

Análisis morfométrico en especies de *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) del grupo *repleta* de ecosistemas semiáridos colombianos

Morphometric analysis in species of *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) of group *repleta* of semiarid Colombian ecosystems

MARÍA MAGDALENA E. DE POLANCO¹, RODRIGO PRIETO S.², LUISA F. GALINDO³,
LUIS A. LOZANO B.⁴, MARINA ORDÓÑEZ V.⁵

Resumen: El presente trabajo evaluó los aedeagos de los machos de las especies *Drosophila martensis*, *D. starmeri*, *D. uniseta* y *D. aldrichi* recolectadas en las poblaciones colombianas de Camarones cerca de Riohacha, Santa Marta (Costa Norte) y Rosalía en el Desierto de la Tatacoa (Huila). Este carácter es uno de los que ha presentado más rápida evolución, favorecida por selección natural en los procesos de formación de nuevas especies, especialmente en insectos, por lo tanto es considerado un adecuado indicador para la determinación del avance de los mencionados procesos. El análisis morfométrico con descriptores de Fourier elípticos y el MANOVA-CVA realizado mostró que entre las poblaciones de *D. martensis* ($P_{\lambda, \text{wik}} = 0,1816$) al igual que en *D. uniseta* ($P_{\lambda, \text{wik}} = 0,0507$) no existieron diferencias estadísticas en la forma del aedeago, contrario a lo obtenido para *D. starmeri* ($P_{\lambda, \text{wik}} = 0,0004$). Esta misma prueba determinó que en las tres especies del conglomerado *martensis* la genitalia de los machos mostró diferencias significativas ($P_{\lambda, \text{wik}} = 4,23E-163$). Se evidencia que las tres especies del conglomerado *martensis* mantienen su identidad taxonómica en el análisis. Así mismo, al comparar cada una de las especies del conglomerado con *D. aldrichi*, otra especie del grupo *repleta* recolectada en Tatacoa y perteneciente al complejo *mulleri*, se encuentra que los datos de *D. martensis* aparecieron superpuestos con los de *D. aldrichi*, lo cual estaría mostrando que existe una relación filogenética más cercana entre estas dos especies que entre *D. martensis* y las otras de su mismo conglomerado.

Palabras clave: Especiación alopátrica. Variabilidad morfológica. Morfometría geométrica. Sinmórficas.

Abstract: The present work evaluated the aedeagus of males of the species *D. martensis*, *D. starmeri*, *D. uniseta* and *D. aldrichi* collected in the Colombian localities of Camarones near Riohacha, Santa Marta (North Coast) and Rosalía in the Tatacoa Desert (Huila Department). This character is one of those that has shown the most rapid evolution, favored by natural selection in the processes of new species formation, particularly in insects, and therefore it is considered an adequate indicator to determine the advancement of the aforementioned processes. Morphometric analysis with Fourier elliptical and MANOVA-CVA descriptors showed that among populations of *D. martensis* ($P_{\lambda, \text{wik}} = 0.1816$), as well as *D. uniseta* ($P_{\lambda, \text{wik}} = 0.0507$), there were no statistical differences in the form of the aedeagus, as opposed to that obtained for *D. starmeri* ($P_{\lambda, \text{wik}} = 0.0004$). This same test determined that in the three species of the *martensis* cluster, the genitalia of the males demonstrated significant differences ($P_{\lambda, \text{wik}} = 4.23E-163$). These results are evidence that each species in the *martensis* cluster maintains its taxonomic identity in the analysis. Likewise, when comparing each species of the cluster with *D. aldrichi*, another species of the *repleta* group collected in Tatacoa and belonging to the *mulleri* cluster, it was found that the data of *D. martensis* appeared to be superimposed over those of *D. aldrichi*, which would show the existence of a closer phylogenetic relation among these two species, than between *D. martensis* and others of the same cluster.

Key words: Allopatric speciation. Morphological variability. Geometric morphometrics. Siblings.

Introducción

El grupo *repleta* de amplia distribución en el Neotrópico es uno de los más grandes y más estudiados del género *Drosophila* (Etges *et al.* 2001; Mafla 2005). Los procesos evolutivos del grupo *repleta* y el conglomerado *martensis* en Colombia, han sido evaluados desde diferentes ángulos, que permiten visualizar la posible formación de razas geográficas y eventos de divergencia entre las especies, es así como se ha planteado que las poblaciones colombianas de la Costa Norte y el desierto de la Tatacoa de *Drosophila martensis* Wasserman & Wilson, 1957, *D. starmeri* Wasserman & Koepfer, 1973 y *D. uniseta* Wasserman & Koepfer, 1973, manifiestan divergen-

cias morfológicas y reproductivas (Álvarez *et al.* 1989; Rojas 2001; Pérez 2002; Prieto 2008) y a nivel cromosómico y molecular la existencia de polimorfismos (De Polanco 1998; Prada *et al.* 2003; Ordóñez *et al.* 2004).

Frecuentemente la prueba de muchas hipótesis evolutivas requiere análisis de patrones morfológicos (Sota y Kubota 1998; Adams *et al.* 2002), pues es claro que el resultado final de todo el proceso evolutivo vivido por las especies puede reflejarse en la diversidad fenotípica, particularmente de caracteres de rápida evolución como el aedeago. De tal manera, la variación morfológica es uno de los criterios básicos para evaluar el avance de procesos como la formación de razas geográficas y la divergencia entre las especies, aún más si se pre-

¹ Autor para correspondencia: Ph. D. Genética. Lab. de Citogenética, Fac. de Ciencias, Universidad del Tolima. Cll. 42 -Cra. 4 Santa Helena. Ibagué, Colombia. mmpol@lycos.com.

² M. Sc. Biología. Departamento de Biología. Universidad de Nariño. Ciudadela Universitaria, sede Torobajo. Tel: 7311449 ext. 263. San Juan de Pasto, Colombia. bioprieto@yahoo.es.

³ M. Sc. Biología. Instituto de Genética. Universidad de los Andes. Cra. 1 No. 18^a-10. Bogotá, Colombia.

⁴ M. Sc. Biología. Programa de Ingeniería Forestal. Universidad del Tolima. Cll. 42 Cra. 4 Santa Helena. Ibagué, Colombia. lozanobotache@hotmail.com.

⁵ M. Sc. Biología. Instituto de Genética. Universidad de los Andes. Cra. 1 No. 18^a - 10. Bogotá, Colombia. marordon@uniandes.edu.co.

sentan poblaciones aisladas en ecosistemas diferentes. Existe entonces una gran relación entre la variación de las características morfológicas y los procesos evolutivos particulares en las especies; por tal razón se consideró pertinente el análisis morfométrico del aedeago con el fin de evaluar estos aspectos en las poblaciones colombianas del conglomerado *martensis*. Para esto, la morfometría provee las técnicas que permiten cuantificar dicha variación y separar los componentes genético y ambiental del carácter examinado (Rohlf y Marcus 1993; Castañeda 2000; Jaramillo 2000; Jaramillo y Dujardin 2003). En este contexto en el presente trabajo se involucró el análisis de la forma del aedeago a través del análisis elíptico de Fourier de las especies *D. martensis*, *D. uniseta* y *D. starmeri* recolectadas en Riohacha y Santa Marta en la Costa Norte y el desierto de la Tatacoa (Huila) y *D. aldrichi* Patterson & Crown, 1940, recolectada solo en Tatacoa.

Materiales y Métodos

Se utilizaron machos recolectados en Camarones, Riohacha (12°28'N y 10°23'W, 71°06' y 63°W), y Santa Marta en la costa norte (11°15'N y 74°13'W) y en Rosalía en el desierto de la Tatacoa (3°N y 75°13'W) (Fig. 1), de las especies *D. martensis*, *D. starmeri*, *D. uniseta* y *D. aldrichi* (25 individuos por cada población y especie). Las recolecciones se realizaron en noviembre y diciembre del 2004 utilizando trampas con frutas fermentadas. Los adultos recolectados fueron sexados inmediatamente y se colocaron en grupos de máximo 15 individuos en frascos con medio de cultivo, modificado del de Sans de la Rosa *et al.* (1987). El establecimiento de un cepario se hizo necesario debido a la dificultad que presenta la determinación de los organismos en campo, en consecuencia de su carácter

de especies sinmórficas, así mismo, la plasticidad fenotípica propia de los organismos, tendrá un menor efecto sobre las diferencias morfológicas, como resultado de un ambiente de laboratorio uniforme. Como base para la determinación de las especies, se tomaron las descripciones morfológicas de Wasserman y Wilson (1957), Strickberger (1962), Vilela (1983) y De Polanco (1998).

Se dejaron machos adultos inmersos en KOH 1N durante seis días y posteriormente, se guardaron en frascos con alcohol (Brower 1996a, 1996b). El abdomen se diseccionó directamente en una gota de KOH y las estructuras quitinosas (*aedeagus* e *hypopygium*) se limpiaron en un estereoscopio e inmediatamente se llevaron al microscopio y se fotografiaron con cámara digital con objetivo de 40X.

El método geométrico utilizado en este trabajo, Series de Fourier elípticas, ha sido probado en otras investigaciones que involucran la genitalia de los machos, para tratar de evidenciar tipos de selección sexual postcopulatoria y herencia aditiva en caracteres cuantitativos (Liu *et al.* 1996; Laurie *et al.* 1997) se basa en la toma de coordenadas del contorno de la estructura a analizar "Outlines" y en el ajuste de los puntos con la función matemática de la ecuación:

$$f(\theta) = A_0 + \sum_{n=1}^N a_n \cos n\theta + \sum_{n=1}^N b_n \sin n\theta$$

Esta ecuación reproduce gráficamente la forma de la imagen de la estructura originalmente digitalizada, luego de varias repeticiones. Las curvas se comparan, usando los coeficientes que representan la forma en una matriz comprendida por las variables producto de las repeticiones en las armónicas, en un análisis multivariado (Adams *et al.* 2002; Galindo 2004). El método utiliza la forma del aedeago conservando su relación geométrica a lo largo del análisis como una configuración de datos en un espacio invariante con respecto a los efectos de la rotación, la escala y el desplazamiento de la estructura, tomando en cuenta la información proveniente de las relaciones espaciales entre las variables, en este caso las coordenadas que definen la forma (Lestrel 1997; Rohlf 1999; Adams *et al.* 2002).

Para este análisis se utilizaron los programas ACDSsee 5.0 (copyright 2003 ACD, Systems Ltd.) para dibujar sobre la fotografía, TPSdig para convertir los puntos del dibujo a coordenadas TPS - EFA para hacer el paso de los datos a EFAWIN, EFAWIN para las series de Fourier elípticas (Laurie *et al.* 1997), Efa-estadística para convertir los datos de EFAWIN a matrices de extensión .TXT que pueden ser trabajadas desde Excel, Excel para construir las matrices, PAST 1.22 (copyright Hammer *et al.* 2001), para los análisis multivariados y Notepad para transcribir datos. Los programas de la serie TPS y EFA WIN se encuentran disponibles en <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>>.

Resultados y Discusión

Los individuos analizados presentaron una amplia variación inter-específica en la forma del aedeago, mostrando una forma particular en cada especie (Fig. 2). Las tres especies del conglomerado *martensis* mantienen su identidad taxonómica, manifestando diferencias estadísticas entre si en el carácter utilizado. Esto se refleja en el análisis canónico discriminante



Figura 1. Mapa de Colombia y la ubicación de las tres zonas de muestreo.

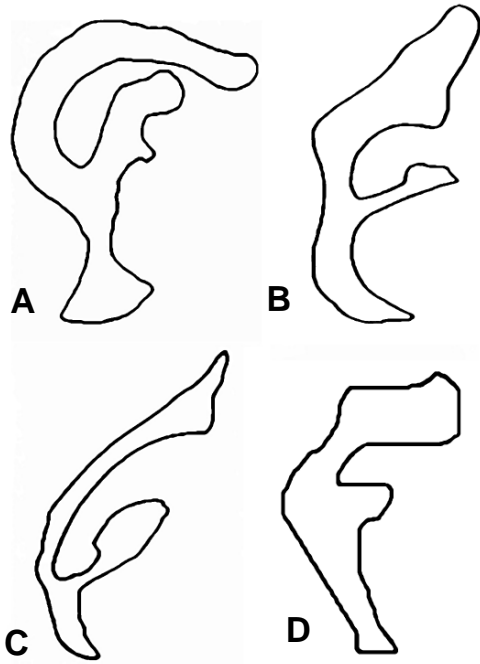


Figura 2. Contorno digitalizado del aedeago a partir de imágenes digitales de 400X: **A.** *D. starmeri*. **B.** *D. martensis*. **C.** *D. aldrichi*. **D.** *D. uniseta*.

(CVA), entre las cuatro especies presentes en la Tatacoa: *D. martensis*, *D. uniseta*, *D. aldrichi* y *D. starmeri* (Fig. 3), el cual mostró diferencias entre las especies ($P_{\lambda \text{ wilk}} = 7,516E-83$, $P_{\lambda \text{ wilk}} = 1,357E-41$), al igual que el CVA entre *Drosophila aldrichi* y las tres especies provenientes de Camarones ($P_{\lambda \text{ wilk}} = 3,286E-63$, $P_{\lambda \text{ wilk}} = 2,189E-30$) (Fig. 4).

Hubo diferencias estadísticas entre *D. aldrichi* y las dos especies de Santa Marta ($P_{\lambda \text{ wilk}} = 4,2E-29$, $P_{\lambda \text{ wilk}} = 1,052E-9$) (Fig. 5), con lo que se puede atribuir la condición de carácter diagnóstico de especie al aedeago de los machos. El CVA entre las nueve agrupaciones muestra diferencias significativas entre las poblaciones y entre las especies ($P < 0,05$) en Wilk $4.23e^{-163}$. Las gráficas señalan la gran similitud entre *D. martensis* y *D. aldrichi*, al ser comparadas en todas las poblaciones y confirman las diferencias entre estas dos especies y *D. uniseta* y *D. starmeri* (Fig. 6).

El CVA entre las tres poblaciones de *Drosophila martensis*: Tatacoa, Camarones y Santa Marta no mostró diferencias significativas entre las poblaciones ($P_{\lambda \text{ wilk}} = 0,1816$, $P_{\lambda \text{ wilk}} = 0,1652$), lo que indica que para esta especie no hay evidencia de formación de razas, aunque si se empieza a notar una clara distribución de polimorfismos, propios de cada una de las tres poblaciones. La misma prueba en *D. starmeri* para Tatacoa, Camarones y Santa Marta, permitió establecer diferencias significativas ($P < 0,05$), $0,0004799$ en Wilk, lo cual apoya la hipótesis de formación de razas geográficas. Aunque no hay una total separación de grupos, pues aún se observan traslapes, la diferenciación es más clara que en *D. martensis*. Las dos poblaciones de *D. uniseta*: Tatacoa y Camarones, parecen estar en el límite del valor significativo ($P_{\lambda \text{ wilk}} = 0,05079$, $P_{\lambda \text{ wilk}} = 0,04878$) aunque empieza a notarse una clara diferenciación de polimorfismos propios de cada una de las poblaciones, en las zonas no traslapadas.

Del análisis del contorno de los aedeagos se evidencia la formación de razas geográficas en *D. starmeri* tendiendo en

cuenta que la variación morfológica es un reflejo de la diferente arquitectura genética y de los procesos microevolutivos asociados con las condiciones ecológicas que pueden ser particulares. Precisamente en este caso se compararon poblaciones en ecosistemas totalmente diferentes como lo son poblaciones costeras en el caso de Riohacha y Santa Marta con una diversidad más baja de especies cactáceas y la población del desierto de la Tatacoa en donde las condiciones edáficas y la vegetación cactácea es más diversa. La variación encontrada en el contorno del aedeago de *D. starmeri* puede ser el resultado de procesos estocásticos o de la acción de la selección natural, sin embargo, antes de determinar cual de estos mecanismos es el responsable de la variación inter-poblacional en esta especie, es patente que la existencia de variación propia en cada población sustentada en cualquiera de las dos hipótesis y en la imposibilidad de ser compartida por el aislamiento geográfico se ajusta a las primeras etapas del modelo de especiación alopátrica el cual incluye la formación de razas geográficas.

En *D. uniseta* se empiezan a definir polimorfismos propios de cada población al observarse la formación de al menos dos grupos de individuos dentro de cada población. *D. martensis* y *D. aldrichi* se sobrepone totalmente como si fueran la misma especie, pero se diferencian perfectamente de *D. starmeri* y *D. uniseta*. La alta similitud en la forma del aedeago entre *D. aldrichi* y *D. martensis* es muy interesante bajo el

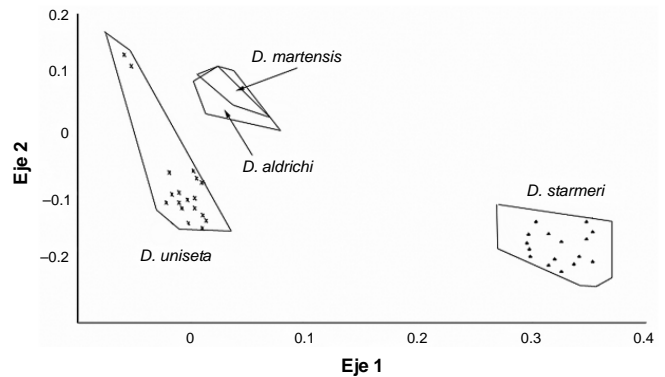


Figura 3. Ordenamiento de los ejes canónicos luego del análisis discriminante, para la forma del aedeago a través del método "outlines" en las cuatro especies de Tatacoa.

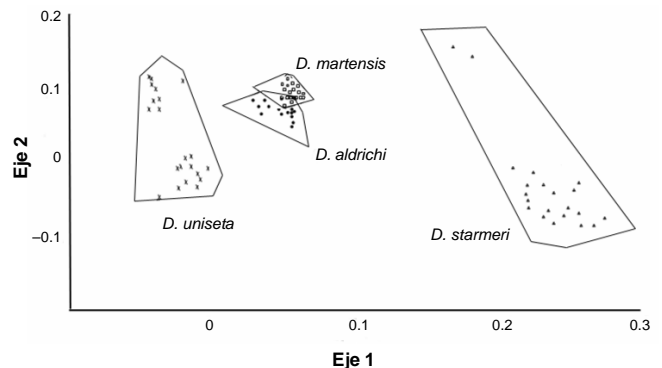


Figura 4. Ordenamiento de los ejes canónicos luego del análisis discriminante, para la forma del aedeago a través del método "outlines" entre *Drosophila aldrichi* y las tres especies de Camarones: *D. uniseta*, *D. starmeri* y *D. martensis*.

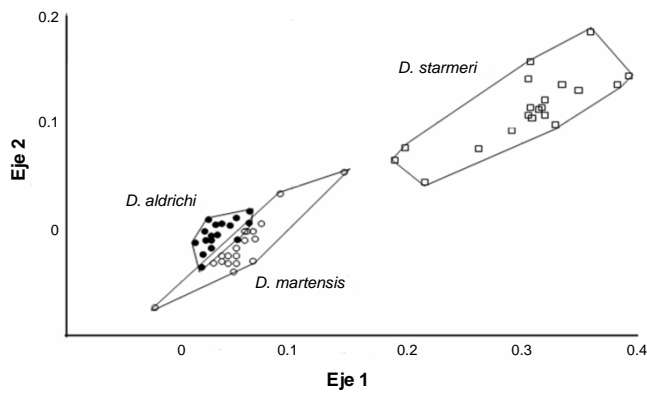


Figura 5. Ordenamiento de los ejes canónicos luego del análisis discriminante, para la forma del aedeago a través del método "outlines" entre *Drosophila aldrichi* y las dos especies de Santa Marta (*D. starmeri*, *D. martensis*).

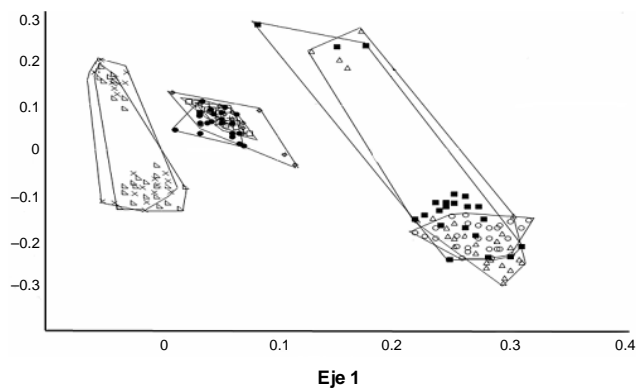


Figura 6. Ordenamiento de los ejes canónicos luego del análisis discriminante, para la forma del aedeago a través del método "outlines" entre las nueve agrupaciones: *D. aldrichi* (●), *D. starmeri* Sta. Marta (■), *D. martensis* Sta. Marta (⊕), *D. uniseta* Camarones (x), *D. starmeri* Camarones; *D. martensis* Camarones; *D. uniseta* Tatacoa (△), *D. starmeri* Tatacoa; MT= *D. martensis* Tatacoa. *Drosophila aldrichi* (●) y las tres especies de Camarones: *D. uniseta* (x), *D. starmeri* (Δ) y *D. martensis* (□).

contexto planteado por Wasserman y Ruiz (1993), quienes definen a *D. aldrichi* no como una única especie sino como una categoría "mixed bag" o ensalada de formas homogéneas, pudiendo ser un grupo de especies crípticas al determinarlas por simple inspección, solo distinguibles por pruebas de apareamiento, lo que plantea que se debe hacer un estudio sistemático de su morfología y reproducción, no solo para determinar la naturaleza de la categoría "*D. aldrichi*" si no también para entender la evolución de las especies de su conglomerado y la relación con las del conglomerado *martensis*, particularmente con *D. martensis*.

La evolución requiere la sucesión de una serie de hechos que generalmente se hallan distribuidos en un periodo considerable por lo que resulta difícil determinar todos y cada uno de estos. A pesar de esto, es claro con estos resultados que la forma del eadeago puede constituirse en un carácter clave en el esclarecimiento del proceso evolutivo del grupo *repleta* de modo que con el modelo biológico utilizado se han encontrado evidencias de este fenómeno que en teoría resulta abstracto. Así mismo, es una herramienta fundamental en la resolu-

ción de el problema taxonómico de las especies sinmorficas o crípticas de dicho grupo.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Comité Central de Investigaciones de la Universidad del Tolima por la financiación del trabajo.

Literatura citada

- ADAMS, D. C.; ROHLF, F. J.; SLICE, D. E. 2002. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'Revolution'. Italian Journal of Zoology. Special issue of the workshop in Rome.
- ÁLVAREZ, D. IANNINI; CÁRDENAS, H.; HOENIGSBERG, H. F. 1989. Population Genetics in the American Tropics XXXIX: Asymmetry as a divergence factor in demes of *Drosophila pseudoobscura* in the cundiboyacense altiplano of Colombia. *Evolución Biológica* 3: 269-311.
- BROWER, A.V. Z. 1996a. Parallel RACE formation and the evolutionary of mimicry in *Heliconius* butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Evolution* 50 (1): 195-221.
- BROWER, A.V. Z. 1996b. A new mimetic species of *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae), from southeastern Colombia, revealed by cladistic analysis of mitochondrial DNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 116: 317-332.
- CASTAÑEDA, H. C. 2000. Análisis morfológico comparativo en *Drosophila starmeri* de las poblaciones de Camarones (Guajira), Santa Marta (Magdalena) y Tatacoa (Desierto de la Tatacoa, Huila). Bogotá. Tesis Maestría. Universidad de los Andes, Instituto de Genética.
- DE POLANCO, M. M. E. 1998. Estudios cromosómicos comparados de *Drosophila repleta* (Cepa Siboney, Cuba) vs. *Drosophila repleta* (Wharton 1942) y *Drosophila martensis* (Valledupar, Barrancas y Riohacha), Tesis doctoral, Universidad de los Andes.
- ETGES, J. W.; ARMELLA, A. M.; O'GRADY, P.M.; HEED, B. W. 2001. Two new species of *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) in the replete group from Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 94 (1): 16-20.
- GALINDO, L. F. 2004. Evaluación del estatus sistemático de *Heliconius tristero* Brower (Lepidoptera: Nymphalidae): datos morfométricos, observaciones ecológicas y experimentos de cruces genéticos. Tesis de Maestría en Biología, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
- HAMMER, O.; HARPER, D.; RYAN, P. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología electrónica* 4 (1): 9.
- JARAMILLO, N. 2000. Caracterización en tamaño y forma de los caracteres métricos y su interés en los estudios poblacionales aplicados a los *Triatominae*. Universidad de Antioquia, Tesis de doctorado en Ciencias Básicas Biomédicas, Medellín.
- JARAMILLO, N.; DUJARDIN, J. P. 2003. Análisis morfométrico: Significado biológico del tamaño y la conformación. pp. 151-166. In: Guhl, F.; Schofield, C. J. (eds.). *Proceedings Fourth International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae, Cartagena de Indias (ECLAT 4)*. CIMPAT, Universidad de los Andes, Corcas Editores Ltda., Bogotá, Colombia.
- LAURIE, C.; TRUE, J. R.; LIU, J.; MERCER, J. M. 1997. An introgression analysis of quantitative trait loci that contribute to a morphological difference between *Drosophila simulans* and *D. mauritiana*. *Genetics* 145: 339-348.
- LESTREL, P. (ed.) 1997. *Fourier descriptors and their applications in Biology*. Cambridge Univ. Press. 466 p.
- LIU, J.; MERCER, J. M.; STAM, L.; GIBSON, G.; ZENG, Z.; LAURIE, C. 1996. Genetic analysis of a morphological shape difference in the male genitalia of *Drosophila simulans* and *D. mauritiana*. *Genetics* 142: 1129-1145.

- MAFLA, A. 2005. Ciclos de vida y componentes de la aptitud de *Drosophila inca* y *D. yangana* (Diptera, Drosophilidae). *Iheringia Série Zoológica* 95 (1): 89-91.
- ORDÓÑEZ, M.; ARENAS, A.; BETANCOURT, L. A.; DE POLANCO, M. M. 2004. Análisis electroforético de las relaciones evolutivas en las especies de *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) del enjambre *martensis*: *D. martensis*, *D. starmeri* y *D. uniseta*. *Revista Colombiana de Entomología* 30 (1): 65-74.
- PÉREZ, C. 2002. Selección sexual y cortejo entre poblaciones colombianas de *Drosophila starmeri*. Trabajo de Grado (Biólogo). Universidad de los Andes. Instituto de Genética. 97 p.
- PRADA, C. F.; De POLANCO, E. M.; ORDÓÑEZ, M. 2003. Citogenética de *Drosophila starmeri* (Diptera: Drosophilidae) de dos ecosistemas áridos aislados colombianos. *Revista Colombiana de Entomología* 29 (1): 83-88.
- PRIETO, R. 2008. Análisis morfométrico de cuatro especies del grupo *repleta*: *D. martensis*, *D. starmeri*, *D. uniseta* y *D. aldrichi* de dos ecosistemas semiáridos, desierto de la Tatacoa y costa norte colombiana. Tesis de Maestría. Universidad del Tolima. 110 p.
- ROHLF, F. J. 1999. Shape statistics: procrustes superimposition and tangent spaces. *Journal of Classification* 16: 197-223.
- ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in ecology and evolution* 8 (4): 129-132.
- ROJAS, M. A. P. 2001. Análisis del aislamiento reproductivo en las especies cactofílicas del enjambre *martensis*, en dos regiones Colombianas (Costa Norte y Desierto de la Tatacoa). Bogotá. Tesis Maestría. Universidad de los Andes, Instituto de Genética. 105 p.
- SANS DE LA ROSA, M.; MORENO-ROSSI, A.; BUSTOS, E. 1987. Nuevo medio de cultivo para las especies de *Drosophila starmeri*, *Drosophila uniseta*, *Drosophila martensis*, y *Drosophila venezolana* del grupo *repleta* del enjambre *martensis*, recientemente colectadas en los desiertos de la Guajira Colombiana. *Evolución Biológica* 2: 305-306.
- SOTA, T.; KUBOTA, K. 1998. Genital lock and key as a selective agent against hybridization. *Evolution* 52 (5): 1507-1513.
- STRICKBERGER, M. N. 1962. Experiments in genetics with *Drosophila*. John Wiley; New York. 345 p.
- VILELA, R. C. A. 1983. Revision of the *Drosophila repleta* species group (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomología* 27 (1): 78-81.
- WASSERMAN, M.; KOEPFER, H. R. 1973. Cytogenetics of the South American *Drosophila mulleri* complex: the *martensis* cluster, more interespecific shaving of inversions. *Genetics* 93: 935-946.
- WASSERMAN, M.; RUIZ, A. 1993. Evolutionary cytogenetics of the *Drosophila buzzatii* species complex. *Heredity* 70: 582-596.
- WASSERMAN, M.; WILSON, F. D. 1957. Further studies on the *repleta* group. *University of Texas Publications* 5721: 132-156.

Recibido: 7-abr-2007 • Aceptado: 21-mar-2008