reproductivo entre poblaciones de de maíz y arroz de *Spodoptera frugiperda*, del departamento del Tolima. Tesis de pregrado en Ingeniería Agronómica. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 36 p.

Withford F.S., Quinsenberry S.S., Riley T.J. y W. Lee. 1988. Mating compatibility, oviposition preference, and larval development of two electrophoretically differentiated fall armyworm colonies. *Florida Entomologist*. 71: 234-243.