

Genética del paisaje y modelado de nicho ecológico en poblaciones sudamericanas del saltamontes *Trimerotropis pallidipennis* (Oedipodinae: Acrididae)

Gandini, L. M., Confalonieri V. A. y Guzmán, N. V.

Instituto de Ecología, Genética y Evolución (IEGEB), CONICET-UBA, FCEyN, Buenos Aires, Argentina. Contacto: luciano.gandini29@gmail.com

RESUMEN

Trimerotropis pallidipennis es un complejo de especies distribuido en zonas áridas de gran altitud en América. Presenta estructuración genética posiblemente producto del aislamiento en refugios pleistocénicos. En Argentina exhibe una mayor amplitud ecológica probablemente asociada a inversiones cromosómicas, correlacionadas con variables ambientales.

Se realizó un análisis filogeográfico sobre una clina altitudinal evidenciando flujo génico entre ellas apoyando la hipótesis del carácter adaptativo de las inversiones. Se puso a prueba la observación de mayor amplitud ecológica y se construyó un Modelo de Nicho Ecológico que fue transferido a condiciones climáticas del pleistoceno, revelando posibles refugios y áreas estables consistentes con la estructuración genética observada.

Palabras claves: genética del paisaje, inversiones cromosómicas, filogeografía.

ABSTRACT

Trimerotropis pallidipennis is a species complex distributed among high elevation arid areas throughout the Americas. It presents population structure possibly caused by isolation in pleistocene refugia. In Argentina it exhibits a wider environmental diversity likely associated to chromosome inversions, which are correlated with environmental variables.

A Phylogeographic analysis was performed along an altitudinal cline showing evidence of gene flow between them and reinforcing the hypothesis of the adaptive nature of inversion clines. The observation of a wider environmental diversity was statistically tested and an ecological niche model was constructed and transferred to the climatic conditions of the pleistocene, revealing possible refugia consistent with observed genetic structure.

Keywords: landscape genetics, chromosome inversions, phylogeography

Introducción

El complejo de especies *Trimerotropis pallidipennis* (Oedipodinae : Acrididae) es un grupo de saltamontes endémico de Norteamérica que ocupa mayormente zonas áridas a lo largo de altitudes elevadas. A partir de cuatro marcadores genéticos (HIS 3, ITS2, COI y NADH5) Guzman et al (2017) observaron 6 clados monofiléticos (figura 1 mat. suplementario:<https://drive.google.com/open?id=1F1PLSiwU7CSAVw7CH6Rzy8AXWoCLUM3r>). No se observó estructuración geográfica en Argentina, mientras que en Perú individuos separados por solo 300 km formaron clados recíprocamente monofiléticos (Clado III, IV y V). Esta alta

estructuración y las edades de divergencia entre linajes sugieren que este "hotspot" de diversidad habría sido causado por su aislamiento durante las glaciaciones (Guzmán et al., 2017).

El clado Argentino ocupa una mayor diversidad de ambientes, extendiéndose hacia zonas más húmedas y de menor altitud (figura 1 mat. suplementario) y presenta polimorfismos para un conjunto de inversiones cromosómicas pericéntricas, no presentes en otras especies del complejo (Confalonieri y Colombo, 1989; Confalonieri, 1994; Guzmán y Confalonieri, 2010). Las frecuencias de algunas de estas

inversiones varían clinalmente a lo largo de dos gradientes altitudinales, en las provincias de La Rioja (Confalonieri y Colombo, 1989) y San Luis-Mendoza, y se correlacionan con la altitud (Confalonieri, 1994), temperatura mínima y humedad (Colombo y Confalonieri, 1996) a través de todo el país.

La congruencia en los patrones de distribución de las frecuencias de inversiones llevó a postular que estos se mantendrían debido a coeficientes de selección diferenciales, dependientes de variables ambientales relacionadas a la altitud interactuando con el flujo genético (Confalonieri, 1994). Más aún, podrían ser responsables de la mayor diversidad ecológica observada en este clado (Colombo y Confalonieri, 1996).

En el presente trabajo se analizaron poblaciones sobre la clina altitudinal en la provincia de La Rioja (Argentina) por Confalonieri y Colombo (1989) con el fin de poner a prueba la hipótesis selectiva. Se amplió el estudio filogeográfico realizado por Guzmán et al. (2017) agregando al análisis seis nuevas poblaciones en La Rioja (Argentina), una en Icalma (Chile) y otra en Cochabamba (Bolivia). Para esto se utilizó un marcador molecular neutro, un fragmento del gen mitocondrial Citocromo C Oxidasa, subunidad I (COI). Se espera que este marcador no muestre divergencia genética entre ambos extremos de la clina, siendo esto un indicio de flujo génico entre las mismas.

Se realizaron pruebas de diferenciación de nicho con el fin de poner a prueba la observación de una mayor diversidad ambiental en el clado presente en Argentina. Se realizó un análisis de modelado de nicho ecológico (MNE) con datos de presencia del complejo *T. pallidipennis* en sudamérica con el fin de investigar la distribución de los ambientes favorables para la especie tanto en el pasado como en la actualidad (ejemplo en Quipildor 2019) y de esta manera poner a prueba la existencia de refugios y las hipótesis biogeográficas planteadas por Guzmán et al. (2017). Se espera que la transferencia del modelo de distribución de especies a las

condiciones climáticas de la última glaciación y periodos interglaciares revele refugios consistentes con la estructuración genética observada en las poblaciones actuales de *T. pallidipennis*.

Materiales y Métodos

Muestras:

Se dispuso de material fijado en etanol 96% (46 individuos adultos y ninfas) de *T. pallidipennis*, colectados en 2018 en 6 localidades sobre un gradiente altitudinal en La Rioja entre 900 y 2800 metros sobre el nivel del mar. Se contó también con 9 individuos de *T. andeana* de Cochabamba, Bolivia y 7 de *T. ochraceipennis* colectados en Icalma, Chile. Se analizaron además secuencias obtenidas anteriormente por Guzmán et al., (2017), Husemann et al., (2013) y Guzmán y Confalonieri (2010).

Extracción de ADN, amplificación por PCR, secuenciación y alineamiento:

Se amplificó por PCR un fragmento del gen COI utilizando cebadores específicos (Guzmán et al., 2017) siguiendo el protocolo utilizado por Husemann et al., (2013). La secuenciación fue realizada por el Servicio de Secuenciación y Genotipificado de la FCEyN (UBA).

Análisis de datos:

Se creó una red de haplotipos en el programa TCS v.1.21 (Clement, et al., 2000) incluyendo todos los haplotipos presentes en Argentina, Bolivia e Icalma.

Modelado de nicho ecológico:

El procesamiento de datos climáticos se realizó en el lenguaje de programación R v.3.5.0 (R Development Core Team, 2018). El modelado y las transferencias a climas del pasado fueron realizados con el programa MAXENT 3.4.1 (Phillips et al., 2019).

Los 59 puntos de presencia utilizados corresponden a los puntos de colecta utilizados por Guzmán et al., (2017), Husemann et al., (2013) y de la colección entomológica del Museo de La Plata. Se utilizó el set de 19 variables bioclimáticas de WorldClim (Hijmans et al., 2005). El desempeño del modelo fue evaluado en base al AUC promedio del grupo de prueba en 100 réplicas de validación cruzada.

Para la transferencia del modelo al clima del último máximo glacial (UMG) y el holoceno medio (HM) se utilizaron las capas climáticas del CCSM4 y para el último periodo interglaciario (UIG) las obtenidas por la simulación de Otto-Bliesner et al. (2006).

Se realizaron pruebas de identidad y similitud de nicho entre las poblaciones norteamericanas y sudamericanas y se calculó el índice de expansión de nicho mediante el paquete "ecospat" (Broennimann et al., 2018) utilizando puntos de presencia de la base de datos GBIF para las poblaciones norteamericanas.

Resultados y discusión

Análisis de datos:

Se obtuvo una matriz de 605 pares de bases con 44 sitios variables, 20 de ellos informativos bajo el criterio de parsimonia, correspondiendo a 41 haplotipos (Figura 1), 7 de ellos no observados en trabajos anteriores: dos en Icalma (Chile) dos en Cochabamba (Bolivia) y tres la clina en La Rioja. No se hallaron codones "stop" ni se asignaron "indels" en las secuencias analizadas.

Red de haplotipos:

Los haplotipos compartidos entre las poblaciones del gradiente riojano indican que habría flujo genético a lo largo de esta clina. No existe divergencia genética entre ambos extremos en forma de un "gap" filogenético.

Los haplogrupos T1 y T2 presentan un patrón de estrella, indicando una posible expansión poblacional reciente (figura 1).

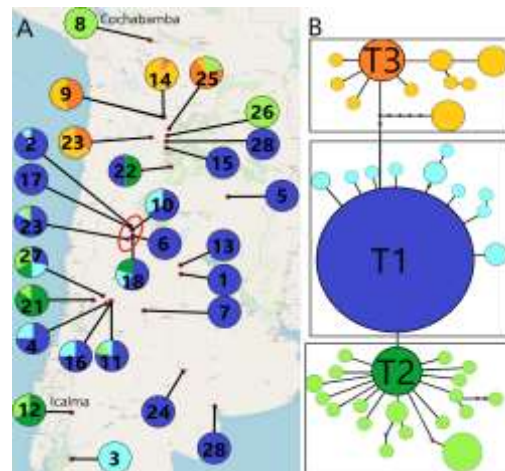


Fig. 1. Red de haplotipos (B) y su distribución geográfica (A). Los números se corresponden con las localidades en la tabla suplementaria.

Las poblaciones en el centro y este de Argentina (Chaco, Córdoba, La Pampa, Buenos Aires) son monomórficas para el haplotipo T1, mientras que la mayoría de las poblaciones en el Oeste presentan una mayor diversidad haplotípica (figura 1). Esto indica que poblaciones de esta especie habrían sobrevivido en el oeste de Argentina, expandiéndose recientemente hacia el este.

El haplogrupo T2 es el predominante en Chile, habiendo diferenciación genética entre las poblaciones de esta región y las presentes en Argentina que presentan el haplogrupo T1. La localidad de Uspallata presenta haplotipos del haplogrupo T1 y T2 y una alta diversidad haplotípica, sugiriendo una posible zona de contacto secundario.

Modelado de nicho ecológico:

Las pruebas de identidad y similitud de nicho fueron significativas (p -valor $<0,01$ en ambos casos) indicando que el nicho de los linajes sudamericanos es distinto del norteamericano, y presenta una mayor diversidad ambiental que este (índice de expansión=0.206).

Las variables que predijeron de manera efectiva la distribución de la especie (AUC = 0,873) fueron Bio17 (Precipitación en el trimestre más seco), Bio12 (Precipitación

anual), Bio7 (Rango anual de temperatura) y Bio6 (Temperatura mínima del mes más frío), sugiriendo que estas serían las que limitan la distribución de la especie. Bio12, Bio6 y Bio17 están relacionadas con las que presentaron correlación con las frecuencias de inversiones, temperatura mínima y humedad (Colombo y Confalonieri, 1996). Esto refuerza la hipótesis propuesta por Colombo y Confalonieri (1996) de que el sistema de inversiones pericéntricas otorgaría la mayor plasticidad ecológica observada en las poblaciones de Argentina.

En todas las transferencias realizadas (figura 2) las áreas habitables predichas son reducidas respecto a la distribución actual y se extenderían a ambos lados de la cordillera estando aisladas entre si. La mayor parte del área que se mantuvo habitable durante los tres periodos analizados se encuentra en el oeste de Argentina (UIG+UNG+HM; figura 2), en el este de Mendoza, norte de San Luis y sur de La Rioja. Esto estaría en concordancia con la diferenciación genética entre las poblaciones de Argentina y Chile y la evidencia de expansión reciente.

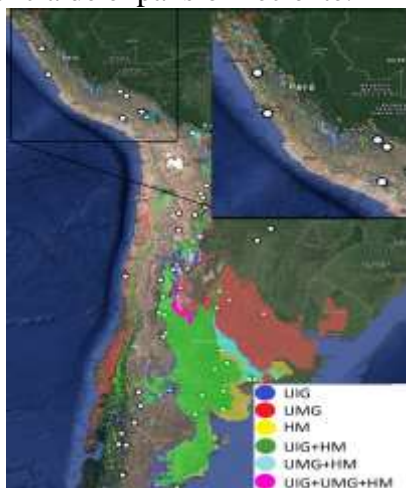


Fig. 2: Mapa de presencia/ausencia y superposición entre distribuciones para las transferencias.

En Perú las zonas habitables para la especie estarían fragmentadas en todas las transferencias (figura 2), especialmente al oeste de la cordillera donde se encuentran asociadas a valles. Esto es congruente con lo planteado por Guzmán et al. (2017): la gran

estructuración genética observada entre estas poblaciones habría sido causada por su aislamiento en valles glaciales durante las fluctuaciones climáticas del pleistoceno.

Conclusiones

Los análisis filogeográficos realizados refuerzan la hipótesis del valor adaptativo de las inversiones cromosómicas presentes en las poblaciones Argentinas de *T. pallidipennis*. El modelado de nicho ecológico añade sustento a estos resultados, así como a la hipótesis de diversificación en refugios de las poblaciones sudamericanas, al relacionar los posibles eventos y procesos demográficos inferidos, con cambios en la distribución de la especie debidos a las fluctuaciones climáticas del pleistoceno.

Referencias

- Broennimann O., Di Cola V. & Guisan A. (2018). ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=ecospat>
- Clement M, Posada D and Crandall K. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9(10): 1657-1660.
- Confalonieri, V.A. & Colombo, P.C. (1989) Inversion polymorphisms in *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera): clinal variation along an altitudinal gradient. *Heredity*, 62, 107-112.
- Confalonieri, V.A. (1994) Inversion polymorphisms and natural selection in *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera). I. Correlations with geographical variables. *Hereditas*, 121, 79-86.
- Colombo, P.C. & Confalonieri, V.A An Adaptive Pattern of Inversion Polymorphisms in *Trimerotropis Pallidipennis* Correlation with Environmental Variables: An Overall View *Hereditas* 125.2-3 (1996): 289-296.
- Guzmán, N.V. & Confalonieri, V.A. (2010) The evolution of South American populations of *Trimerotropis pallidipennis* (Oedipodinae: Acrididae) revisited: dispersion routes and origin of chromosomal inversion clines. *Journal of Orthoptera Research*, 19, 253-260.
- Guzmán N.V., Pietrokovsky S. M., Cigliano M. M. and Confalonieri V. A. (2017) Unraveling

- the diversification history of "Trimerotropis pallidipennis" (Oedipodinae: Acrididae) species group: hotspot of biodiversity in Central Andean Mountains. PeerJ doi: 10.7717/peerj.3835.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatology*, 2005; 25: 1965–1978.
- Husemann, M ; Guzman, N.V. ; Danley, P.D. ; Cigliano, M.M. ; Confalonieri V.A..2013. Biogeography of *Trimerotropis pallidipennis* (Acrididae:Oedipodinae): deep divergence across the Americas. *Journal of Biogeography* 40(2):261–273 DOI 10.1111/jbi.12007.
- Phillips SJ.; Anderson, RP.; Schapire, RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, Vol 190/3-4 pp 231-259, 2006.
- Quipildor, V. B., Kitzberger, T., Ortega-Baes, P., Quiroga, M. P., & Premoli, A. C. (2018). Regional climate oscillations and local topography shape genetic polymorphisms and distribution of the giant columnar cactus *Echinopsis terscheckii* in drylands of the tropical Andes. *Journal of biogeography*, 45(1), 116-126.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.