

**EFFECTO QUE TIENE LA ELECCIÓN DE SUSTRATO ENRIQUECIDO CON
CACTUS EN LA TASA DE OVIPOSICIÓN DE *Drosophila uniset* Y EN LA
SOBREVIVENCIA DE SUS DISTINTAS ETAPAS DEL DESARROLLO**

JUAN ANDRES ALDANA TORRES

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
BOGOTÁ, D.C.**

2007

**EFFECTO QUE TIENE LA ELECCIÓN DE SUSTRATO ENRIQUECIDO CON
CACTUS EN LA TASA DE OVIPOSICIÓN DE *Drosophila uniset* Y EN LA
SOBREVIVENCIA DE SUS DISTINTAS ETAPAS DEL DESARROLLO**

JUAN ANDRÉS ALDANA TORRES

**Tesis de Grado presentada para optar el título de
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Director
MARINA ORDÓÑEZ VARELA
M.Sc. Genética de Poblaciones**

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
BOGOTÁ, D.C.**

2007

Nota de Aceptación

Adolfo Amézquita (Presidente del Jurado)

Orlando Martínez (Jurado)

Magdalena De Polanco (Jurado)

Bogotá, D.C. 31 de julio de 2007

*Es más que evolución lo que busca el ser humano
a través del conocimiento....*

Y son más que genes el legado a heredar...

*Dedicado a todas aquellas personas
que más allá del mundo material y abstracto
tienen la capacidad de trascender.*

A mi madre Ana Rita y a mi novia Yamile.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus más sinceros agradecimientos a: Marina Ordóñez Varela, Directora de la presente Tesis, M.Sc. Genética de Poblaciones; Mauricio Linares, Director de Instituto de Genética de Poblaciones y del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Los Andes; Orlando Martínez, docente, Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Los Andes, Magdalena de Polanco, Directora del Programa de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad del Tolima; Luz Angela Betancourt, M.Sc. Evolución y Filogeografía, Universidad de Los Andes; Cielo Rocío de Oro, secretaria, Instituto de Genética de Poblaciones, Universidad de Los Andes; Emigdio Guiza, auxiliar de laboratorio, Universidad de Los Andes; Luz Marina Pedraza, auxiliar de Laboratorio, Universidad de Los Andes, Laura Nataly Afanador, estudiante de Biología y Microbiología, Universidad de Los Andes; Claudia Rosales, estudiante de Biología, Universidad de Los Andes

Al Instituto de Genética de Poblaciones de la Universidad de Los Andes.

Al Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Los Andes.

A la Universidad de Los Andes.

De manera muy especial a mi madre Ana Rita y a mi novia Yamile por su apoyo en todo momento.

A los estudiantes de pregrado que hicieron parte de la clase Laboratorio de Genética.

Y a todos aquellos amigos, compañeros, conocidos y demás, sin cuya infraestructura, esta Tesis no hubiera llegado a feliz termino.

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN	1
MARCO TEÓRICO	3
NICHOS ECOLÓGICOS	4
AISLAMIENTO POR HÁBITAT	6
MODELO BIOLÓGICO: <i>D. uniseta</i>	8
ESPECIES DE CACTUS ASOCIADAS AL HÁBITAT DE <i>D. uniseta</i> EN COLOMBIA	10
<i>Lemaireocereus griseus</i>	10
<i>Acanthocereus pitajaya</i>	11
<i>Opuntia wentiana</i>	12
<i>Melocactus communis</i>	13
PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA	15
OBJETIVOS	16
GENERAL	16
ESPECÍFICOS	16
HIPÓTESIS DE TRABAJO	17
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Colectas	18
Recolección de los individuos de <i>D. uniseta</i>	19
Recolección de las muestras de cactus y preparación de los extractos	20

Obtención de individuos vírgenes	20
DISEÑO EXPERIMENTAL	20
Métodos estadísticos	22
RESULTADOS	23
Experimento I	23
1.1. Etapa 1.	23
1.2. Etapa 2.	27
Experimento II	30
2.1. Etapa 1.	31
2.2. Etapa 2.	33
DISCUSIÓN	36
CONCLUSIONES	42
PERSPECTIVAS A FUTURO	43
BIBLIOGRAFÍA	44
ANEXOS	51
Anexo 1.	52
Anexo 2.	54
Anexo 3.	56
Anexo 4.	59
Anexo 5.	62
Anexo 6.	64
Anexo 7.	66

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 1. Porcentaje de individuos de <i>D. uniseta</i> , de las especies acompañantes y cantidad observada de cactus, en los sitios de muestreo del presente estudio.	23
Tabla No. 2. Análisis de Varianza para los datos de la primera parte del experimento I.	24
Tabla No. 3. Análisis de Varianza para los datos de la segunda parte del experimento I.	28
Tabla No. 4a. Análisis de Varianza para los datos de la primera etapa del experimento II, Camarones.	31
Tabla No. 4b. Análisis de Varianza para los datos de la primera etapa del experimento II, Hoyos 1 y 2.	31
Tabla No. 5a. Análisis de Varianza para los datos de la etapa 2 del experimento II, Camarones.	34
Tabla No. 5b. Análisis de Varianza para los datos de la etapa 2 del experimento II, Hoyos 1 y 2.	34

LISTA DE CUADROS

	pág.
Cuadro 1. Grupos homogéneos para la frecuencia de oviposición y para el porcentaje de emergencia de larvas y adultos, en la etapa 1 del experimento I.	25
Cuadro 2 Grupos homogéneos para individuos adultos que completaron su ciclo vital en el experimento I, parte 1.	27
Cuadro 3. Grupos homogéneos para los datos de oviposición , emergencia de larvas, individuos que puparon y adultos que emergieron en la etapa 2 del experimento I.	29
Cuadro 4. Grupos homogéneos para individuos adultos que completaron su ciclo vital en el experimento I, parte 2.	30
Cuadro 5. Grupos homogéneos para los datos de oviposición de las poblaciones de Hoyos en el experimento II, parte 1.	32
Cuadro 6. Grupos homogéneos para los datos de oviposición de las poblaciones de Hoyos y de la población de Camarones en el experimento II, parte 2.	34

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. <i>D. uniseta</i> en vista lateral.	9
Figura 2. Genitalia del macho de <i>D. uniseta</i> .	9
Figura 3. <i>Lemaireocereus griseus</i> .	11
Figura 4. <i>Acanthocereus pitajaya</i> .	12
Figura 5. <i>Opuntia wentiana</i> .	13
Figura 6. <i>Melocactus communis</i> .	13
Figura 7. Aspecto general del hábitat de la localidad Hoyos 1.	18
Figura 8. Aspecto general del hábitat de la localidad Hoyos 2.	19
Figura 9. Aspecto general del hábitat de la localidad Camarones.	19
Figura 10. Cajas de promedios de oviposición en la etapa 1 del experimento I.	26
Figura 11. Cajas de promedios de supervivencia de huevo a adulto en la etapa 1 del experimento I.	26
Figura 12. Cajas de promedios de oviposición de la etapa 2 del experimento I	28
Figura 13. Cajas de promedios de supervivencia de huevo a adulto de la etapa 2 del experimento I.	30
Figura 14. Cajas de promedios de oviposición en la etapa 1 del experimento II.	32
Figura 15. Cajas de promedios de supervivencia de huevo a adulto en la etapa 1 del experimento II.	33
Figura 16. Cajas de promedios de oviposición en la etapa 2 del experimento II.	35
Figura 17. Cajas de promedios de supervivencia larval en la etapa 2 del experimento II.	35

LISTA DE ANEXOS

	pág.
Anexo 1. Datos transformados sin procesar, de la primera etapa del experimento I.	52
Anexo 2. Datos transformados sin procesar, de la segunda etapa del experimento I.	54
Anexo 3. Datos transformados sin procesar, de la primera etapa del experimento II.	56
Anexo 4. Datos transformados sin procesar, de la etapa 2 del experimento II	59
Anexo 5. Cajas de promedios de larvas, pupas y adultos en la etapa 1 del experimento I.	62
Anexo 6. Cajas de promedios de larvas, pupas y adultos en la etapa 2 del experimento I.	64
Anexo 7. Cajas de promedios de larvas, pupas y adultos en la etapa 1 del experimento II.	66

ABREVIATURAS

<i>A. pitajaya</i>	<i>Acanthocereus pitajaya</i> (n.v. pitaya).
<i>ADH-1</i>	Gen Alcohol Deshidrogenasa 1
<i>ADH-2</i>	Gen Alcohol Deshidrogenasa 2
<i>D. aldrichi</i>	<i>Drosophila aldrichi</i>
<i>D. buzzatii</i>	<i>Drosophila buzzatii</i>
<i>D. gouveai</i>	<i>Drosophila gouveai</i>
<i>D. longicornis</i>	<i>Drosophila longicornis</i>
<i>D. martensis</i>	<i>Drosophila martensis</i>
<i>D. melanogaster</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>
<i>D. meridiana</i>	<i>Drosophila meridiana</i>
<i>D. mettleri</i>	<i>Drosophila mettleri</i>
<i>D. mojavensis</i>	<i>Drosophila mojavensis</i>
<i>D. mulleri</i>	<i>Drosophila mulleri</i>
<i>D. nigrospiracula</i>	<i>Drosophila nigrospiracula</i>
<i>D. pachea</i>	<i>Drosophila pachea</i>
<i>D. repleta</i>	<i>Drosophila repleta</i>
<i>D. sechellia</i>	<i>Drosophila sechellia</i> .
<i>D. simulans</i>	<i>Drosophila simulans</i>
<i>D. spenceri</i>	<i>Drosophila spenceri</i>
<i>D. starmeri</i>	<i>Drosophila starmeri</i>
<i>D. tripunctata</i>	<i>Drosophila tripunctata</i>
<i>D. uniseta</i>	<i>Drosophila uniseta</i> .
<i>D. venezolana</i>	<i>Drosophila venezolana</i>
<i>L. griseus</i>	<i>Lemaireocereus griseus</i> (n.v. cardón).
<i>M. citrifolia</i>	<i>Morinda citrifolia</i>
<i>M. communis</i>	<i>Melocactus communis</i> (n.v. cabeza de negro).

O. wentiana

O. wilcoxii

Z. indianus

Opuntia wentiana Britton & Rose. (n.v. raqueta).

Opuntia wilcoxii

Zaprionus indianus

RESUMEN

El fenómeno de la preferencia de nicho trófico es común en muchas especies de *Drosophila*, especialmente en las cactofílicas; *Drosophila uniseta*, perteneciente al enjambre *martensis*, del grupo *repleta*, es una de estas especies. Reportada en la literatura como monófaga, a *D. uniseta* se la ha referenciado en cactáceas del tipo de *Lemaireocereus griseus*, propias de su entorno. Con miras a comprobar la restricción de nicho, atribuida a la especie, en este estudio se buscó determinar la estrategia de oviposición de tres cepas colombianas, una de ellas proveniente de la Costa Norte (Guajira) y las otras dos del Desierto de la Tataco (Huila). Se analizó la preferencia de cada cepa frente a cinco medios de maíz, cuatro de ellos enriquecidos con extracto de los cactus propios de la región: *L. griseus*, *M. communis*, *O. wentiana* y *A. pitajaya*, el quinto es un medio de básico de control, sin cactus. La preferencia se midió contando el número de huevos. Adicionalmente, se evaluó la supervivencia de las distintas etapas del desarrollo.

Haciendo los cruces directo y recíproco, entre las cepas alopátricas, se obtuvo una F_1 , que permitió hacer una evaluación comparativa de los datos. Los resultados mostraron que, bajo las condiciones experimentales de este trabajo, *D. uniseta* presenta preferencias en la elección por un cactus hospedero, pero no es monófaga, lo cual se sustenta en que los análisis arrojaron una respuesta diferencial en la escogencia de sustrato para la oviposición. La cepa de la Costa Norte eligió preferencialmente el medio enriquecido con *L. griseus*, mientras que las dos del Desierto de la Tatacoa ovipositaron más eficientemente en el medio enriquecido con *M. communis*. La F_1 de los cruces alopátricos mostró una escogencia simétrica, de 1:1 entre *M. communis* y *L. griseus*, lo cual podría estar reflejando las bases genéticas de la selección de nicho, aunque esto último tendría que ser confirmado experimentalmente con nuevas investigaciones.

La eficiencia en el uso del sustrato, mostrada por las diferentes cepas, en la escogencia de medio para la oviposición, varía durante las diferentes etapas del desarrollo, en los medios de cultivo ofertados; la sobrevivencia de huevo a larva fue la etapa del desarrollo que resultó más afectada. En la cepa de la Costa Norte las larvas sobreviven mejor en el medio enriquecido con *O. wentiana*, mientras que las larvas de la otra localidad se siguen desarrollando mejor en *M. communis*. Los cactus elegidos preferencialmente, son los más abundantes en cada una de las localidades, lo cual podría ser interpretado como el reflejo de una posible diferenciación de nichos, que involucre diferentes estrategias ecológicas.

Palabras clave: *Drosophila uniseta*, enjambre *martensis*, escogencia preferencial, medio de cultivo, oviposición, nicho, *Lemaireocereus griseus*, *Acanthocerus pitajaya*, *Melocactus communis*, *Opuntia wentiana*.

INTRODUCCIÓN

La preferencia de nicho es quizás uno de los fenómenos más interesantes de estudiar. Sin embargo, este también es uno de los temas más complejos de investigar dada la dificultad que representa su demostración (Coyne & Orr 2004:183). De hecho, a la preferencia de nicho no se le ha puesto tanta atención como sí ha ocurrido con otras áreas del estudio de la evolución (Rundle & Nosil 2005, Coyne & Orr 2004:183). Fenómenos como la elección de un lugar con base a su temperatura (Petruzzi *et al.*, 2006), la aceptación de sitio de oviposición por una especie (Srivastava & Singh, 1993) y la selectividad trófica (Jaenike, 1986), entre otros, hacen parte de la preferencia de nicho al incluir factores de elección y estar relacionados con el quehacer de la especie en su hábitat.

La forma más simple de estudiar el problema de la especificidad de nicho es mediante la medición del aislamiento por hábitat que se presenta entre poblaciones o especies (Coyne & Orr, 2004:182). Algunas especies neotropicales de *Drosophila* muestran preferencia de hospedero, como es el caso de las norteamericanas *D. pachea*, *D. nigrospiracula* y *D. mettleri* (Ruiz & Heed, 1988). En el caso de Latinoamérica, el grupo *repleta* es uno de los más adecuados para el estudio de la preferencia de nicho trófico a través de la medición de su selectividad de hábitat. Esto se debe a la relación *Drosophila*-levadura-cactus que estas tienen, mediada por la disponibilidad de metabolitos secundarios producidos por las segundas, asociadas a los hospederos (R'Kha *et al.* 1991, Fontdevila 1982, Starmer 1982).

Un modelo apropiado para realizar estudios de especificidad de nicho lo presentan algunas especies cactofílicas de *Drosophila*, como es el caso de *D. uniseta*, que hace parte del enjambre *martensis* (grupo *repleta*). Esta especie se presume que presenta especificidad de nicho trófico (Sánchez 1987, Fontdevila 1982, Benado *et al.* 1979), explota principalmente *Lemaireocereus griseus* (Sánchez 1987, Fontdevila 1982, Benado *et al.* 1979), y se ha

detectado en baja frecuencia en *Cereus repandus* (Montaño 1987, Fontdevila 1982) y muy rara vez otros cactus. Sin embargo, no hay evidencia experimental hasta del momento que realmente ratifiquen la presunta monofagia que se le ha atribuido. Por lo tanto, esta investigación pretendió dilucidar experimentalmente si *D. uniseta* presenta escogencia de hábitat, medido a través de la elección de sitio de oviposición y su efecto en la supervivencia de cada uno de los estadios del desarrollo (huevo, larva, pupa y adulto) en las poblaciones naturales de Camarones (Guajira) y Hoyos 1 y 2 (Desierto de la Tatacoa, Huila).

MARCO TEORICO

La palabra evolución proviene del latín *evolvere* (desenvolver, desenrollar) que significa cambio (Futuyma, 1998:4), concepto que fue introducido en el siglo XIX por Charles Darwin en su obra “El Origen de las Especies” para describir la naturaleza dinámica de los procesos que originan la biodiversidad (Mora 2004, Futuyma 1998:21).

Son muchos los temas que abarca la evolución, desde fenómenos poblacionales (Mustonen & Lässig 2005, Pfeiler *et al.* 2005, Kern *et al.* 2004, Matzkin 2004, Lazzaro & Clark 2003, Kruuk *et al.* 2000, entre otros), pasando por estudios filogeográficos (Mirol *et al.* 2007, Brehm *et al.* 2004, Lai & Pullin 2004, Wilkinson *et al.* 2003, De Brito *et al.* 2002, entre otros), hasta disertaciones que tratan tanto las relaciones filogenéticas entre especies como los modelos y postulados que están detrás del proceso evolutivo (Mustonen & Lässig 2005, Hey & Nielsen 2004, Yang *et al.* 2004, Lewis 2001, Durando *et al.* 2000, Rodríguez-Trelles *et al.* 2000, entre otros). En este panorama, por ejemplo, el modelo de especiación simpátrica, pese a su complejidad y controversia, ha sido uno de los mas estudiados (Artzy-Randrup & Kondrashov 2006, Barluenga *et al.* 2006, Savolainen *et al.* 2006, Machado *et al.* 2005, Coyne & Orr 2004:159, entre otros). Sin embargo, temas como el aislamiento ecológico y la preferencia de nicho han sido menos explorados recientemente debido en parte a la dificultad para verificar el cumplimiento de los supuestos que están detrás de los modelos teóricos que los soportan (Rundle & Nosil 2005, Coyne & Orr 2004:183). Sin embargo, este tipo de estudios tiene mucho potencial de trabajo, especialmente en especies que presentan o que se presumen tienen especificidad de nicho (Marussich & Machado 2007, Murphy & Lovett-Doust. 2007, Forister *et al.* 2007, Alvarez *et al.* 2006).

NICHO ECOLÓGICO

El papel que una especie tiene en su medio ambiente o su quehacer en un hábitat dado y las relaciones que esta tiene con otras especies y con su ambiente abiótico se conoce como nicho ecológico (Coyne & Orr 2004:182, Vásquez 1993:160). En general se reconocen dos tipos de nicho, el fundamental y el realizado (Hickman *et al.*, 1994:1065). El primero hace referencia al conjunto de todas las condiciones potenciales y reales bajo las cuales una especie puede vivir y reproducirse, mientras que el segundo considera las condiciones en las cuales una especie sobrevive y se reproduce normalmente en un hábitat determinado.

En este contexto es importante considerar el “principio de exclusión competitiva” en el cual se propone que dos especies no pueden ocupar un mismo nicho a la vez y en el mismo lugar, debido a que una de las especies en competencia tendría uno de dos destinos, ocupar un nuevo nicho o extinguirse (Hickman *et al.*, 1994:1066). Si ocurre el primer caso, consecuentemente aumenta la biodiversidad del hábitat en el cual ocurrió el desplazamiento (R’Kha *et al.*, 1991).

Muchas de las especies de Drosophilidae son saprofitas, alimentándose de material vegetal en descomposición (R’Kha *et al.*, 1991), siendo las del grupo *repleta* cactofílicas (Durando *et al.* 2000, Rodríguez-Trelles *et al.* 2000). En estas especies, como para muchos otros insectos cuya especificidad de nicho implica material en descomposición, la preferencia por el mismo está en general mediada por la presencia de sustancias volátiles producidas en el mismo (R’Kha *et al.* 1991, Fontdevila 1982, Starmer 1982). La especificidad por diferentes nichos por parte de una misma especie, está relacionada en general con el mantenimiento de polimorfismos genéticos dentro de la misma, pero siendo a la vez la principal causa de divergencia y/o especiación simpátrica (Svanbäck & Persson 2004, R’Kha *et al.* 1991). De hecho, se piensa que la extensión del nicho ecológico de una población se debe al aumento en la competencia intraespecífica por el nicho, o a una disminución en la competencia interespecífica por el mismo, manteniéndose en ambos casos la diversidad genética intraespecífica por la preferencia de nicho (Svanbäck & Persson, 2004). De todas maneras, la

competencia individual dentro de una misma población por un nicho jugaría un papel importante en el mantenimiento de una población generalista (Svanbäck & Persson, 2004).

El nicho ecológico no es una entidad inalterable predeterminada en una especie. Al proceso mediante el cual un conjunto coespecífico de organismos modifican con regularidad la distribución de los recursos locales, influyendo de esta manera en la evolución tanto de los ecosistemas como de los caracteres cuya aptitud darwineana depende de tales factores, se le refiere como construcción del nicho o ingeniería del ecosistema (Laland *et al.*, 1999). Algunos ejemplos de construcción de nicho son (Laland *et al.*, 1999): los sistemas de túneles que muchos roedores fabrican, los hormigueros, termiteros y colmenas, y los cambios en la composición química del suelo cuando una especie nueva de planta coloniza un nuevo hábitat.

El estudio del nicho ecológico ha sido realizado de diferentes maneras. Así por ejemplo, se ha modelado matemáticamente la construcción del mismo (Laland *et al.*, 1999), y se ha examinado la relación entre el modelo jerárquico de nicho y las abundancias relativas de las especies presentes en un hábitat determinado (Sugihara *et al.*, 2003). También se han analizado los factores tanto fisiológicos y comportamentales de la preferencia por un nicho (R'Kha *et al.* 1991). Sin embargo, en general, los estudios sobre nicho se han centrado en establecer la relación del hábitat de una población con los caracteres de la misma que la hacen preferirlo. De esta manera, se han estudiado por ejemplo, la selección de nicho térmico por parte de salamandras (Petruzzi *et al.*, 2006), la relación entre caracteres morfológicos y clinas térmicas en especies de *Drosophila* (Gilbert *et al.*, 2004), la especialización de especies de *Drosophila melanogaster* por microhábitats en el cañón de evolución de Israel (con microsatélites, Michalak *et al.* 2001), y la preferencia de nicho trófico de *Drosophila tripunctata* (Jaenike, 1986), entre otros.

En relación a especies cactofílicas de *Drosophila*, los estudios de nicho ecológico se han realizado principalmente con base a la preferencia de hospedero por parte de las mismas, como es el caso de los estudios realizados en las especies cactofílicas norteamericanas *D. pachea*, *D. nigrospiracula* y *D. mettleri*, presentes en el desierto de Sonora (EUA) y en

especies del enjambre *martensis*, pertenecientes al grupo *repleta* (Rodríguez-Trelles *et al.* 2000, Ruiz & Heed 1988).

AISLAMIENTO POR HÁBITAT

El hábitat está estrechamente relacionado con el nicho trófico, considerando que el primero es el lugar en el cual una especie realiza su nicho (Coyne & Orr 2004:182, Hickman *et al.* 1994:1034, Vásquez 1993:8). Sin embargo, aunque el aislamiento por hábitat es una forma de diferenciación de nicho, no todas las diferenciaciones de nicho son aislamientos por hábitat (Coyne & Orr, 2004:182). El aislamiento por hábitat sucede cuando un individuo o un grupo de individuos prefieren un hábitat dentro de una zona geográfica determinada, pese a que ellos o sus gametos se puedan dispersar libremente, siempre y cuando tal preferencia está genéticamente determinada (Rundle & Nosil, 2005). Este hecho aplica tanto en poblaciones simpátricas como en alopátricas en las que se hayan generado preferencias debido a adaptación local (Coyne & Orr, 2004:182).

La base del aislamiento por hábitat es la incapacidad de una especie por utilizar los recursos de otra, incapacidad que está asociada a la menor aptitud darwineana de una especie en un recurso en relación a otra (Coyne & Orr, 2004:182). En el caso de las especies cactofílicas de *Drosophilidae*, esta incapacidad se debe tanto al sistema sensorial de los individuos, cuyos receptores de sustancias volátiles son diferentes entre especies (Dekker *et al.*, 2006), como a la producción diferencial de tales sustancias volátiles por las diferentes especies de cactus (Fogleman 1982, Starmer 1982), y de igual manera a la capacidad de los estadios larvales de procesar los metabolitos secundarios que se producen en sus hospederos en descomposición, siendo tóxicas para algunas especies de *Drosophila* las sustancias provenientes de ciertos cactus (Dekker *et al.* 2006, R'Kha *et al.* 1991).

Por otro lado, el aislamiento por hábitat disminuye la probabilidad de encuentros heteroespecíficos, reduciendo de esta manera la posibilidad de generar individuos híbridos (Rundle & Nosil, 2005). Existen dos formas de aislamiento por hábitat: micro y

macroespacial (Coyne & Orr, 2004:182). En el primer caso, las poblaciones o especies en cuestión se encuentran en la misma área en general, pero sus encuentros están minimizados debido a diferencias en la preferencia ecológica por parte de cada una. En el segundo caso, dos taxa no se pueden cruzar porque sus hábitats son alopátricos.

El estudio del aislamiento por hábitat, pese a su importancia y al papel que puede jugar en la especiación, ha sido relegado en relación a otras áreas de la evolución (Rundle & Nosil 2005, Coyne & Orr 2004:183). Sin embargo, pese a esto, se ha propuesto que la existencia de aislamiento por hábitat se puede documentar si se puede demostrar que (Coyne & Orr, 2004:184): i. la separación espacial entre individuos heteroespecíficos es mayor que la distancia entre individuos homoespecíficos en un área geográfica determinada, ii. tal separación minimiza la probabilidad de flujo genético, y, iii. la separación de hábitat tiene una base genética. Sin embargo, en el caso de poblaciones alopátricas, la demostración de aislamiento por hábitat se hace más compleja debido precisamente a la lejanía entre las poblaciones en estudio: el hecho de que dos poblaciones sean alopátricas no implica necesariamente que estas estén aisladas ecológicamente (Coyne & Orr, 2004:185). En ese caso, quizás el mejor método de determinar si existe aislamiento es mediante la inclusión de una de las especies en cuestión en el hábitat de la otra y viceversa (Gross & Rieseberg 2005, Coyne & Orr 2004:185). En el caso de las plantas, esto se lograría transplantando una especie de un lugar a otro, y en el de los animales, mediante la introducción de una población en el hábitat de la otra. El problema en ambos casos, sin embargo, es la supervivencia de los individuos transplantados o introducidos, que de ser fallida impediría determinar si existe o no aislamiento por hábitat (Coyne & Orr, 2004:186). Otra manera de abarcar el problema de la alopatría es mediante experimentos de laboratorio, creando en simpatría las condiciones que presentan en alopatría las poblaciones en cuestión y colocando en esas condiciones los organismos que se van a estudiar (Coyne & Orr, 2004:185).

Debido a la poca atención que ha merecido el aislamiento por hábitat (Rundle & Nosil 2005, Coyne & Orr 2004:183), también es limitada la información concerniente a sus bases genéticas (Coyne & Orr 2004:191). De hecho, la mayoría de estudios realizados, al igual

que los estudios sobre nicho ecológico, se han basado en relacionar características biológicas de una especie con factores ecológicos del hábitat en el que se encuentran y determinar el posible vínculo genético que tienen las especies estudiadas con tales características (Michalak *et al.* 2001, Coyne & Orr 2004:191). Caracteres como la aceptación de oviposición y la supervivencia de larvas y adultos en ciertas condiciones, han sido utilizadas para determinar la existencia de aislamiento por hábitat (ver p. ej. Coyne & Orr, 2004:192). Otros estudios han hecho análisis mendelianos simples, análisis de filiales 2 y retrocruces (Rundle & Nosil 2005, Coyne & Orr 2004:191). En cualquier caso, parece ser claro que dada la complejidad y variedad de los mecanismos de aislamiento por hábitat, este aislamiento estaría determinado por unos pocos genes de efecto importante (Coyne & Orr, 2004:193), jugando la pleiotropía, el desequilibrio de ligamiento y otro tipo de interacciones (Rundle & Nosil, 2005) un papel bastante importante en la generación del aislamiento.

MODELO BIOLÓGICO: *D. uniseta*

D. uniseta fue descubierta en 1973 por M. Wasserman *et al.* (FlyBase 1999, Wasserman *et al.* 1973) en Venezuela (Wasserman *et al.*, 1973). Pertenece al enjambre *martensis*, el cual incluye además las especies *D. martensis*, *Drosophila starmeri* y *Drosophila venezolana*. Este enjambre hace parte del complejo *buzzatii*, subgrupo *mulleri*, del grupo *repleta* al cual pertenecen otras noventa especies (Durando *et al.* 2000, Rodríguez-Trelles *et al.* 2000, FlyBase 1999, Ashburner 1989:1130). Esta especie se caracteriza por su color oscuro y su pequeño tamaño que va de 2.4 a 3.0mm en las hembras y de 2.2 a 2.6mm en los machos (figs. 1 y 2, para la descripción completa ver Wasserman *et al.* 1973). Se encuentra asociada a cactus en zonas áridas del Nuevo Mundo (Sur América; Durando *et al.* 2000, Schulze & Lee 1986, Ruiz *et al.* 1982, Wasserman & Koepfer 1979), específicamente en Colombia y Venezuela (Rodríguez-Trelles *et al.*, 2000).

Citológicamente, la especie posee cinco pares de cromosomas (Ruiz *et al.* 1997, Schulze & Lee 1986, Wasserman & Koepfer 1979). El primero corresponde al par sexual y los

restantes son autosómicos (Wasserman & Koepfer, 1979). Los primeros autosomas son citológicamente “normales” (Schulze & Lee, 1986), acrocéntricos (Wasserman & Koepfer, 1979), y el último un par de “puntos” (Schulze & Lee, 1986). El cromosoma X tiene una longitud ligeramente mayor que la de los cromosomas autosómicos (Wasserman & Koepfer, 1979), igual que el cromosoma Y (Wasserman & Koepfer, 1979).



Figura 1. *D. uniseta* en vista lateral. Derecha: hembra. Izquierda: macho. (Foto J. Aldana). 10x.



Figura 2. Genitalia del macho de *D. uniseta*. Obsérvense los broches sexuales (en forma de paréntesis) que la difieren de las otras especies de su enjambre. (Foto J. Aldana). 30x.

D. uniseta comparte el patrón de inversiones cromosómicas del grupo *repleta*, en el cual las inversiones paracéntricas son el tipo de rearrreglo cromosómico más común, estando totalmente ausentes las inversiones pericéntricas y siendo las traslocaciones poco comunes (Ruiz *et al.*, 1997). *D. uniseta* tiene variabilidad citogenética dado que presenta polimorfismo en algunas inversiones cromosómicas (Xr , $2l^{\delta}$, $2u^{\delta}$, $3v$ y $3w$; Wasserman &

Koepfer, 1979). Esta más cercanamente emparentada con *D. starmeri* que con *D. martensis* tanto cromosómica (Ruiz & Wasserman 1993, Wasserman & Koepfer, 1979) como filogenéticamente (Rodríguez-Trelles *et al.* 2000); entre estas especies no se producen híbridos interespecíficos (Wasserman & Koepfer, 1979).

En la actualidad, existen cuatro hipervínculos para consultar secuencias nucleotídicas y de proteínas en *D. uniseta*. Tres corresponden al gen *Xantin deshidrogenasa (Xdh)* reportadas por Rodríguez-Trelles *et al.* (2000), cuyos números de acceso en el GenBank son AF226954, AF226955 y AH009599 y uno para proteínas (NCBI, 2005). El número de identificación de esta especie en las bases de datos del NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) y de FlyBase (<http://flybase.bio.indiana.edu/>) es 115075 (NCBI 2005, FlyBase 2004).

ESPECIES DE CACTUS ASOCIADAS AL HÁBITAT DE *D. uniseta* EN COLOMBIA

Las especies de cactus asociadas al hábitat de *D. uniseta* en Colombia son: *L. griseus*, *Acanthocereus pitajaya*, *Opuntia wentiana* y *Melocactus communis*.

Lemaireocereus griseus (n.v. cardón, fig. 3; Faucon 2007b, Polanco 1998, Romero 1991:193). Originario de las Costas de Venezuela e islas cercanas (Faucon, 2007b). Este cactus alcanza los 15.00 m de altura, con tallos de hasta 12.0 cm. de diámetro, que se encuentra en suelos arenosos a una altitud máxima de 2.000 msnm. El tallo es carnoso y verde a excepción de la base que es leñosa, las ramas presentan de 7 a 8 costillas angulosas que llevan las areolas con 6 a 8 espinas, de las cuales la del centro tiene hasta 8.0 cm. Las flores son caducas, solitarias, de forma tubuloso-urceolada, con sépalos espatulados de color rosado; tiene pétalos rosados por fuera y blancos en el interior, obovados, con ápice triangular y los restantes oblongos con ápice agudo, con frecuencia más o menos roído. Los estambres son numerosos, de filamentos largos, blancos y glabros. Las anteras son blancas, elípticas, basifijas y de altura a la garganta. El estilo es blanco y glabro y tiene 10 estigmas

crema insertos. El fruto cuando está maduro es globoso, rojizo y suelta un líquido del mismo color al romperse, está provisto de areolas con espinas; la pulpa es roja, granulosa y con numerosas semillas negras y brillantes.



Figura 3. *Lemaireocereus griseus*. (Foto J. Aldana).

Sinónimos de *L. griseus* son (Faucon, 2007b): *Stenocereus eburneus*, *Lemaireocereus eburneus*, *Ritterocereus deficiens*, *Lemaireocereus deficiens*, *Cereus deficiens*, *Stenocereus victoriensis*, *Neolemaireocereus griseus*, *Ritterocereus griseus*, *Cereus griseus*, *Stenocereus griseus*, *Cereus eburneus*.

Acanthocereus pitajaya (n.v. pitaya, fig 4; Faucon 2007, Polanco 1998, Romero 1991:186). Originario de la Costa Atlántica de Centroamérica (Faucon 2007). Se encuentra en suelos pedregosos y salinos de hasta 500 msnm y alcanza una altura de 4.00 m. Sus tallos tienen de tres a cinco lados cóncavos y en sus vértices hay hileras de espinas largas y/o cortas y punzantes. Las flores en forma de embudo miden 20.0 cm. de largo, son verdes por fuera con pétalos blancos por dentro, al igual que los estambres; esta se abre en la noche y se cierra de día. Su fruto es ovoide, de unos 6.0 cm. de largo, rojo en la madurez, dotado de espinas y con la corola seca en el ápice; tiene pulpa roja, dulce, comestible y semillas negras lustrosas.



Figura 4. *Acanthocereus pitajaya*.
(Foto J. Aldana).

Sinónimos de *A. pitajaya* son (Faucon, 2007): *Acanthocereus pentagonus*, *Cactus prismaticus*, *Acanthocereus princeps*, *Cereus pentagonus*, *Acanthocereus tetragonus*, *Acanthocereus floridanus*, *Acanthocereus columbianus*, *Cereus acutangulus*, *Acanthocereus acutangulus*, *Acanthocereus brasiliensis*, *Cactus pitajaya*.

***Opuntia wentiana* Britton & Rose** (n.v. opuntia, fig 5; Polanco 1998, Romero 1991:190).

Es una planta propia de lugares áridos o subdesérticos, que llega a los 500 msnm. Su tallo es articulado, comprimido, verde y dotado de espinas. Alcanza más o menos 1.00 m de altura. Posee sépalos verdes con la porción soldada, campanulada. Tiene abundantes estambres, glabros y verdes. Las anteras son basifijas, biloculadas, de color crema, con dehiscencia lateral. El ovario es verde con una sola cavidad que encierra numerosos óvulos blancos. Su estilo de color crema es largo, dilatado en la base y angosto hacia el ápice. El estigma es también de color crema con 6 lóbulos ovoides. Su fruto es globoso, ovoide, de color rojo, la pulpa es de color carmín, y de 5.00 cm. de diámetro aproximadamente; está cubierto de areolas con espinas cortas molestas al tacto. Las semillas son negras, abundantes y brillantes.



Figura 5. *Opuntia wentiana* Britton & Rose. (Foto J. Aldana).

Sinónimo de *O. wentiana* es *Opuntia tunoide* Br. & Shafer.

Melocactus communis (n.v. cabeza de negro, fig. 6; Faucon 2007a, Polanco 1998). Originario de las antillas. Es un cactus de forma redondeada, solitario, de hasta 1.00 m de altura y 40 cm. de diámetro.



Figura 6. *Melocactus communis*. (Foto J. Aldana).

Sinónimos de *M. communis* son (Faucon, 2007a): *Melocactus antonii*, *Cactus antonii*, *Melocactus intortus* var. *antonii*, *Melocactus intortus*, *Cactus intortus*, *Melocactus pedernalensis*, *Cactus melocactus* var. *communis*.

PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA

Las especies cactofílicas de *Drosophila* que conforman el enjambre *martensis* son *D. martensis*, *D. starmeri*, *D. venezolana* y *D. uniseta*. De estas especies, *D. starmeri* se caracteriza por tener un nicho trófico amplio, mientras que *D. uniseta* parece tener un hábitat restringido (Sánchez 1987, Fontdevila 1982, Benado *et al.* 1979). Esta especie ha sido muy poco estudiada debido en parte a la baja frecuencia en que normalmente se halla en la naturaleza y a su dificultad de establecer cepas en el laboratorio. Sin embargo, en el Instituto de Genética de la Universidad de Los Andes, se han podido establecer tres poblaciones colombianas alopátricas de esta especie que ofrecen la oportunidad de evaluar el papel que juega la elección de hábitat y su posible implicación en la diferenciación poblacional. En este sentido, el presente estudio pretendió aportar evidencia que ratifique o no la presunta monofagia que se le atribuye a *D. uniseta*, evaluando la preferencia por sitio de oviposición y su consecuente efecto sobre las distintas etapas del desarrollo. También se intentó inferir si tal preferencia tiene o no un componente genético.

OBJETIVOS

GENERAL

- Confirmar bajo condiciones controladas, los reportes de restricción de nicho y monofagia de *D. uniseta*, utilizando tres cepas de laboratorio, provenientes de las localidades de Camarones (Riohacha, Guajira), Hoyos 1 y Hoyos 2 (Desierto de la Tatacoa, Huila), para establecer la preferencia de cada cepa durante la escogencia de sustrato en la oviposición, en medios de cultivo básico y enriquecidos con extractos de los cactus, propios de las regiones de origen de las cepas: *L. griseus*, *M. communis*, *O. wentiana* y *A. pitajaya*..

ESPECÍFICOS

- Buscar indicios de adaptación a un nicho trófico particular, estableciendo el uso diferencial del sustrato, por parte de las cepas, durante la escogencia del medio en el momento de la oviposición, mediante el conteo del número de huevos, depuestos en cada uno de los tipos de medio de cultivo.
- Valorar la eficiencia del sustrato durante las diferentes etapas del desarrollo, evaluando la supervivencia de los huevos depuestos en los diferentes medios de cultivo, a través del conteo de larvas pupas y adultos.
- Hacer una primera aproximación a la búsqueda de las bases genéticas de la adaptación por eficiencia en el uso del sustrato, haciendo una evaluación de dicha eficiencia en la F₁ de los cruces directo y reciproco, entre las cepas alopátricas provenientes de Camarones y Hoyos 2.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

H₀: El uso indiferencial del sustrato, cuando cepas de *D. uniseta* de diferente origen geográfico, se enfrentan bajo condiciones controladas a una oferta variada, confirma la monofagia, reportada para esta especie.

H_A: El uso diferencial del sustrato, cuando cepas de *D. uniseta* de diferente origen geográfico, se enfrentan bajo condiciones controladas a una oferta variada, podría ser interpretado como un indicio más de los procesos de adaptación y divergencia de las poblaciones alopátricas de Tatacoa y Guajira.

H₀: La eficiencia en el uso del sustrato, mostrada por las diferentes cepas, en la escogencia de medio para la oviposición se mantiene, en forma proporcional durante las diferentes etapas del desarrollo, en los medios de cultivo ofertados.

H_A: La eficiencia en el uso del sustrato, mostrada por las diferentes cepas, en la escogencia de medio para la oviposición, varía durante las diferentes etapas del desarrollo, en los medios de cultivo ofertados.

H₀: La F₁, de los cruces directo y reciproco de las cepas de Camarones y Hoyos 2, no muestra indicios de base genética, para los procesos de adaptación por nicho trófico, en las poblaciones de origen.

H_A: La F₁, de los cruces directo y reciproco de las cepas de Camarones y Hoyos 2, permite vislumbrar una base genética, en los procesos de adaptación por nicho trófico, en las poblaciones de origen.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colectas: se realizaron colectas de individuos de *D. uniseta* en las siguientes localidades colombianas: Hoyos 1 (fig. 7; 3°13'57''N, 75°7'44''W; 523msnm; Desierto Gris de la Tatacoa, Huila), Hoyos 2 (fig. 8; 3°13'42.5''N, 75°9'8.4''W; 474msnm; Desierto Gris de la Tatacoa, Huila) y Camarones (fig. 9; 11°25'N, 67°52'W; 22msnm; Guajira). Las colectas de las dos primeras poblaciones fueron realizadas el 17 de marzo de 2006 y la de Camarones el 3 de mayo del mismo año. A partir de estos individuos se establecieron las cepas de trabajo que fueron mantenidas a 25°C en el cepario del el Instituto de Genética de Poblaciones de la Universidad de Los Andes (Bogotá, Colombia) en medio de maíz enriquecido con extracto de cactus (por litro de medio se utilizaron: 11.7g de agar en rama, 21.7g de harina de maíz, 21.7g de harina de trigo, 8.3g de levadura Fleishman, 1.7g de sal, 13.3ml de Tegosept, 4.1ml de ácido propiónico y 50g de masa fresca de *L. griseus*).



Figura 7. Aspecto general del hábitat de la localidad Hoyos 1. (Foto M. Ordóñez).



Figura 8. Aspecto general del hábitat de la localidad Hoyos 2. (Foto M. Ordóñez).



Figura 9. Aspecto general del hábitat de la localidad Camarones. (Foto M. Ordóñez).

Recolección de los individuos de *D. uniseta*: se realizó al amanecer (desde las 5:30 a.m. hasta la salida del sol) y al antes del anochecer (desde la puesta del sol hasta que oscurecía), en los lugares mencionados. Se utilizaron trampas de fruta fermentada, consistentes en piña y naranja. El día de la colecta, la fruta fue colocada en el piso al lado de cactus presentes en el área de colecta correspondiente (generalmente *L. griseus*) y dispuesta de tal manera que la fruta quedara a la sombra del respectivo cactus y no expuesta a la luz solar directa. Los

individuos capturados fueron trasladados a tubos Falcon de 50 ml que contenían 10 ml de medio de cultivo de maíz con cactus, en cantidades no mayores a 20 individuos por tubo.

Recolección de las muestras de cactus y preparación de los extractos: Durante la captura del material del Desierto de la Tatacoa, se colectaron también cactus frescos de cada una de las especies utilizadas. El material fue introducido en bolsas negras plásticas y transportado a temperatura ambiente al laboratorio en donde se almacenó a 4°C hasta su procesamiento durante la siguiente semana. La corteza y el tejido vascular fueron removidos y el material restante picado y licuado en una licuadora industrial marca Warning Laboratory (modelo 38BL52(LBC10)). Al cactus en este estado se le agregó agua potable convencional cuando fue necesario, hasta licuarlo completamente. Posteriormente el material así procesado fue envasado y guardado a -40°C.

Obtención de individuos vírgenes: Para todos los experimentos se utilizaron individuos vírgenes de ocho días de edad en cuyo lapso de tiempo eran mantenidos tubos Falcon de 50 ml con el medio de manutención y en grupos de máximo 10 individuos. Los individuos vírgenes se obtuvieron como se ha reportado (Ashburner, 1989).

DISEÑO EXPERIMENTAL

En la realización de esta investigación se hicieron dos experimentos. En el experimento I se analizó el efecto que diferentes extractos de cactus tienen sobre la preferencia del sitio de oviposición, que se evaluó tanto en cada una de las poblaciones como en la F₁ proveniente de cruces interpoblacionales. Para este experimento, se midió la supervivencia de las distintas etapas del desarrollo de *D. uniseta*. El experimento II es similar al primero, pero se diferencia de ese en que se utilizaron diferentes concentraciones de un mismo cactus y en que la F₁ proviene de cruces intrapoblacionales.

El experimento I está conformado por dos etapas. La primera se inició confinando 8♀ y 8♂ en un frasco de 950 ml (Ø aprox. 9.7 cm, 12.8 cm. altura), que contenía 4 tapas de 7ml (Ø 3 cm, 1cm altura), cada una con 3.5 ml de medio de cultivo de maíz suplementado con 50g/l

de extracto con alguno de los siguientes cactus: *L. griseus*, *O. wentiana*, *M. communis* y *A. pitajaya* y una quinta tapa control con medio sin cactus. En total, en esta etapa se realizaron 15 tratamientos (cinco medios de cultivo x tres poblaciones) y 5 réplicas por tratamiento. Se hicieron observaciones diarias y se contaron los huevos ovipositados durante cinco días en un estereoscopio marca Carl Zeiss (modelo Stemi DV4). Se denominó primer día aquel en el que se observó oviposición de diez huevos en adelante en una sola tapa. Si un individuo fallecía, era reemplazado para mantener constante el total de individuos por réplica (16). La frecuencia relativa de oviposición en cada medio dentro de cada réplica fue obtenida como se ha reportado (Starmer, 1982). El experimento se llevó a cabo a 25°C.

Una vez contabilizados los huevos, cada tapa fue introducida en frascos plásticos de 120ml (Ø aprox. 5.4 cm y altura aprox. 5,3 cm.), por un periodo de 8 días (a 25°C). Se contaron el total de larvas de instar 3 producidas, las cuales fueron cuidadosamente trasladadas con un pincel a nuevos frascos con 15 ml de medio fresco. Estos fueron introducidos nuevamente en la incubadora a la misma temperatura y las pupas fueron contadas cada vez que aparecían. Finalmente se contabilizó el total de hembras y machos emergidos; los frascos fueron mantenidos cinco días mas para permitir que emergiera la totalidad de individuos producidos. El total de larvas, pupas y adultos se convirtieron en frecuencias relativas; estas representan la cantidad de individuos que pasaron de un estadio al otro.

En la segunda etapa del experimento I se realizaron los cruces directo y recíproco entre individuos de Camarones y Hoyos 2, debido a la distancia entre ambas poblaciones y en el caso de Hoyos 2, a la alta frecuencia de individuos de *D. uniseta* en esa localidad. De manera independiente, de la progenie de cada cruce, se seleccionaron hembras y machos vírgenes que fueron utilizados para determinar el tipo de cactus que elegían como sitio de oviposición. Se utilizó la misma metodología descrita en el la primera etapa de este experimento. En este caso, se realizaron 10 tratamientos (cinco medios de cultivo x dos cruces interpopulacionales [el directo y el recíproco]) y el total de réplicas realizado por tratamiento fue ocho.

El segundo experimento también consta de dos etapas. En la primera, se utilizó el cactus que fue preferido por cada población en la primera etapa del experimento I y se trabajó con cinco concentraciones diferentes del mismo (160 g/l, 170 g/l, 180 g/l, 190 g/l, y 200 g/l). Se siguió el mismo diseño experimental descrito en la primera etapa del experimento I, con un total de 15 tratamientos (cinco concentraciones x tres poblaciones) y 8 réplicas por tratamiento analizado. En la segunda parte de este experimento se escogió al azar, por población, una de las concentraciones que presentó más baja oviposición en la etapa anterior. A los individuos F_1 provenientes de esa concentración se les permitió que eligieran nuevamente siguiendo el mismo diseño ya descrito en la primera parte del experimento I. En total se analizaron 15 tratamientos (cinco concentraciones x la F_1 de cada una de las poblaciones) con 6 réplicas por tratamiento; en esta etapa únicamente se contaron huevos y larvas.

Métodos estadísticos: Los datos de cada experimento (I y II) se analizaron mediante Análisis de Varianza convencionales de dos vías como se ha reportado (Fanara & Hasson 2001, Starmer 1982). Un factor fue el medio de cultivo (primer experimento) o la concentración (segundo experimento) y el otro factor fue población (excepto en la segunda etapa del experimento I, en donde el segundo factor fue el cruce). Los datos de frecuencia relativa tanto de sitio de oviposición como de supervivencia entre etapas fueron transformados mediante el coseno de la misma antes de la realización de los Análisis de Varianza, con el fin de minimizar el coeficiente de variación de los mismos y darles validez (Montgomery, 2001:104, Fanara & Hasson 2001, Starmer 1982). En el caso de la etapa dos del experimento I, el número de huevos ovipositados se transformó mediante raíz cuadrada, y también se hizo Análisis de Varianza de dos vías para determinar si existían diferencias significativas en la oviposición de esas F_1 . Cuando existieron diferencias significativas entre los tratamientos, estas fueron inferidas utilizando la prueba de Tukey (Montgomery, 2001:96). La diferencia en la proporción de sexos en el total de adultos contados se determinó utilizando la prueba de proporciones (Mendenhall & Sincich, 1997:465). Los datos fueron procesados en hojas de cálculo de Microsoft® Office Excel 2003 y analizados en Statistix 8.0.

RESULTADOS

En los sitios de muestreo, el porcentaje de individuos de *D. uniseta* colectados respecto al total de individuos de todas las especies capturadas, fue de 12.41% en Hoyos 1, 47.13% en Hoyos 2 y de 5.58% en Camarones. Estos porcentajes aumentan cuando se consideran solamente las especies del grupo *repleta*, pasando a 12.94% en Hoyos 1, 77.89% en Hoyos 2 y 7.36% en Camarones. En la época en la que se realizó el muestreo (Marzo y Mayo de 2006), en Hoyos 1 y Camarones se observó que el cactus que más predominaba era *O. wentiana*, mientras que en Hoyos 2 *M. communis* estaba en abundancia (ver tabla 1 y figs. 7, 8 y 9). Como dato adicional se determinó en los cactus recolectados, el número de colonias diferentes de levaduras. En *A. pitajaya* este valor fue de 2.88×10^4 /ml, en *M. communis* de 4.08×10^4 /ml, en *O. wentiana* de 3.68×10^4 /ml y en *L. griseus* en 2.23×10^4 /ml.

Tabla No. 1. Porcentaje de individuos de *D. uniseta*, de las especies acompañantes y cantidad observada de cactus, en los sitios de muestreo del presente estudio.

Especies de Drosophilidae	Sitio de Muestreo		
	Hoyos 1	Hoyos 2	Camarones
<i>Drosophila aldrichi</i>	4.14	0.64	0.0
<i>Drosophila martensis</i>	60.53	0.0	43.49
<i>Drosophila melanogaster</i>	0.75	7.01	18.37
<i>Drosophila starmeri</i>	17.67	12.10	26.74
<i>Drosophila uniseta</i>	12.41	47.13	5.58
<i>Zaprionus indianus</i>	0.00	9.55	0.23
Otras especies del grupo <i>repleta</i>	1.13	0.64	0.0
Otras especies	3.37	22.93	5.59
Cactus			
<i>Acanthocereus pitajaya</i>	Alta	Alta	Muy baja
<i>Melocactus communis</i>	Media	Alta	Muy baja
<i>Opuntia wentiana</i>	Alta	Alta	Alta
<i>Lemaireocereus griseus</i>	Alta	Alta	Alta

Experimento I

1.1. Etapa 1.

En esta etapa se contaron un total de 1.242 huevos, 993 larvas, 779 pupas y 646 adultos (326♀ y 320♂); las supervivencias de un estadio al otro fueron de 79.95%, 78.45% y

82.93%, respectivamente. Los datos transformados, sin procesar, se muestran en el anexo 1. En ninguna de las tres poblaciones analizadas se observaron diferencias significativas en la productividad ($p = 0.1933$). El porcentaje de huevos que completaron su ciclo fue de 52.01%; tampoco se evidenciaron diferencias significativas en la proporción de sexos ($p = 0.7809$, ver tabla 2).

En términos generales, en todas las poblaciones analizadas se presentaron diferencias significativas por la preferencia de sitio de oviposición (factor medio, $p = 0.0026$; ver tabla 2) y en la interacción Medio x Población ($p = 0.0038$, ver tabla 2). Sin embargo, entre poblaciones no hubo diferencias significativas ($p = 0.9010$, ver tabla 2). En el cuadro 1 (A, B y C) se muestran las comparaciones múltiples entre los 15 tratamientos para las frecuencias de oviposición, larvas y adultos, presentadas en grupos homogéneos. Se evidenció que las poblaciones de Hoyos eligieron a *M. communis* mientras que Camarones prefirió como sitio de oviposición el medio enriquecido con *L. griseus*, lo cual también se aprecia cuando se presentan los datos en cajas de promedios (ver fig 10; téngase en cuenta en este tipo de figuras, que las frecuencias mayores del fenómeno observado corresponden a los promedios menores de estas debido a la transformación con coseno que se realizó de los datos). En larvas, pupas y adultos se pudo apreciar que la supervivencia entre estas etapas fue mayor en *M. communis* para las dos poblaciones de Hoyos y en *O. wentiana* para Camarones (ver cuadro 1). Este patrón se mantiene cuando se visualizan todos los datos desde huevo hasta adulto (ver cuadro 2, fig. 11 y anexo 5).

Tabla No. 2. Análisis de Varianza para los datos de la primera parte del experimento I, valores de p.

Factor	Oviposición	Larvas de 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
Medio	0,0026*	0,0006*	0,0080*	0,0042*	0,0008*
Población	0,9010	0,7435	0,8866	0,1988	0,3068
Medio x Población	0,0038*	0,0152*	0,0219	0,0086*	0,0035*
Diferencia entre sexos (p)					0,7809

*Datos significativos.

Cuadro 1. Grupos homogéneos para la frecuencia de oviposición (A) y para el porcentaje de emergencia de larvas (B), y adultos (C) en la etapa 1 del experimento I.

A

Población	Medio	Promedio	Grupos homogéneos*
Hoyos 2	<i>M. communis</i>	0,7955	■
Hoyos 1	<i>M. communis</i>	0,8284	
Camarones	<i>L. griseus</i>	0,8589	
Camarones	<i>O. wentiana</i>	0,9195	
Hoyos 1	<i>O. wentiana</i>	0,9548	
Hoyos 2	<i>L. griseus</i>	0,9613	
Hoyos 1	<i>A. pitajaya</i>	0,9625	
Hoyos 2	<i>A. pitajaya</i>	0,9696	
Camarones	<i>A. pitajaya</i>	0,9708	
Hoyos 1	<i>L. griseus</i>	0,9777	
Hoyos 2	Control	0,9804	
Hoyos 2	<i>O. wentiana</i>	0,9885	
Camarones	<i>M. communis</i>	0,9986	
Camarones	Control	1,0000	
Hoyos 1	Control	1,0000	

B

Población	Medio	Promedio	Grupos homogéneos*
Camarones	<i>O. wentiana</i>	0,6692	■
Hoyos 2	<i>M. communis</i>	0,7170	
Hoyos 1	<i>M. communis</i>	0,7352	
Camarones	<i>L. griseus</i>	0,7768	
Hoyos 1	<i>O. wentiana</i>	0,8160	
Hoyos 2	<i>O. wentiana</i>	0,8818	
Hoyos 2	<i>L. griseus</i>	0,8885	
Camarones	<i>A. pitajaya</i>	0,9049	
Hoyos 2	Control	0,9059	
Hoyos 1	<i>A. pitajaya</i>	0,9111	
Camarones	<i>M. communis</i>	0,9229	
Hoyos 1	<i>L. griseus</i>	0,9530	
Hoyos 2	<i>A. pitajaya</i>	0,9572	
Camarones	Control	1,0000	
Hoyos 1	Control	1,0000	

C

Población	Medio	Promedio	Grupos homogéneos*
Camarones	<i>O. wentiana</i>	0,6263	■
Camarones	<i>L. griseus</i>	0,7237	
Hoyos 2	<i>M. communis</i>	0,7651	
Hoyos 1	<i>M. communis</i>	0,7812	
Hoyos 1	<i>O. wentiana</i>	0,8552	
Hoyos 2	<i>L. griseus</i>	0,8572	
Camarones	<i>A. pitajaya</i>	0,8584	
Hoyos 2	<i>O. wentiana</i>	0,8887	
Hoyos 2	Control	0,9081	
Hoyos 1	<i>A. pitajaya</i>	0,9193	
Hoyos 1	<i>L. griseus</i>	0,9393	
Camarones	<i>M. communis</i>	0,9463	
Hoyos 2	<i>A. pitajaya</i>	0,9609	
Camarones	Control	1,0000	
Hoyos 1	Control	1,0000	

*Grupos en cuyos integrantes no hay diferencias significativas.

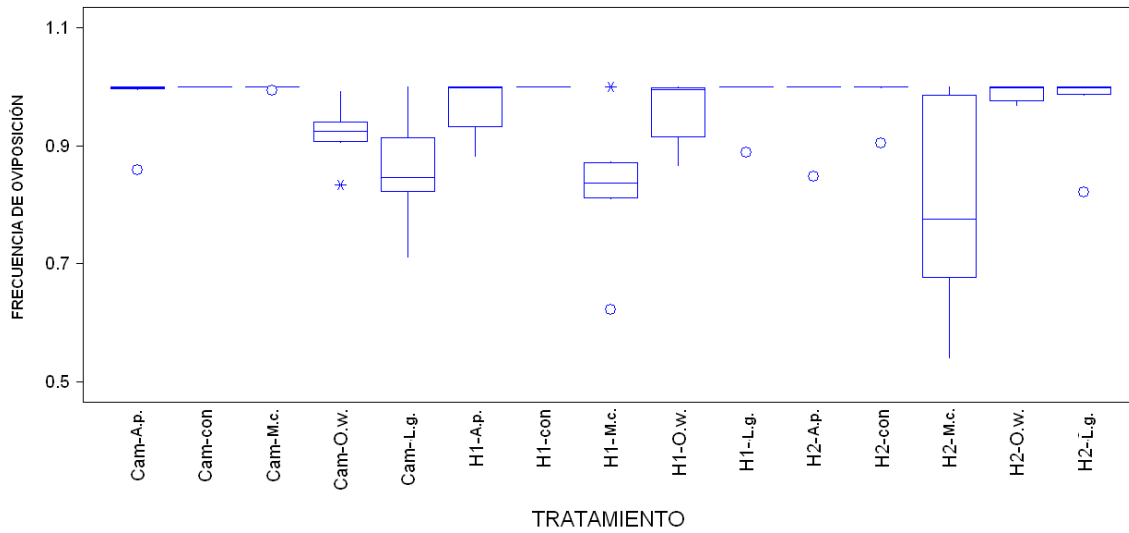


Figura 10. Cajas de promedios de oviposición en la etapa 1 del experimento I. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: Población de Hoyos 2, A.p.: *A. pitajaya*, M.c.: *M. communis*, O.w.: *O. wentiana*, L.g.: *L. griseus*, con: control.

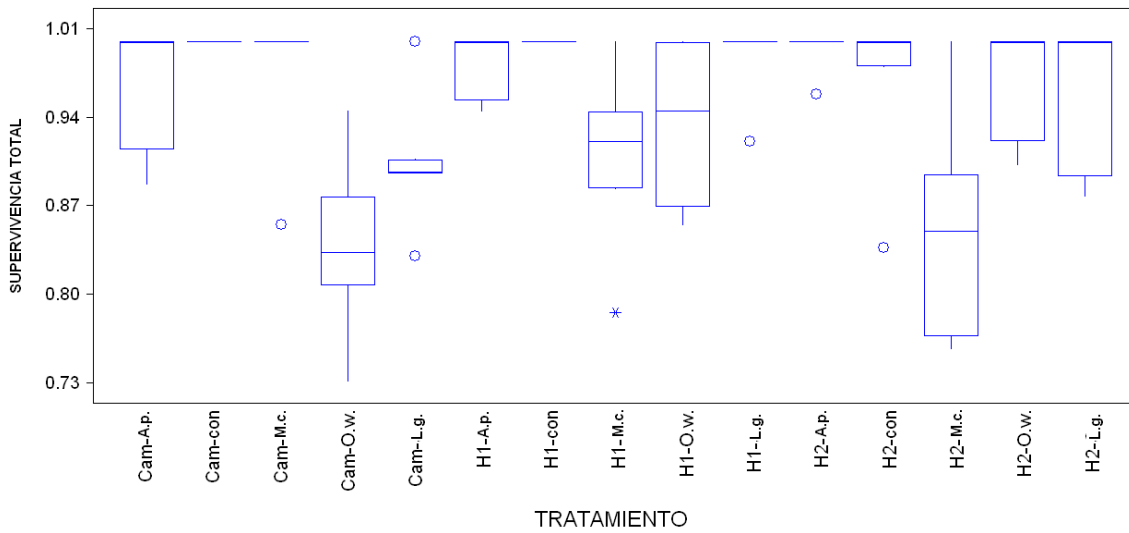


Figura 11. Cajas de promedios de supervivencia de huevo a adulto en la etapa 1 del experimento I. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: Población de Hoyos 2, A.p.: *A. pitajaya*, M.c.: *M. communis*, O.w.: *O. wentiana*, L.g.: *L. griseus*, con: control.

Cuadro 2 Grupos homogéneos para individuos adultos que completaron su ciclo vital en el experimento I, parte 1.

Población	Medio	Promedio	Grupos homogéneos*		
Camarones	<i>O. wentiana</i>	0,8387			
Hoyos 2	<i>M. communis</i>	0,8536			
Camarones	<i>L. griseus</i>	0,9058			
Hoyos 1	<i>M. communis</i>	0,9071			
Hoyos 1	<i>O. wentiana</i>	0,9338			
Hoyos 2	<i>L. griseus</i>	0,9541			
Camarones	<i>A. pitajaya</i>	0,9603			
Hoyos 2	Control	0,9634			
Hoyos 2	<i>O. wentiana</i>	0,9648			
Camarones	<i>M. communis</i>	0,9710			
Hoyos 1	<i>A. pitajaya</i>	0,9796			
Hoyos 1	<i>L. griseus</i>	0,9842			
Hoyos 2	<i>A. pitajaya</i>	0,9916			
Camarones	Control	1,0000			
Hoyos 1	Control	1,0000			

*Grupos en cuyos integrantes no hay diferencias significativas en el número de individuos adultos que completaron el ciclo.

1.2. Etapa 2.

En esta fase experimental se contaron 3.397 huevos, 3.032 larvas, 2.399 pupas y 1.862 adultos (943♀ y 919♂); las supervivencias de un estadio al otro fueron de 89.26%, 79.12% y 77.62%, respectivamente. Los datos transformados, sin procesar, se muestran en el anexo 2. En los cruces directo (♀ Camarones x ♂ Hoyos 2) y recíproco (♀ Hoyos 2 x ♂ Camarones) se presentaron diferencias significativas ($p = 0.0111$) en el número de huevos ovipositados (1.102 y 2.295 huevos, respectivamente). La cantidad de huevos ovipositados fue significativamente diferente entre *M. communis* y *L. griseus* ($p = 0.0000$) solamente en el cruce recíproco (61.71% en *L. griseus* y 25.75%, en *M. communis*). En la tabla 3 se aprecia que hubo preferencia en el sitio de oviposición y diferencias significativas en la supervivencia de todas las etapas del desarrollo, que se manifestaron únicamente en el factor medio de cultivo ($p = 0.0000$). La figura 12 presenta en cajas de promedios, las diferencias en preferencia de sitios de oviposición de las F_1 de los cruces realizados en esta fase. En ninguno de los cruces realizados se evidenció diferencias significativas en la proporción sexual ($p = 0.4510$).

Otra manera de visualizar las diferencias en la elección del sitio de oviposición y en la supervivencia de cada una de las etapas del desarrollo anteriormente mencionadas se muestran en el cuadro 3 (A, B, C y D), en donde se presentan las respectivas comparaciones múltiples. Es evidente que tanto en el cruce directo como en el recíproco, la F₁ prefirió como sitio de oviposición primero el cactus *L. griseus* y segundo *M. communis*, aunque no hayan diferencias significativas para estos en el cruce directo (ver cuadro 3A y fig. 12). En la etapa larval, en el cruce directo, la sobrevivencia fue mayor en *M. communis* mientras que en el indirecto, en *L. griseus* (anexo 2); para ambos cruces el porcentaje de larvas que puparon fue mayor en *L. griseus* que en *M. communis* (C). Contrariamente, el número de imagos emergidos fue mayor en *M. communis* que en *L. griseus* (D); este patrón es consistente cuando se tiene en cuenta el ciclo de vida total (ver cuadro 4, fig.13 y anexo 6).

Tabla No. 3. Análisis de Varianza para los datos de la segunda parte del experimento I, valores de p.

Factor	Oviposición	Larvas 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
Medio	0,0000*	0,0000*	0,0000*	0,0000*	0,0000*
Cruce	0,8395	0,6745	0,7730	0,8450	0,5821
Medio x Cruce	0,3862	0,1935	0,3192	0,2266	0,4911
Diferencia entre sexos (p)					0,4510

*Datos significativos.

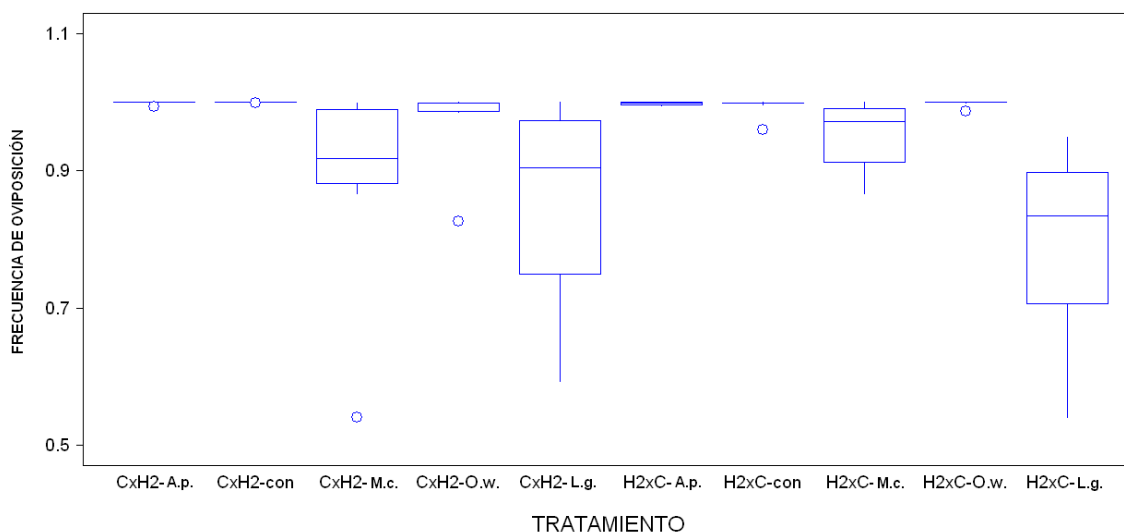


Figura 12. Cajas de promedios de oviposición de la etapa 2 del experimento I. CxH2: cruce ♀ Camarones x ♂ Hoyos 2, H2xC: cruce ♀ Hoyos 2 x ♂ Camarones, A.p.: *A. pitajaya*, M.c.: *M. communis*, O.w.: *O. wentiana*, L.g.: *L. griseus*, con: control.

Cuadro 3. Grupos homogéneos para los datos de oviposición (A), emergencia de larvas (B), individuos que puparon (C) y adultos que emergieron (D) en la etapa 2 del experimento I.

A

Medio	Promedio	Grupos homogéneos*	
<i>L. griseus</i>	0,8258		
<i>M. communis</i>	0,9211		
<i>O. wentiana</i>	0,9863		
Control	0,9970		
<i>A. pitajaya</i>	0,9986		

B

Medio	Promedio	Grupos homogéneos*	
<i>L. griseus</i>	0,6238		
<i>M. communis</i>	0,6493		
<i>A. pitajaya</i>	0,8479		
Control	0,8980		
<i>O. wentiana</i>	0,9027		

C

Medio	Promedio	Grupos homogéneos*	
<i>L. griseus</i>	0,6916		
<i>M. communis</i>	0,7221		
<i>A. pitajaya</i>	0,9224		
Control	0,9226		
<i>O. wentiana</i>	0,9388		

D

Medio	Promedio	Grupos homogéneos*	
<i>M. communis</i>	0,6517		
<i>L. griseus</i>	0,7466		
<i>O. wentiana</i>	0,8724		
Control	0,9017		
<i>A. pitajaya</i>	0,9101		

*Grupos en cuyos integrantes no hay diferencias significativas.

Cuadro 4. Grupos homogéneos para individuos adultos que completaron su ciclo vital en el experimento I, parte 2.

Medio	Promedio	Grupos homogéneos*	
<i>M. communis</i>	0,8191		
<i>L. griseus</i>	0,8449		
Control	0,9641		
<i>O. wentiana</i>	0,9653		
<i>A. pitajaya</i>	0,9752		

*Grupos en cuyos integrantes no hay diferencias significativas en el número de individuos adultos que completaron el ciclo.

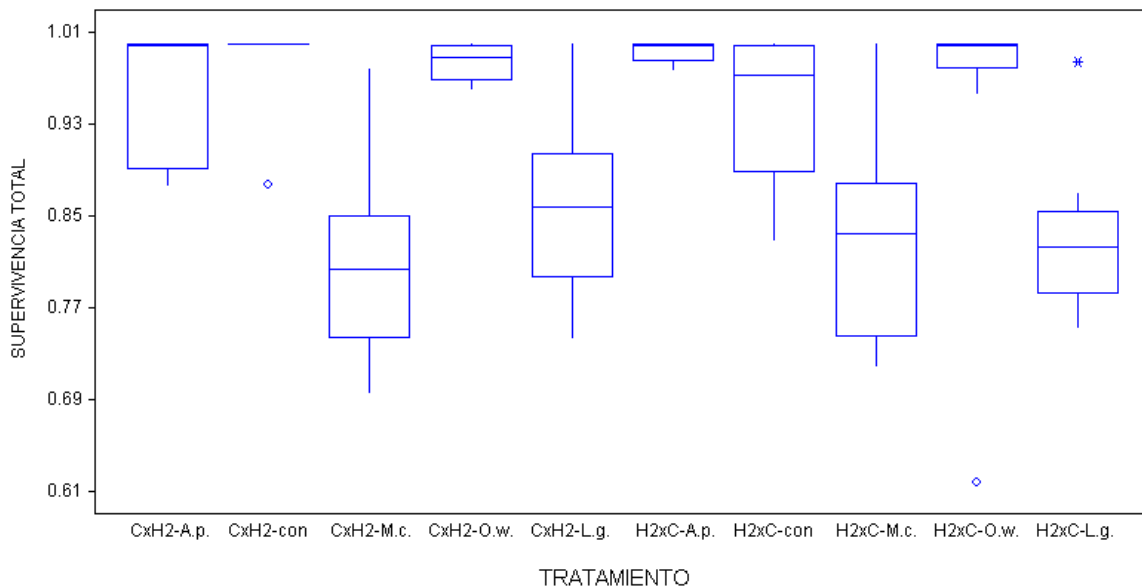


Figura 13. Cajas de promedios de supervivencia de huevo a adulto de la etapa 2 del experimento I. CxH2: cruce ♀ Camarones x ♂ Hoyos 2, H2xC: cruce ♀ Hoyos 2 x ♂ Camarones, A.p.: *A. pitajaya*, M.c.: *M. communis*, O.w.: *O. wentiana*, L.g.: *L. griseus*, con: control

Experimento II

En este experimento utilizaron cinco concentraciones (160g/l, 170g/l, 180g/l, 190g/l, y 200g/l) de los cactus *L. griseus* y *M. communis*, los cuales fueron preferidos como sitio de oviposición por los individuos provenientes de Camarones y de Hoyos, como se pudo inferir en la primera parte del experimento I. A partir de ellos se desarrolló el mismo diseño

experimental seguido en esa sección (ver apartado del diseño experimental en los materiales y métodos).

2.1. Etapa 1.

En esta fase se contaron un total de 4.017 huevos, 3.134 larvas, 2.391 pupas y 1.955 adultos (1.005♀ y 950♂); las supervivencias de un estadio al otro fueron de 78.02%, 76.29% y 81.76%, respectivamente, el 48.67% de los huevos llegaron a adultos. Los datos transformados, sin procesar, se muestran en el anexo 3. El análisis de varianza mostró diferencias significativas en la preferencias por sitio de oviposición (factor concentración) en las dos poblaciones de Hoyos analizadas ($p = 0.0001$), siendo preferido como sitio de oviposición el medio que contenía *M. communis* en una concentración de 160 g/l; en la población de Camarones, no se evidenciaron diferencias significativas al respecto ($p = 0.1412$; ver tabla 4a y b, cuadro 5 y fig. 14). Tampoco se evidenciaron diferencias significativas en la proporción de sexos ($p = 0.0841$, ver tabla 4a y b).

En las etapas del desarrollo larva, huevo y adulto, no se presentaron diferencias significativas en ninguno de los factores analizados para todas las poblaciones analizadas (ver tabla 4a y b, fig. 15 y anexo 7). Teniendo en cuenta los resultados anteriores y la metodología expuesta para la etapa 2 del presente experimento (ver materiales y métodos), se eligieron, para la segunda parte, la F_1 proveniente de las concentraciones de 160g/l, 200g/l y 180g/l de las poblaciones de Camarones, Hoyos 1 y Hoyos 2, respectivamente.

Tabla No. 4a. Análisis de Varianza para los datos de la primera etapa del experimento II, Camarones.

Población de Camarones					
Factor	Oviposición	Larvas 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
Concentración	0,1412	0,2607	0,6589	0,9699	0,9899
Diferencia entre sexos (p)					0,3038

Tabla No. 4b. Análisis de Varianza para los datos de la primera etapa del experimento II, Hoyos 1 y 2.

Poblaciones de Hoyos					
Factor	Oviposición	Larvas 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
Concentración	0,0001*	0,7625	0,6384	0,6849	0,9930
Población	0,3816	0,6889	0,9181	0,6643	0,1548
Concentración x Población	0,5573	0,6127	0,9833	0,8166	0,7241
Diferencia entre sexos (p)					0,0841

*Datos significativos.

Cuadro 5. Grupos homogéneos para los datos de oviposición de las poblaciones de Hoyos en el experimento II, parte 1.

Concentración ¹	Promedio	Grupos homogéneos*	
160	0,8725		
190	0,9704		
200	0,9750		
170	0,9782		
180	0,9860		

¹Concentración del medio en g/l.

*Grupos en cuyos integrantes no hay diferencias significativas en oviposición.

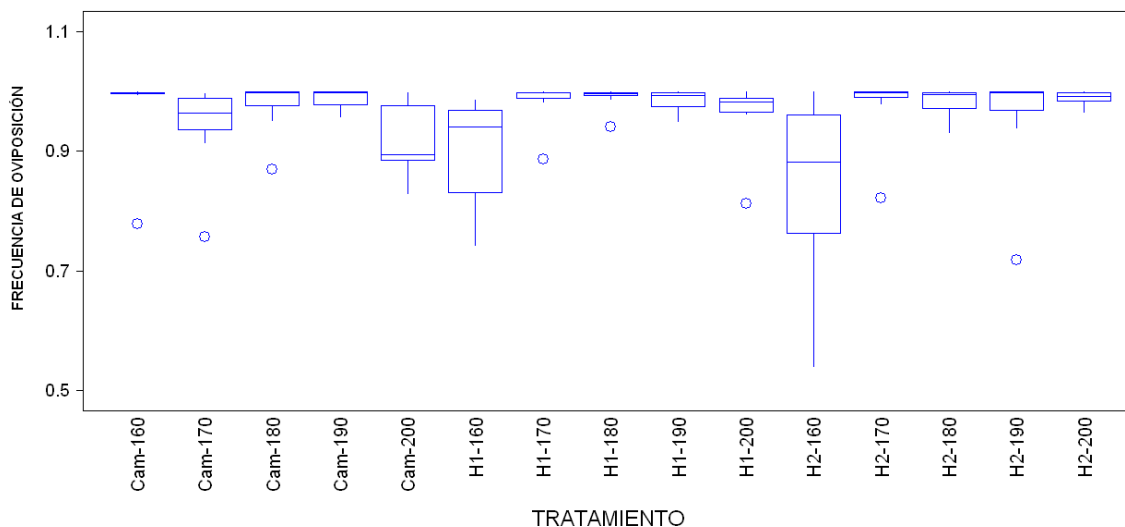


Figura 14. Cajas de promedios de oviposición en la etapa 1 del experimento II. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: población de Hoyos 2, 160:160g/l; 170: 170g/l, 180: 180g/l; 190: 190g/l, 200: 200g/l.

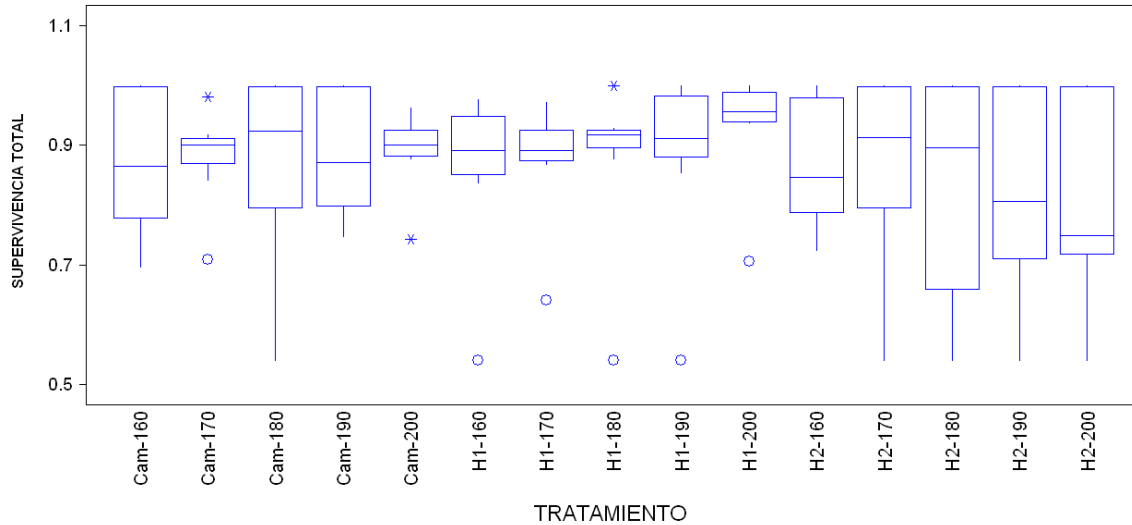


Figura 15. Cajas de promedios de supervivencia de huevo a adulto en la etapa I del experimento II. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: población de Hoyos 2, 160:160g/l; 170: 170g/l, 180: 180g/l; 190: 190g/l, 200: 200g/l.

2.2. Etapa 2.

Vale la pena recordar que las concentraciones escogidas para la realización de esta etapa fueron para: Camarones 160g/l; Hoyos 1 200g/l y Hoyos 2 180g/l. En esta fase se contaron un total de 3.432 huevos y 2.867 larvas; la supervivencia de un estadio al otro presentó un porcentaje de 83.54%. Los datos transformados, sin procesar, se muestran en el anexo 4.

El análisis de varianza arrojó diferencias significativas solamente en la preferencia de sitio de oviposición en los factores concentración ($p = 0.0161$) e interacción Concentración x Población ($p = 0.0004$) (ver tabla 5a y b). Estas diferencias se aprecian mejor en el análisis de comparaciones múltiples del cual se puede deducir que *M. communis* en una concentración de 200 g/l fue el medio preferido como sitio de oviposición por la población Hoyos 1 y este mismo cactus fue elegido por Hoyos 2 pero a una concentración de 180g/l. En Camarones, aunque no se evidenciaron diferencias significativas ($p = 0.1424$, ver tabla 5a y b), sí se observó una marcada tendencia hacia preferir el medio enriquecido con *L. griseus*, a una concentración de 160g/l (ver cuadro 6). De tres las concentraciones elegidas

por las poblaciones, la que presentó menor varianza fue la de 160 g/l en Camarones (ver fig. 16). Aunque en la etapa larval no se evidenciaron diferencias significativas, es importante resaltar que las concentraciones que presentaron menores varianzas corresponden a las mismas elegidas para oviposición (ver fig. 17).

Tabla No. 5a. Análisis de Varianza para los datos de la etapa 2 del experimento II, Camarones.

Población de Camarones		
Factor	Oviposición	Larvas 3r instar
Concentración	0,0000*	0,1424

Tabla No. 5b. Análisis de Varianza para los datos de la etapa 2 del experimento II, Hoyos 1 y 2.

Poblaciones de Hoyos		
Factor	Oviposición	Larvas 3r instar
Concentración	0,0161*	0,2808
Población	0,7983	0,8084
Concentración x Población	0,0004*	0,3526

*Datos significativos.

Cuadro 6. Grupos homogéneos para los datos de oviposición de las poblaciones de Hoyos (A) y de la población de Camarones (B) en el experimento II, parte 2.

A

Población	Concentración ¹	Promedio	Grupos homogéneos*
Hoyos 2	180	0,8121	
Hoyos 1	200	0,8386	
Hoyos 2	170	0,9451	
Hoyos 1	190	0,9717	
Hoyos 1	180	0,9813	
Hoyos 1	170	0,9843	
Hoyos 2	190	0,9935	
Hoyos 2	200	0,9937	
Hoyos 1	160	0,9952	
Hoyos 2	160	0,9996	

B

Concentración ¹	Promedio	Grupos homogéneos*
160	0,8096	
170	0,9768	
180	0,9899	
190	0,9971	
200	0,999	

¹Concentración del medio en g/l.

*Grupos en cuyos integrantes no hay diferencias significativas en oviposición.

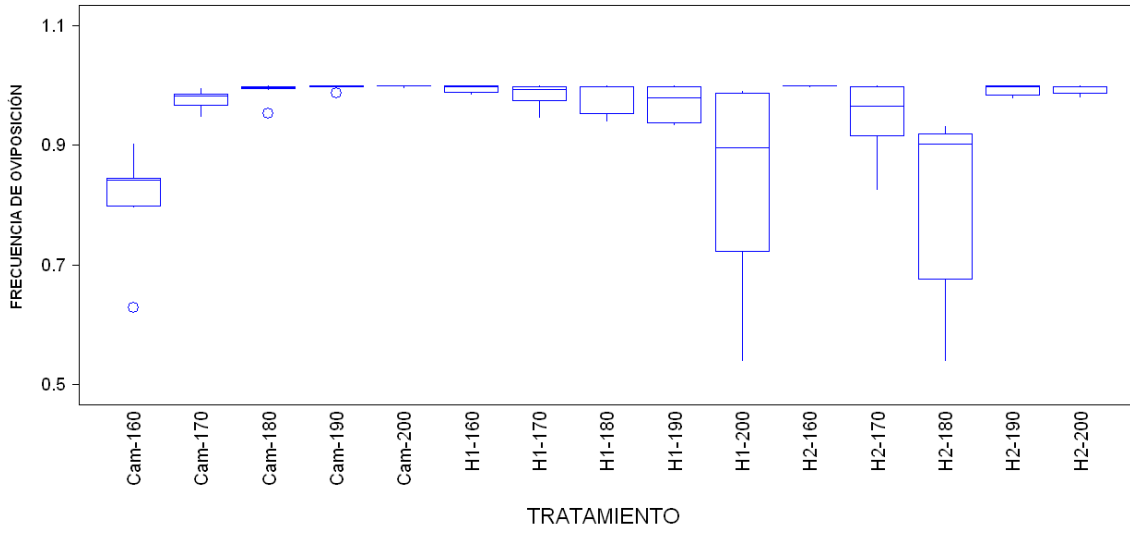


Figura 16. Cajas de promedios de oviposición en la etapa 2 del experimento II. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: población de Hoyos 2, 160:160g/l; 170: 170g/l, 180: 180g/l; 190: 190g/l, 200: 200g/l.

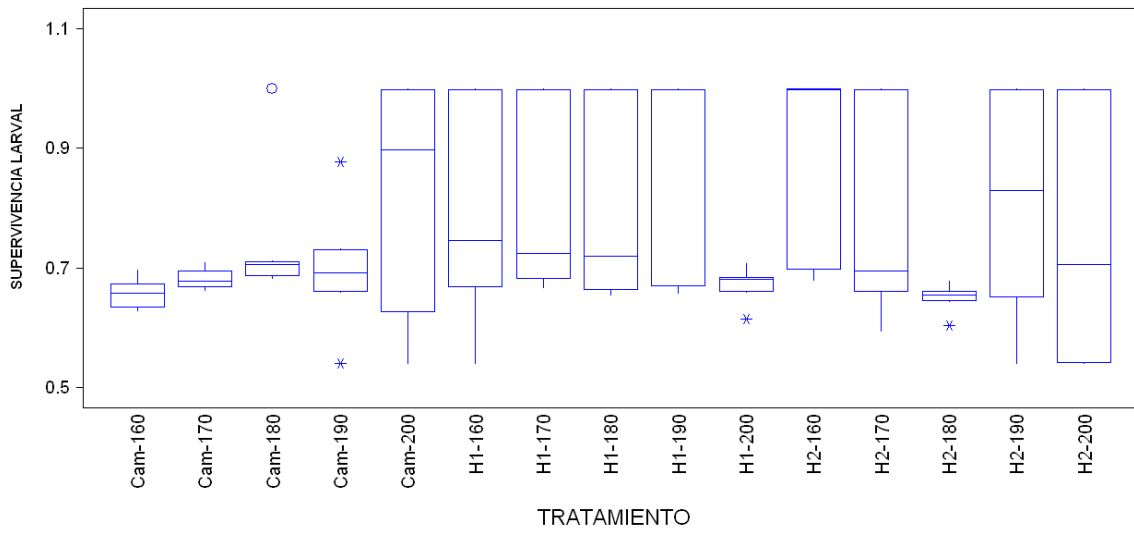


Figura 17. Cajas de promedios de supervivencia larval en la etapa 2 del experimento II. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: población de Hoyos 2, 160:160g/l; 170: 170g/l, 180: 180g/l; 190: 190g/l, 200: 200g/l.

DISCUSIÓN

D. uniseta y *D. venezolana*, en relación con sus especies hermanas *D. martensis* y *D. starmeri*, han sido muy poco estudiadas. De las cuatro especies del enjambre *martensis*, *D. uniseta* podría catalogarse como la más difícil de cultivar en el laboratorio. Adicionalmente, en la mayoría de las colectas realizadas - a lo largo de más de una década en los sitios de origen de las cepas -, su frecuencia es relativamente baja. Los datos publicados hasta el momento, suponen especificidad de nicho para esta especie. Esta última condición ha sido la base de la escogencia de *D. uniseta* como modelo biológico de este trabajo, cuyo propósito fundamental ha sido comprobar si existe realmente una monofagia o, si por el contrario, el uso diferencial del sustrato, para la oviposición y el ulterior desarrollo de los individuos, frente a una oferta variada, podría arrojar indicios sobre los procesos de adaptación y divergencia de las poblaciones alopatricas de Tatacoa y Guajira.

Se puede afirmar que los objetivos general y específicos del trabajo se lograron, dado que los resultados experimentales permitieron establecer, mediante el conteo del número de huevos, depuestos en cada uno de los tipos de medio de cultivo, un uso diferencial del sustrato durante la escogencia del medio en el momento de la oviposición, evidenciando de esta manera procesos diferenciales de adaptación, por parte de las cepas, a un nicho trófico particular. Las hembras provenientes de Camarones (Guajira) escogieron preferencialmente para la oviposición el medio enriquecido con el cactus *L. griseus*, mientras que las provenientes de Hoyos 1 y 2 (Huila) ovipositaron más eficientemente en el medio que contenía *M. communis* (ver fig 10).

El fenómeno de la preferencia de nicho trófico es común en muchas especies de *Drosophila*, y especialmente en las cactofílicas. Por ejemplo, en un estudio realizado por R'Kha *et al.*, (1991), a *D. sechellia* y *D. simulans*, se les permitió elegir entre medios de

cultivo enriquecidos con *Morinda citrifolia* o con banano. La primera especie presentó marcada preferencia por el primer tipo de medio, mientras que *D. simulans* eligió el de banano. Otro estudio que evidencia este tipo de comportamiento lo realizaron Ruiz & Heed (1988) en muestras de cactus recolectadas en la naturaleza en las cuales encontraron que las especies *D. nigrospiracula*, *D. spenceri*, *D. mojavenensis* y *D. arizonensis* emergían con mayor frecuencia de las muestras de cactus columnares de *Stenocereus sp.*, mientras que *D. aldrichi*, *D. longicornis* y *D. meridiana* emergían más de *Opuntia wilcoxii*.

Otro aspecto interesante a considerar es que la preferencia por un sustrato en el momento de la oviposición no necesariamente garantiza el éxito de la sobrevivencia en etapas posteriores del desarrollo. Los resultados del presente estudio mostraron que el porcentaje promedio de huevos que llegó a adulto en los experimentos realizados fue de 51.83%. Este valor es similar al obtenido por Starmer (1982) en *D. mojavenensis*, especie también cactofílica.

La cuestión es que la eficiencia en el uso del sustrato, mostrada por las diferentes cepas, en la escogencia de medio para la oviposición, varía durante las diferentes etapas del desarrollo, en los medios de cultivo ofertados, tal como se plantea en las hipótesis. Por ejemplo, los datos de sobrevivencia de los individuos de la cepa de Camarones, en la primera parte de este estudio muestran que las hembras ovipositaron preferencialmente en el medio enriquecido con *L. griseus*, no obstante, el porcentaje de progenie que llegó a adulto es mayor en *O. wentiana* (ver fig. 11); este patrón se mantuvo cuando se examinó cada estadio por separado desde el de larva (pupa y adulto, ver anexo 5). Esto quiere decir que tal como lo han reportado Betancourt 2007 y Flórez 2003 en *D. starmeri* y, Murillo, 2005, en *Z. indianus*, el estadio en el que se ve una marcada diferencia en las sobrevivencias y que, de alguna manera determina en forma importante el destino de los individuos, es el de huevo a larva. Estos resultados podrían resultar de gran importancia en términos del mantenimiento de las cepas en el laboratorio.

Para entender la supervivencia diferencial por parte de la progenie de cada cepa estudiada, se deben tener en cuenta el papel que juega en el desarrollo de *D. uniseta* la cantidad y tipo

de levaduras asociado a cada cactus y la toxicidad de las sustancias presentes en los mismos. En los cactus la cantidad y tipo de levaduras varía de acuerdo a la especie. En los columnares *Stenocereus gummosus* y *Myrtillocactus cochal*, Starmer (1982) pudo evidenciar una mayor cantidad de la levadura *Pichia cactophila* en el primero y una frecuencia muy alta de *Candida sonarensis* en el segundo, asociadas ambas a los hospederos de *D. mojavensis*. La necrosis en los cactus columnares, produce generalmente un microhábitat tóxico (Kircher, 1982) y en el género *Opuntia* sucede lo contrario (Fogleman & Abril, 1990). Además se conoce que la toxicidad de los hospederos afecta considerablemente la supervivencia de la progenie de su huésped, como lo reportó R'Kha *et al.* (1991) en la supervivencia de las distintas etapas del desarrollo de las especies *D. sechellia* y *D. simulans*, en dos tipos de medio diferentes (banano y *M. citrifolia*); más del 90% de los huevos de *D. sechellia* llegaron a adultos en *M. citrifolia*, mientras pocos individuos de *D. simulans* lo hicieron en el mismo medio. En el caso de los individuos de Camarones aquí analizados, se manifestó mayor sobrevivencia en *O. wentiana*, esta respuesta podría atribuirse, al menos en parte, a la no toxicidad que se produce en este cactus.

Un factor que explicaría por qué se presenta una mayor oviposición en el medio enriquecido con *L. griseus* por parte de la población de Camarones podría ser la adaptación de la cepa de estudio al medio de cultivo. Cuando una cepa es mantenida en el laboratorio en un medio de cultivo enriquecido con algún extracto alimentario por varias generaciones, esta puede adaptarse al medio. Las cepas utilizadas en esta investigación fueron mantenidas en el laboratorio en medio de maíz enriquecido con extracto de *L. griseus*. Antes de iniciar este estudio, la cepa de Camarones llevaba 6 meses en el laboratorio y 8 meses las de Hoyos 1 y 2. Esta condición podría hacer pensar que la respuesta en la elección de sitio de oviposición favorecería escoger el medio con el mismo tipo de cactus. Pese a que es cierto que la oviposición en los individuos de Camarones fue más alta en este cactus, las poblaciones de Hoyos eligieron el cactus *M. communis* independientemente del tiempo que habían sido mantenidas en el laboratorio, esto descarta el efecto que la adaptación por el medio de cultivo pudo tener en la elección de las hembras de Camarones. De hecho, se ha establecido que este factor no genera ruido en los resultados arrojados por estudios

similares cuando se utilizan cepas jóvenes (de menos de un año de establecidas, Sgrò & Partridge 2000). La respuesta de la elección de sitio de oviposición en cada una de las cepas de *D. uniseta* estudiadas es concordante con el cactus que se encuentra en mayor presencia en el hábitat de cada localidad colectada. En Camarones *L. griseus* y *O. wentiana* son los más comunes, mientras que en el Desierto Gris de la Tatacoa, de donde provienen las poblaciones de Hoyos, la frecuencia de *M. communis* es muy alta respecto a Camarones (ver figs. 7, 8 y 9, y tabla 1).

Por otro lado, vale la pena considerar que existe una relación entre las sustancias volátiles y el quimiotaxismo de *Drosophila* por los huéspedes. En *D. melanogaster* y *D. sechellia* se estableció que sus antenas responden principalmente a la presencia de hexanoatos, mientras que la cabeza a ácidos volátiles (Dekker *et al.*, 2006). La elección de sitio para la oviposición, sin embargo, está basada genéticamente y muy probablemente mediada por genes que determinan la percepción de las sustancias volátiles de sus hospederos, independientemente de que su progenie se desempeñe bien en la planta que elige. Matsuo *et al.* (2007) han podido demostrar que esta elección se encuentra estrechamente correlacionada con la presencia de genes de proteínas de unión a sustancias volátiles. En su estudio, se pudo establecer que los genes *Obp57d* y *Obp57e* (codificantes para receptores de sustancias volátiles), están involucrados en la atracción de *D. sechellia* hacia *M. citrifolia* y que cuando se escinden estos genes, la preferencia deja de existir.

En el experimento II se seleccionaron individuos que provenían de huevos que habían sido ovipositados en una determinada concentración de un mismo cactus, y se les permitió elegir entre las mismas concentraciones en que habían sido evaluados sus padres, con el fin de determinar si su elección era o no diferente a la mostrada por ellos (experimentos II, etapa 2). Las concentraciones usadas en este experimento fueron escogidas con base a los resultados de un ensayo preliminar. Inicialmente se partió de la concentración de cactus que tenían los medios de cultivo utilizados en el experimento I (i.e. 50g/l) y se escogieron dos por encima y dos por debajo de esta, haciendo que cada concentración fuera el doble de la anterior (i.e. 12.5g/l, 25g/l, 50g/l, 100g/l y 200g/l); en estas concentraciones se evaluó la oviposición de cada población. Debido a que las tres poblaciones prefirieron siempre la

concentración de 200g/l (datos no mostrados), se optó entonces por utilizar esta como la concentración más alta y estrechar la diferencia entre concentraciones mediante la disminución de 10g/l a cada concentración y obtener así el gradiente de concentraciones aquí utilizado. Debido a que se obtuvo oviposición en al menos tres de las concentraciones luego de haber hecho el cambio, se optó por utilizar este conjunto de concentraciones para el segundo experimento.

Los resultados del experimento II en conjunto (i.e. etapas 1 y 2), indicaron que los individuos de Camarones y Hoyos 2 presentaron diferencias significativas en la escogencia de la concentración del medio. Los de Camarones eligieron la concentración de 160g/l y los de Hoyos 2 la de 180g/l; vale la pena resaltar que estas mismas concentraciones habían sido escogidas por sus padres como sitio de oviposición. A pesar de que en Hoyos 1 no hubo diferencias significativas, sí se observó una tendencia hacia elegir la misma concentración que habían escogido sus padres (200 g/l, ver fig. 17). Es muy interesante que la respuesta de la F₁ en las tres poblaciones analizadas haya sido concordante y es prioritario evaluar este efecto en las concentraciones restantes, en generaciones posteriores y en retrocruces, para poder determinar si este efecto se puede fundamentar genéticamente (Coye & Orr, 2004). Adicionalmente, en los cruces directo y recíproco realizados entre las poblaciones de Camarones y Hoyos 2 (ver experimento I, etapa II), también se encontró que la F₁ elegía el mismo tipo de cactus en que ovipositaron en mayor cantidad sus padres (medios enriquecidos con *M. communis* y *L. griseus*). La evidencia anteriormente mencionada no descarta la hipótesis de la existencia de un componente genético en la escogencia de sitio de oviposición.

Otro resultado interesante se detectó en los cruces interpoblacionales, en los cuales se evidenció una respuesta asimétrica respecto a la cantidad de huevos depuestos y a la proporción en que fueron ovipositados en los diferentes medios enriquecidos con extracto de cactus. La F₁ del cruce directo (♀Camarones x ♂Hoyos 2) eligió en proporción 1:1 los medios con *L. griseus* y *M. communis*. El recíproco (♀Hoyos 2 x ♂Camarones) escogió los mismos medios, pero en una proporción 2:1; además se observaron diferencias significativas en la productividad entre ambos cruces ($p = 0.0182$).

Vale la pena considerar que en la localidad de Camarones, los cactus más comunes son *O. wentiana* y *L. griseus* y se encuentra en muy baja frecuencia *M. communis*. En el Desierto de la Tatacoa hay mayor abundancia de cactus, pero es muy alta la de *M. communis* respecto a la localidad de Camarones. La respuesta asimétrica observada en los cruces interpoblacionales puede ser un reflejo de la divergencia poblacional producto de la adaptación local; estas poblaciones están separadas geográficamente por más de 1.000km. Por otro lado, la atracción diferencial por cactus hospederos, en poblaciones alopátricas, podría generar a largo plazo una divergencia evolutiva entre las mismas. Adicionalmente, los fenómenos de asimetría en las tasas de eclosión y en la producción de progenie viable entre los cruces directo y recíproco entre poblaciones divergentes son comunes, siendo el caso más extremo la Regla de Haldane (Coyne & Orr, 2004:284), que se ha propuesto es el paso anterior a la especiación (Coyne & Orr, 2004). Además, hay que tener en cuenta que el aislamiento por hábitat es un factor determinante en la especiación, al reducir la posibilidad de encuentros heteoespecíficos y disminuir la probabilidad de producción de individuos híbridos que mantengan el flujo genético entre poblaciones (Rundle & Nosil, 2005).

En el caso que se documenta aquí, es probable que en la naturaleza, la selectividad juegue un papel muy importante en la divergencia entre poblaciones de *D. uniseta*, factor que sería interesante explorar en estudios posteriores con esta especie debido a que como modelo biológico presenta la característica más importante que se requiere para estudios de ese tipo: preferencia de sitio de oviposición.

CONCLUSIONES

- Los individuos de *D. uniseta* estudiados, presentan una respuesta diferencial en la elección de medio de maíz enriquecido con cactus como para la oviposición.
- La población de Camarones escoge principalmente el medio enriquecido con *L. griseus*, mientras que Hoyos 1 y 2, el medio enriquecido con *M. communis*, respuesta concordante con la distribución de los cactus en el hábitat de cada población
- La supervivencia de huevos, larvas, pupas y adultos, de la población de Camarones se incrementa significativamente en el medio enriquecido con *O. wentiana*. Este mismo efecto se manifestó en las poblaciones de Hoyos, pero en el medio enriquecido con *M. communis*.
- Los individuos F₁ mostraron la misma preferencia por el sitio de oviposición que presentaron sus padres, tendencia que no descarta la posibilidad de la existencia de un componente genético en este comportamiento.
- Las poblaciones alopátricas Hoyos 2 y Camarones presentan una respuesta asimétrica en la cantidad y proporción de huevos ovipositados en los medios enriquecidos con *M. communis* y *L. griseus*, posiblemente generada por la adaptación de cada población a su hábitat local.
- Las preferencias mostradas por las poblaciones de *D. uniseta* son concordantes con la distribución de los cactus en el hábitat natural de cada población.
- El tipo de cactus elegido por *D. uniseta* en los experimentos realizados no soporta la hipótesis de que sea una especie monófaga.

PERSPECTIVAS A FUTURO

En futuros estudios sería interesante:

- Determinar las frecuencias de los cactus en cada uno de los sitios de colecta, y correlacionarla con los resultados aquí obtenidos.
- Establecer el efecto que la microflora de cada cactus tiene en la escogencia, mediante la realización del experimento con extractos estériles de estos.
- Determinar si a este nivel (selección de nicho), si existe divergencia evolutiva entre las poblaciones aquí estudiadas.
- Evaluar el efecto de la preferencia de sitio de oviposición en tiempo de desarrollo de cada una de las poblaciones.
- Estudiar emergencias de larvas en frutos de diferentes cactus en diferentes localidades.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez, N.; L. Mercier, M. Hossaert-Mckey, J. Contreras G., G. Kunstler, A. Aebi & b. Benrey. 2006. Ecological distribution and niche segregation of sibling species: the case of bean beetles, *Acanthoscelides obtectus* Say and *A. obvelatus* Bridwell. *Ecol.Entomol.* 31(6):582-590.
- Artzy-Randrup, Y. & A.S. Kondrashov. 2006. Sympatric speciation under incompatibility selection. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 103(31):11619-11624.
- Ashburner, M. 1989. *Drosophila: a laboratory handbook*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Barluenga, M.; K.N. Stölting, W. Salzburger, M. Muschick & A. Meyer. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439: 719-723.
- Betancourt, L.A. 2007. Aislamiento reproductivo en poblaciones alopátricas colombianas de *Drosophila starmeri*. Tesis Maestría. Universidad de Los Andes. Bogotá (Colombia).
- Brehm, A.; D.J. Harris, M. Hernández, J.A. Perez, J.M. Larruga, F.M. Pinto & A.M. González AM. 2004. Phylogeography of *Drosophila subobscura* from North Atlantic islands inferred from *mtDNA* A+T rich region sequences. *Mol.Phylogenet.Evol.* 30(3):829-34.
- Benado, M.; M.C. Navarro & C. De La Rosa. 1979. *Drosophila uniseta* en Venezuela. *ActaCient.Venez.* 30:237-238.
- Coyne, J.A. & H.A. Orr. 2004. *Speciation*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- De Brito, R.A.; M.H. Manfrin & F.M. Sene. 2002. Mitochondrial DNA phylogeography of Brazilian populations of *Drosophila buzzatii*. *Genet.Mol.Biol.* 25(2):161-171.
- Dekker, T.; I. Ibba, K.P. Siju, M.C. Stensmyr & B.S. Hansson. 2006. Olfactory Shifts Parallel Superspecialism for Toxic Fruit in *Drosophila melanogaster* Sibling, *D. sechellia*. *Curr.Biol.* 16(1):101-109.

- Durando, C.M.; R.H. Baker, W.J. Etges, W.B. Heed, M. Wasserman & R. DeSalle. 2000. Phylogenetic Analysis of the *repleta* Species Group of the Genus *Drosophila* Using Multiple Sources of Characters. *Mol. Phylogenet. Evol.* 16(2): 296-307.
- Fanara, J.J. & E. Hasson. 2001. Oviposition acceptance and fecundity Schedule in the cactophilic sibling species *Drosophila buzzatii* and *D. koepferae* on their natural hosts. *Evolution* 55(12):2615-2619.
- Faucon, P. 2007. Barbed wire Cereus, Pitahaya Anaranjada: *Acanthocereus tetragonus*. [Online]. Last updated on April 29th, 2007. Browsed on May 17th, 2007. Available at http://www.desert-tropicals.com/Plants/Cactaceae/Acanthocereus_tetragonus.html
- Faucon, P. 2007a. *Melocactus intortus*. [Online]. Last updated on April 29th, 2007. Browsed on May 17th, 2007. Available at http://www.desert-tropicals.com/Plants/Cactaceae/Melocactus_communis.html
- Faucon, P. 2007b. Pitayo de Mayo: *Stenocereus griseus*. [Online]. Last updated on April 29th, 2007. Browsed on May 17th, 2007. Available at http://www.desert-tropicals.com/Plants/Cactaceae/Stenocereus_griseus.html
- Flórez, N.Y. 2003. Efecto del tipo de dieta en la productividad de cuatro (4) cepas de laboratorio de *Drosophila starmeri* provenientes de la trampa Camarones-Riohacha (Guajira, 1990). Tesis Biólogo. Universidad del Tolima. Ibagué (Colombia).
- FlyBase. 2004. Species abbreviations. [Online]. Last updated on October 20th, 2004. Browsed on April 29th, 2005. Available at <http://flybase.bio.indiana.edu/docs/nomenclature/lk/species-abbreviations.txt>
- FlyBase. 1999. Index of species. [Online]. Last updated on March 27th, 1999. Browsed on April 29th, 2006. Available at <http://bioinfo.hku.hk/db/flybase/FLYBASE/allied-data/species/species.txt>
- Fogleman, J.C. 1982. The Role of Volatiles in the Ecology of Cactophilic *Drosophila*. In: Barker, J.S.F. & W.T. Starmer (Eds.). *Ecological Genetics and Evolution: The Cactus-Yeast-Drosophila Model System*. Sydney: Academic Press Australia. Pp. 191-206.
- Fogleman, J. C., & J. R. Abril. 1990. Ecological and evolutionary importance of host plant chemistry. In: Barker, J.S.F.; W.T. Starmer & R.J. Macintyre (Eds.). *Ecological and evolutionary genetics of Drosophila*. New York: Plenum. Pp. 121–143.

- Fontdevila, A. 1982. Recent Developments on the Evolutionary History of the *Drosophila mulleri* Complex in South America. In: Barker, J.S.F. & W.T. Starmer (Eds.). Ecological Genetics and Evolution: The Cactus-Yeast-*Drosophila* Model System. Sydney: Academic Press Australia. Pp. 81-95.
- Forister, M.L.; A.G. Ehmer & D.J. Futuyma. 2007. The genetic architecture of a niche: variation and covariation in host use traits in the Colorado potato beetle. *J.Evol.Biol.* 20(3):985-996.
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sunderland: Sinauer.
- Gross, B.L. & L.H. Rieseberg. 2005. The Ecological Genetics of Homoploid Hybrid Speciation. *J. Hered.* 96(3):241-252.
- Hey, J. & R. Nielsen. 2004. Multilocus Methods for Estimating Population Sizes, Migration Rates and Divergence Time, With Applications to the Divergence of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Genetics* 167:747-760.
- Hickman, C.P.; L.S. Roberts & A. Larson. 1994. *Zoología: Principios Integrales*. 9^a ed. Madrid: Interamericana·McGraw-Hill.
- Jaenike, J. 1986. Genetic complexity of host-selection behavior in *Drosophila*. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 83:2148-2151.
- Kern, A.D.; C.D. Jones & D.J. Begun. 2004. Molecular Population Genetics of Male Accessory Gland Proteins in the *Drosophila simulans* Complex. *Genetics* 167:725-735.
- Kircher, H. 1982. Chemical composition of cacti and its relationship to Sonoran Desert *Drosophila*. In: Barker, J.S.F. & W.T. Starmer (Eds.). Ecological Genetics and Evolution: The Cactus-Yeast-*Drosophila* Model System. Sydney: Academic Press Australia. Pp. 143– 158.
- Kruuk, L.E.B.; T.H. Clutton-Brock, J. Slate, J.M. Pemberton, S. Brotherstone & F.E. Guinness. 2000. Heritability of fitness in a wild mammal population. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 97(2):698-703.
- Laland, K.N.; F.J. Odling-Smee & M.W. Feldman. 1999. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 96:10242-10247.
- Lai, B.-C.G. & A.S. Pullin. 2004. Phylogeography, genetic diversity and conservation of the large copper butterfly *Lycaena dispar* in Europe. *J.InsectConserv.* 8(1):27-36.

- Lazzaro, B.P. & A.G. Clark. 2003. Molecular Population Genetics of Inducible Antibacterial Peptide Genes in *Drosophila melanogaster*. *Mol.Biol.Evol.* 20(6):914-923.
- Lewis, P.O. 2001. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology & Evolution* 16(1):30-37.
- Machado, C.A.; N. Robbins, M.T.P. Gilbert & E.A. Herre. 2005. Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 102:6558-6565.
- Marussich, W.A. & C.A. Machado. 2007. Host-specificity and coevolution among pollinating and nonpollinating New World fig wasps. *Mol.Ecol.* 16 (9):1925–1946.
- Matsuo, T.; S. Sugaya, J. Yasukawa, T. Aigaki & Y. Fuyama. 2007. Odorant-Binding Proteins OBP57d and OBP57e Affect Taste Perception and Host-Plant Preference in *Drosophila sechellia*. *PLoS.Biol.* 5(5).
- Matzkin, L.M. 2004. Population Genetics and Geographic Variation of Alcohol Dehydrogenase (Adh) Paralogs and Glucose-6-Phosphate Dehydrogenase (G6pd) in *Drosophila mojavensis*. *Mol.Biol.Evol.* 21(2):276–285
- Mendenhall, W. & T. Sincich. 1997. *Probabilidad y Estadística para Ingeniería y Ciencias*. 4ª ed. México: Prentice Hall.
- Michalak, P.; I. Minkov, A. Helin, D.N. Lerman, B.R. Bettencourt, M.E. Feder, A.B. Korol & E. Nevo. 2001. Genetic evidence for adaptation-driven incipient speciation of *Drosophila melanogaster* along a microclimatic contrast in “Evolution Canyon,” Israel. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 98(23): 13195-13200.
- Mirol, P.M.; M.A. Schäfer, L. Orsini, J. Routtu, C. Schlötterer, A. Hoikkala & R.K. Butlin. 2007. Phylogeographic patterns in *Drosophila montana*. *Mol.Ecol.* 16(5):1085-1097.
- Montaña A., D.A. 1987. Análisis genético de la variación alozímica en el cluster *martensis* del grupo *repleta* de *Drosophila* en la Guajira Colombiana. Tesis Maestría. Universidad de Los Andes. Bogotá (Colombia).
- Montgomery, D.C. 2001. *Design and Analysis of Experiments*. 5th ed. New York: John Wiley & Sons Inc.

- Mora, J. 2004. El neodarwinismo: una vision histórica. En: F. Ramírez, O.A. Balbín, A. Betancourt, J. Mora, M. Ángel & J.C. Vega. *Biólogos Lejos del Equilibrio: Nuevas Metáforas Evolutivas*. Bogotá, D.C.: Ed. Universidad Nacional de Colombia. Pp. 1-16.
- Murillo, M.P. 2005. Efecto de la temperatura y la dieta alimentaria sobre la capacidad reproductiva de una población natural de *Zaprionus Indianus* (Diptera: Drosophilidae). Tesis Biólogo. Universidad de Los Andes. Bogotá (Colombia).
- Murphy H.T. & J. Lovett-Doust. 2007. Accounting for regional niche variation in habitat suitability models. *Oikos* 116(1):99-110.
- Mustonen, V. & M. Lässig. 2005. Evolutionary population genetics of promoters: Predicting binding sites and functional phylogenies. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 102(44): 15936–15941.
- NCBI (National Center for Biotechnology Information). 2005. *Drosophila uniseta*. [Online]. Last updated on October 12th, 2005. Browsed on April 29th, 2005. Available at <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=115075>
- Petruzzi, E.E.; P.H. Niewiarowski & F.B.-G. Moore. 2006. The role of thermal niche selection in maintenance of a colour polymorphism in redback salamanders (*Plethodon cinereus*). *Front.Zool.* 3:10.
- Polanco, M.M. E. De. 1998. Estudios cromosomicos comparados de *Drosophila repleta* (Cepa de Siboney Cuba) vs. *Drosophila repleta* (Wharton 1942) y *Drosophila martensis* (Valledupar, Barrancas y Riohacha). Tesis Doctorado. Universidad de Los Andes. Bogotá (Colombia).
- Pfeiler, E.; N.M. Ngo & T.A. Markow. 2005. Linking behavioral ecology with population genetics: insights from *Drosophila nigrospiracula*. *Hereditas* 142:1-6.
- R'Kha, S.; P. Capy & J.R. David. 1991. Host-plant specialization in the *Drosophila melanogaster* species complex: A physiological, behavioral, and genetical analysis. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 88:1835-1839.
- Rodríguez-Trelles, F.; L. Alarcón & A. Fontdevila. 2000. Molecular Evolution and Phylogeny of the *buzzatii* Complex (*Drosophila repleta* Group): A Maximum-Likelihood Approach. *Mol.Biol.Evol.* 17(7): 1112-1122.
- Romero C., R. 1991. *Frutas silvestres de Colombia*. 2^a ed. Bogotá: Instituto Colombiano de Cultura Hispánica.

- Ruiz, A.; A. Fontdevila & M. Wasserman. 1982. The Evolutionary History of *Drosophila buzzatii*. III. Cytogenetic relationships between two sibling species of the *buzzatii* cluster. *Genetics* 101: 503-518.
- Ruiz, A. & W.B. Heed. 1988. Host-Plant Specificity in the Cactophilic *Drosophila mulleri* Species Complex. *J.Anim.Ecol.* 57(1):237-249.
- Ruiz, A.; J.M. Ranz, M. Cáceres, C. Segarra, A. Navarro1 & A. Barbadilla. 1997. Chromosomal evolution and comparative gene mapping in the *Drosophila repleta* species group. *Braz.J.Genet.* 20(4). ISSN 0100-8455.
- Ruiz, A. & M. Wasserman. 1993. Evolutionary cytogenetics of the *Drosophila buzzatii* species complex. *Heredity* 70:582-596.
- Rundle H.D. & P. Nosil. 2005. Ecological speciation. *Ecol.Lett.* 8(3):336-352.
- Sánchez, A. 1987. Relaciones filogenéticas en los clusters *buzzatii* (Grupo *repleta*) y *martensis* de *Drosophila*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. Facultat de Ciències. Bellaterra. 458p.
- Savolainen, V.; M.-C. Anstett, C. Lexer, I. Hutton, J.J. Clarkson, M.V. Norup, M.P. Powell, D. Springate, N. Salamin & W.J. Baker. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441:210-213.
- Schulze, D.H. & C.S. Lee. 1986. DNA Sequence comparison among closely related *Drosophila* species in the *mulleri* complex. *Genetics* 113: 287-303.
- Sgrò, C.M. & L. Partridge. 2000. Evolutionary Responses of the Life History of Wild-Caught *Drosophila melanogaster* to Two Standard Methods of Laboratory Culture. *Am.Nat.* 156:341-353.
- Srivastava, T. & B.N. Singh. 1993. Intraspecies variation with respect to oviposition site preference in certain Indian species of *Drosophila*. *Evoluc.Biol.* 7:193-205.
- Starmer, W.T. 1982. Associations and Interactions Among Yeasts, *Drosophila* and Their Habitats. In: Barker, J.S.F. & W.T. Starmer (Eds.). *Ecological Genetics and Evolution: The Cactus-Yeast-Drosophila Model System*. Sydney: Academic Press Australia. Pp. 159-174.
- Sugihara, G.; L.F. Bersier, T.R.E. Southwood, S.L. Pimm & R.M. May. 2003. Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities. *Proc.Natl.Acad.Sci. USA* 100(9):5246-5251.

- Svanbäck, R. & L. Persson. 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *J.Anim.Ecol.* 73:973-982.
- Vásquez T., G.A.M. 1993. *Ecología y Formación Ambiental*. México: McGraw-Hill.
- Wasserman, M. & H.R. Koepfer. 1979. Cytogenetics of the South American *Drosophila mulleri* complex: the *martensis* cluster. More interspecific sharing of inversions. *Genetics* 93: 935-946.
- Wasserman, M.; H.R. Koepfer & B.L. Ward. 1973. Two New *repleta* Group Species of the Genus *Drosophila* (Diptera:Drosophilidae) from Venezuela. *Ann.Ent.Soc.Am.* 66: 1239-1242.
- Wilkinson, G.S.; J.G. Swallow, S.J. Christensen & K. Madden. 2003. Phylogeography of Sex Ratio and Multiple Mating in Stalk-Eyed Flies from Southeast Asia. *Genetica* 117(1):37-46.
- Yang Y.; Y.P. Zhang Y.H. Qian & Q.T. Zeng. 2004. Phylogenetic relationships of *Drosophila melanogaster* species group deduced from spacer regions of histone gene H2A-H2B. *Mol.Phylogenet.Evol.* 30(2):336-43.

A N E X O S

Anexo 1. Datos transformados sin procesar, de la primera etapa del experimento I.

Población	Medio	Réplica	Oviposición	Paso entre estadios			
				Larvas 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
Camarones	<i>L. griseus</i>	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9148	0,7271	0,7317	0,6898	0,8963
		3	0,8467	0,6778	0,8224	0,6452	0,9070
		4	0,8208	0,7494	0,7348	0,6572	0,8958
		5	0,7121	0,7299	0,6383	0,6261	0,8302
	<i>A. pitajaya</i>	1	0,8589	0,7648	0,7556	0,5735	0,8870
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	0,9950	0,7594	0,7216	0,7184	0,9144
	<i>M. communis</i>	1	0,9930	0,6145	0,6967	0,7317	0,8549
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>O. wentiana</i>	1	0,9414	0,6410	0,5990	0,6034	0,7317
		2	0,8341	0,6912	0,7556	0,6474	0,8776
		3	0,9052	0,7317	0,8686	0,6546	0,9450
		4	0,9241	0,6849	0,6967	0,5663	0,8065
		5	0,9926	0,5970	0,7380	0,6600	0,8330
	Control	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Hoyos1	<i>L. griseus</i>	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	0,8887	0,7648	0,7556	0,6967	0,9211
	<i>A. pitajaya</i>	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9305	0,7859	0,7648	0,7556	0,9450
		3	0,8821	0,7698	0,7125	0,8411	0,9530
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i>	1	0,8366	0,6693	0,7342	0,7109	0,8835
		2	0,8110	0,6675	0,7556	0,7859	0,9211
		3	0,8730	0,7380	0,7317	0,8253	0,9450
		4	0,6216	0,6011	0,7248	0,5838	0,7859
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000

	<i>O. wentiana</i>	1	0,9130	0,6107	0,7154	0,7440	0,8692
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	0,9950	0,7859	0,5403	0,8776	0,9450
		5	0,8659	0,6835	0,7125	0,6546	0,8549
	Control	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Hoyos2	<i>L. griseus</i>	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	0,8210	0,7457	0,7556	0,5735	0,8776
		4	0,9855	0,6967	0,7317	0,7125	0,8931
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>A. pitqaya</i>	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,8482	0,7859	0,7728	0,8043	0,9578
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i>	1	0,7753	0,6724	0,6641	0,7042	0,8496
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	0,9865	0,7184	0,6967	0,7317	0,8954
		4	0,6752	0,5966	0,6239	0,6581	0,7568
		5	0,5403	0,5976	0,5403	0,7317	0,7663
	<i>O. wentiana</i>	1	0,9681	0,6967	0,7728	0,7470	0,9211
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	0,9742	0,7125	0,7556	0,6967	0,9028
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	Control	1	0,9980	0,8253	0,7859	0,8776	0,9801
		2	0,9040	0,7042	0,6474	0,6629	0,8370
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000

Anexo 2. Datos transformados sin procesar, de la segunda etapa del experimento I.

Población	Medio	Réplica	Paso entre estadios				
			Oviposición	Larvas 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
♀ Camarones x ♂ Hoyos 2	<i>L. griseus</i>	1	0,9221	0,6063	0,6659	0,7027	0,8180
		2	0,8776	0,7147	0,6287	0,7817	0,8939
		3	0,6181	0,6315	0,6116	0,6182	0,7436
		4	0,5924	0,7082	0,7258	0,7619	0,9135
		5	0,9671	0,5875	0,7668	0,7676	0,8973
		6	0,8878	0,5655	0,7526	0,6452	0,8219
		7	0,9810	0,5403	0,5918	0,7429	0,7728
		8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>A. pitqaya</i>	1	0,9999	0,5403	0,5403	0,8776	0,8776
		2	0,9980	0,6303	0,8776	0,5403	0,9028
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	0,9939	0,6724	0,7518	0,6724	0,8776
		6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		7	0,9997	0,5403	0,8776	1,0000	1,0000
		8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i>	1	0,9293	0,5961	0,6427	0,6249	0,7460
		2	0,9062	0,6563	0,7021	0,5602	0,7892
		3	0,9990	0,6546	0,7859	0,5403	0,8411
		4	0,9980	0,6216	0,6303	0,5403	0,6967
		5	0,8946	0,6241	0,5477	0,6746	0,7398
		6	0,8670	0,5403	0,7684	0,6372	0,8190
		7	0,9833	0,6474	0,7184	0,6967	0,8611
		8	0,5403	0,7570	0,9560	0,5403	0,9776
	<i>O. wentiana</i>	1	0,9851	0,8082	0,9164	0,6546	0,9754
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	0,9987	0,8110	0,8253	0,7859	0,9689
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	0,9857	0,7535	0,8847	0,6877	0,9603
		6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		7	0,8267	0,7688	0,8631	0,7503	0,9650
		8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Control	1	0,9993	0,6724	0,6967	0,7317	0,8776	
	2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	7	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	

♀ Hoyos 2 x ♂ Camarones		<i>L. griseus</i>	1	0,9316	0,5403	0,6716	0,7069	0,7927
			2	0,6081	0,6422	0,7210	0,7146	0,8688
			3	0,8665	0,5940	0,5976	0,9784	0,9836
			4	0,8071	0,6111	0,6347	0,7331	0,8234
			5	0,9485	0,5403	0,6535	0,6710	0,7537
			6	0,8030	0,5482	0,6829	0,7356	0,8232
			7	0,8616	0,5949	0,6673	0,6369	0,7709
			8	0,5403	0,5564	0,6939	0,7494	0,8416
		<i>A. pitajaya</i>	1	0,9952	0,6216	0,9450	0,8346	0,9847
			2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			3	0,9948	0,8295	0,8776	0,8110	0,9829
			4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			5	0,9958	0,7317	0,8887	0,8253	0,9771
			6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			7	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		<i>M. communis</i>	1	0,8880	0,6200	0,7703	0,7470	0,8989
			2	0,9966	0,6474	0,6629	0,7470	0,8611
			3	0,9885	0,6410	0,6967	0,4789	0,7317
			4	0,9611	0,6198	0,7373	0,6983	0,8609
			5	0,8672	0,6693	0,5835	0,7001	0,8073
			6	0,9354	0,5403	0,6600	0,6201	0,7202
			7	0,9829	0,5536	0,6921	0,6216	0,7556
			8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		<i>O. wentiana</i>	1	0,9987	0,5403	0,6179	0,5403	0,6179
			2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			3	0,9861	0,7619	0,9134	0,5403	0,9567
			4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			7	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		Control	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			3	0,9984	0,8253	0,7125	0,7556	0,9450
			4	0,9961	0,5403	0,8411	0,5749	0,8538
			5	0,9979	0,6967	0,7728	0,7470	0,9211
			6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
			7	0,9604	0,6330	0,7377	0,6179	0,8288
			8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000

Anexo 3. Datos transformados sin procesar, de la etapa 1 del experimento II.

Población	Medio	Réplica	Oviposición	Larvas 3 ^r instar	Pupas	Adultos	Ciclo completo
Población de Camarones							
Camarones	<i>L. griseus</i> 160 g/l	1	0,9946	0,6796	0,6546	0,6085	0,7979
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	0,7780	0,6445	0,7496	0,5769	0,8243
		4	0,9988	0,5403	0,5403	0,6967	0,6967
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		6	0,9982	0,7556	0,5403	0,5403	0,7556
		7	0,9956	0,6778	0,8071	0,6724	0,9070
		8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>S. griseus</i> 170 g/l	1	0,9952	0,7317	0,7317	0,7125	0,9058
		2	0,7574	0,7271	0,5403	0,8213	0,8963
		3	0,9845	0,7069	0,7470	0,7317	0,9096
		4	0,9542	0,6191	0,9595	0,7317	0,9813
		5	0,9148	0,6691	0,7372	0,7391	0,8963
		6	0,9640	0,5536	0,7372	0,7091	0,8411
		7	0,9959	0,7470	0,7317	0,7317	0,9175
		8	0,9630	0,7086	0,5403	0,5403	0,7086
	<i>L. griseus</i> 180 g/l	1	0,9520	0,6504	0,5964	0,7757	0,8530
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	0,8694	0,7242	0,6327	0,6441	0,8326
		6	0,9982	0,5990	0,6034	0,6724	0,7556
		7	0,9993	0,9754	0,8776	0,5403	0,9938
		8	1,0000	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
	<i>L. griseus</i> 190 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		3	0,9976	0,6145	0,6967	0,5403	0,7470
		4	0,9827	0,6257	0,8319	0,5403	0,8647
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		6	0,9999	0,7317	0,7859	0,5403	0,8776
		7	0,9580	0,6315	0,7344	0,6592	0,8455
		8	0,9689	0,6000	0,6046	0,6592	0,7470
	<i>L. griseus</i> 200g/l	1	0,8834	0,6967	0,8459	0,7125	0,9394
		2	0,9587	0,7429	0,5403	0,5403	0,7429
		3	0,9972	0,6724	0,7648	0,7556	0,9144
		4	0,8957	0,6099	0,8227	0,8776	0,9620
		5	0,9977	0,5403	0,7859	0,7317	0,8776
		6	0,8287	0,7329	0,7317	0,7360	0,9142
		7	0,8834	0,6796	0,7069	0,7383	0,8875
		8	0,8924	0,6835	0,7202	0,7091	0,8819

Poblaciones de Hoyos							
Hoyos 1	<i>M. communis</i> 160 g/l	1	0,9851	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
		2	0,9523	0,5756	0,7859	0,6847	0,8672
		3	0,9299	0,9580	0,5918	0,6967	0,9763
		4	0,9655	0,7798	0,5403	0,7091	0,8631
		5	0,8659	0,7246	0,9285	0,7365	0,9770
		6	0,7942	0,6243	0,8739	0,6497	0,9237
		7	0,7423	0,8141	0,6514	0,7098	0,9142
		8	0,9733	0,5403	0,7227	0,7258	0,8370
	<i>M. communis</i> 170 g/l	1	0,8866	0,9048	0,7470	0,7317	0,9713
		2	0,9982	0,7125	0,7069	0,6835	0,8776
		3	0,9829	0,6860	0,6835	0,7125	0,8686
		4	0,9981	0,5403	0,6410	0,5403	0,6410
		5	0,9995	0,7556	0,6967	0,7317	0,9096
		6	0,9999	0,7859	0,8776	0,5403	0,9450
		7	0,9915	0,7016	0,7091	0,7125	0,8857
		8	0,9969	0,7184	0,6967	0,7317	0,8954
	<i>M. communis</i> 180 g/l	1	0,9407	0,7503	0,7698	0,7125	0,9253
		2	0,9966	0,7248	0,7406	0,7556	0,9211
		3	0,9966	0,7859	0,7317	0,6724	0,9144
		4	0,9868	0,7556	0,7429	0,7470	0,9283
		5	0,9955	0,6145	0,7317	0,7429	0,8776
		6	0,9995	0,7556	0,6967	0,7317	0,9096
		7	1,0000	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
		8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i> 190 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9609	0,6170	0,7965	0,7385	0,9067
		3	0,9842	0,9640	0,7556	0,6967	0,9882
		4	0,9499	0,6572	0,9318	0,8166	0,9810
		5	0,9970	0,6303	0,8110	0,6967	0,9028
		6	0,9883	0,6124	0,8180	0,7406	0,9164
		7	1,0000	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
		8	0,9978	0,6145	0,6216	0,7859	0,8549
<i>M. communis</i> 200 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	
	2	0,9645	0,8561	0,6668	0,7271	0,9408	
	3	0,9842	0,8954	0,8346	0,9096	0,9934	
	4	0,9813	0,9801	0,5403	0,6967	0,9872	
	5	0,9630	0,8887	0,7202	0,5764	0,9396	
	6	0,9890	0,5903	0,6191	0,5990	0,7054	
	7	0,9921	0,5403	0,5700	0,9322	0,9369	
	8	0,8127	0,9626	0,6546	0,5403	0,9724	
Hoyos 2	<i>M. communis</i> 160 g/l	1	0,5403	0,6835	0,5403	0,6303	0,7470
		2	0,9283	0,8036	0,5888	0,5749	0,8392
		3	0,7184	0,9647	0,6410	0,5403	0,9729

		4	0,8731	0,6387	0,5403	0,8110	0,8532
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		6	0,8043	0,5403	0,9850	0,6353	0,9883
		7	0,9971	0,8253	0,5403	0,5403	0,8253
		8	0,8896	0,7091	0,5403	0,5635	0,7242
	<i>M. communis</i> 170 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9978	0,5990	0,6629	0,7470	0,8411
		3	0,9997	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
		4	0,9791	0,5655	0,6877	0,6034	0,7470
		5	1,0000	0,7859	0,8776	0,5403	0,9450
		6	1,0000	0,5403	0,5403	1,0000	1,0000
		7	0,8213	0,6919	0,5403	0,8170	0,8796
		8	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i> 180 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9318	0,8166	0,6724	0,6216	0,8954
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		5	0,9751	0,8463	0,6216	0,6129	0,8958
		6	1,0000	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
		7	0,9898	0,5403	0,5700	0,5403	0,5700
		8	0,9643	0,6629	0,5780	0,6179	0,7447
	<i>M. communis</i> 190 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9978	0,6546	0,6724	0,6216	0,8004
		3	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		4	0,9997	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403
		5	0,7187	0,6328	0,7119	0,6100	0,8076
		6	0,9391	0,5403	0,6011	0,5570	0,6158
		7	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		8	0,9936	0,6835	0,7125	0,5403	0,8043
	<i>M. communis</i> 200 g/l	1	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		2	0,9935	0,7027	0,5403	0,5403	0,7027
		3	0,9790	0,5403	0,7317	0,5403	0,7317
		4	0,9662	0,5990	0,5403	0,7184	0,7556
		5	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		6	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
		7	0,9850	0,5403	0,5888	0,7100	0,7416
		8	0,9896	0,5403	0,5403	0,5403	0,5403

Anexo 4. Datos transformados sin procesar, de la etapa 2 del experimento II.

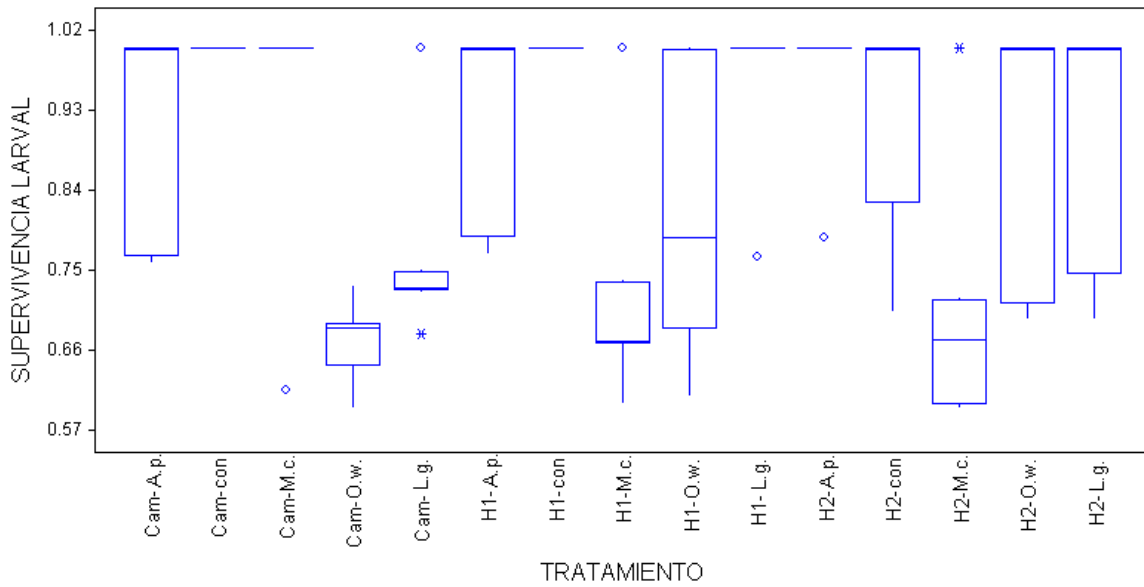
Población	Medio	Réplica	Oviposición	Larvas 3 ^r instar
Población de Camarones				
Camarones	<i>L. griseus</i> 160	1	0,8443	0,6562
		2	0,8400	0,6958
		3	0,9025	0,6745
		4	0,8467	0,6597
		5	0,7962	0,6291
		6	0,6281	0,6327
	<i>L. griseus</i> 170	1	0,9866	0,6724
		2	0,9796	0,6835
		3	0,9850	0,7091
		4	0,9478	0,6622
		5	0,9661	0,6668
		6	0,9954	0,6967
	<i>L. griseus</i> 180	1	0,9943	0,6818
		2	0,9926	0,7054
		3	0,9536	0,6860
		4	0,9994	0,7125
		5	0,9991	0,7069
		6	1,0000	1,0000
	<i>L. griseus</i> 190	1	0,9866	0,7317
		2	0,9998	0,6967
		3	0,9972	0,6600
		4	1,0000	0,8776
		5	0,9989	0,6877
		6	1,0000	0,5403
<i>L. griseus</i> 200	1	1,0000	1,0000	
	2	0,9964	0,7948	
	3	1,0000	1,0000	
	4	0,9974	0,6257	
	5	1,0000	1,0000	
	6	1,0000	0,5403	
Poblaciones de Hoyos				
Hoyos 1	<i>M. communis</i> 160	1	0,9982	0,8110
		2	1,0000	1,0000
		3	0,9855	0,6812
		4	1,0000	0,5403
		5	0,9878	0,6665
		6	1,0000	1,0000

	<i>M. communis</i> 170	1	0,9466	0,6668
		2	0,9724	0,6812
		3	0,9981	0,7648
		4	1,0000	1,0000
		5	0,9889	0,6847
		6	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i> 180	1	0,9953	0,6629
		2	1,0000	1,0000
		3	0,9520	0,7079
		4	0,9993	0,7317
		5	0,9411	0,6554
		6	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i> 190	1	0,9339	0,6699
		2	1,0000	1,0000
		3	0,9822	0,6684
		4	0,9363	0,6575
		5	0,9778	0,6710
		6	1,0000	1,0000
	<i>M. communis</i> 200	1	0,9889	0,6600
		2	0,7216	0,6792
		3	0,9642	0,6145
		4	0,8264	0,6851
		5	0,9904	0,6812
		6	0,5403	0,7069
Hoyos 2	<i>M. communis</i> 160	1	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000
		3	0,9987	0,6796
		4	1,0000	1,0000
		5	1,0000	1,0000
		6	0,9989	0,6967
	<i>M. communis</i> 170	1	0,8265	0,7016
		2	1,0000	1,0000
		3	0,9898	0,6592
		4	0,9138	0,5940
		5	1,0000	1,0000
		6	0,9408	0,6889
	<i>M. communis</i> 180	1	0,9203	0,6435
		2	0,6750	0,6034
		3	0,9128	0,6778
		4	0,9313	0,6572
		5	0,5403	0,6629
		6	0,8928	0,6524
	<i>M. communis</i> 190	1	1,0000	1,0000
		2	1,0000	1,0000

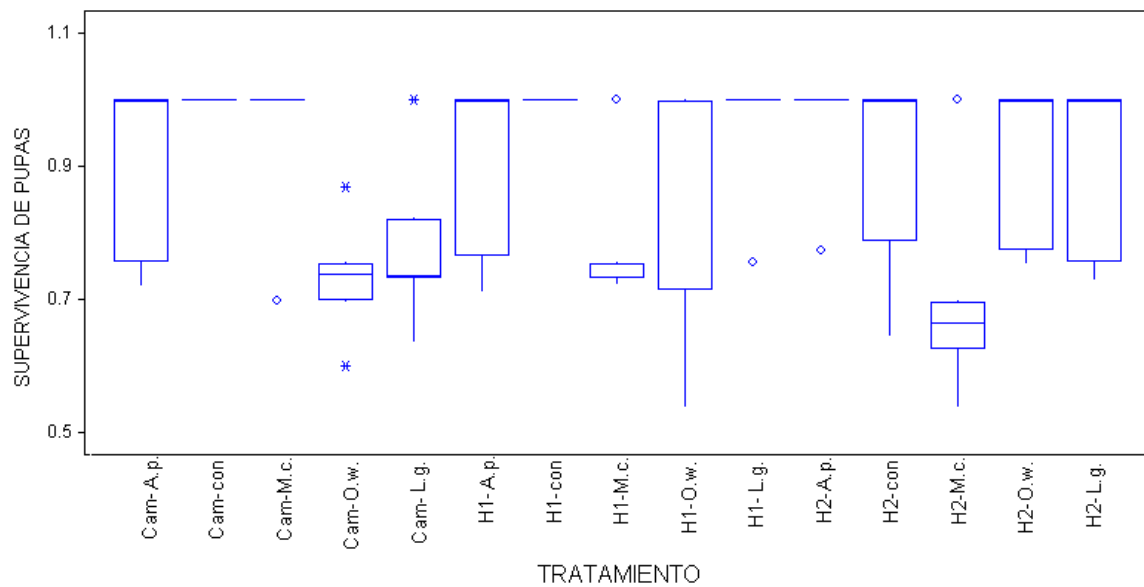
		3	0,9828	0,6581
		4	0,9801	0,6497
		5	1,0000	1,0000
		6	0,9984	0,5403
	<i>M. communis</i> 200	1	1,0000	1,0000
		2	0,9855	0,6410
		3	0,9804	0,7698
		4	1,0000	0,5403
		5	1,0000	1,0000
		6	0,9965	0,5403

Anexo 5. Cajas de promedios de larvas, pupas y adultos en la etapa 1 del experimento I. Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: Población de Hoyos 2, A.p.: *A. pitajaya*, M.c.: *M. communis*, O.w.: *O. wentiana*, L.g.: *L. griseus*, con: control

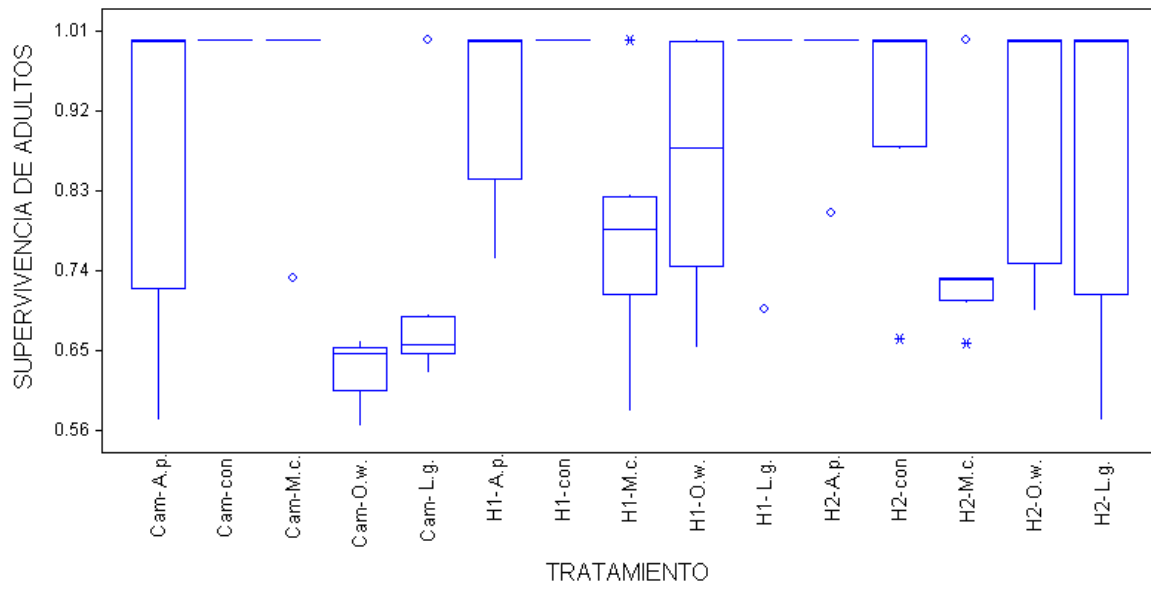
Larvas



Pupas

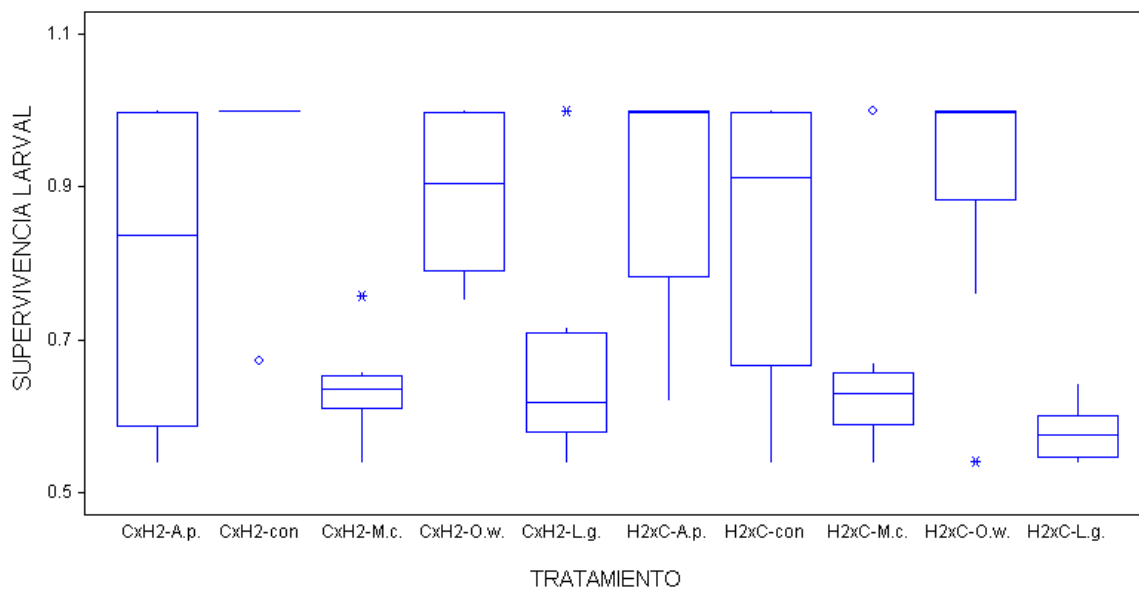


Adultos

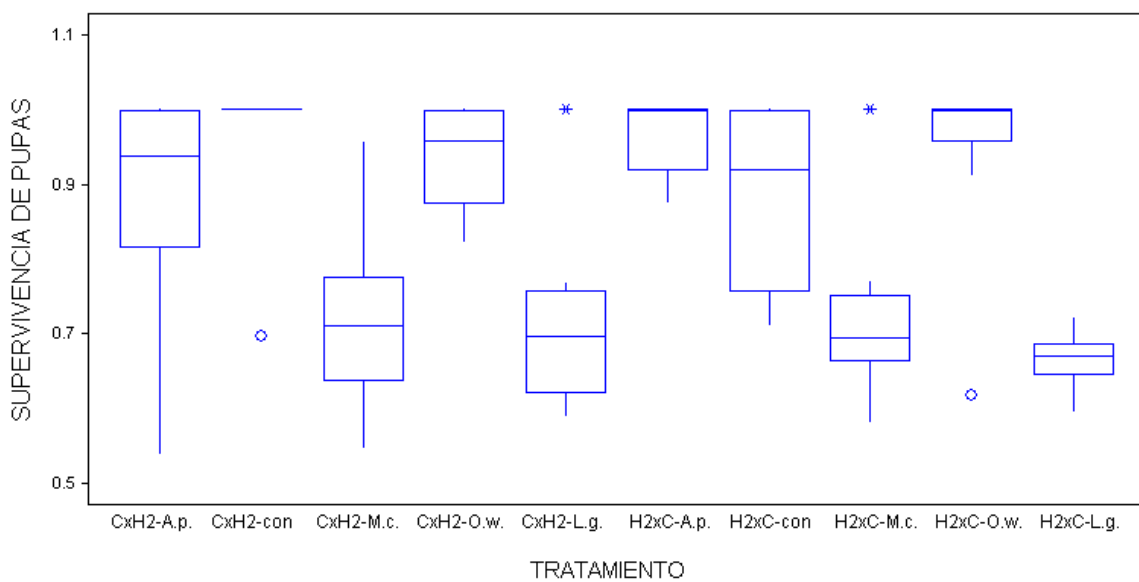


Anexo 6. Cajas de promedios de larvas, pupas y adultos en la etapa 2 del experimento I.
 CxH2: cruce ♀ Camarones x ♂ Hoyos 2, H2xC: cruce ♀ Hoyos 2 x ♂ Camarones, A.p.: *A. pitajaya*, M.c: *M. communis*, O.w.: *O. wentiana*, L.g.: *L. griseus*, con: control.

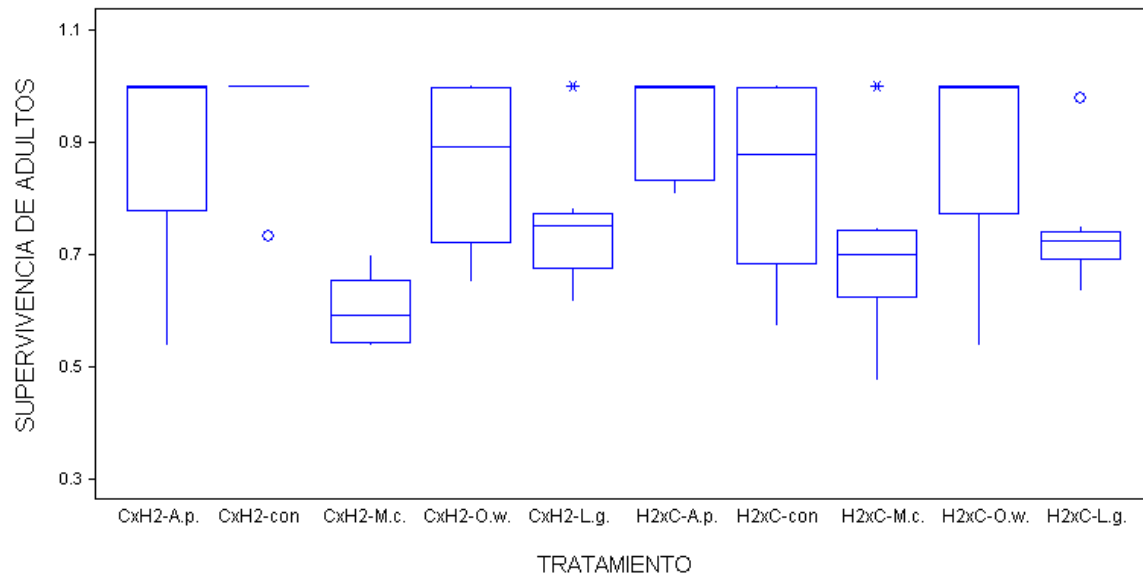
Larvas



Pupas

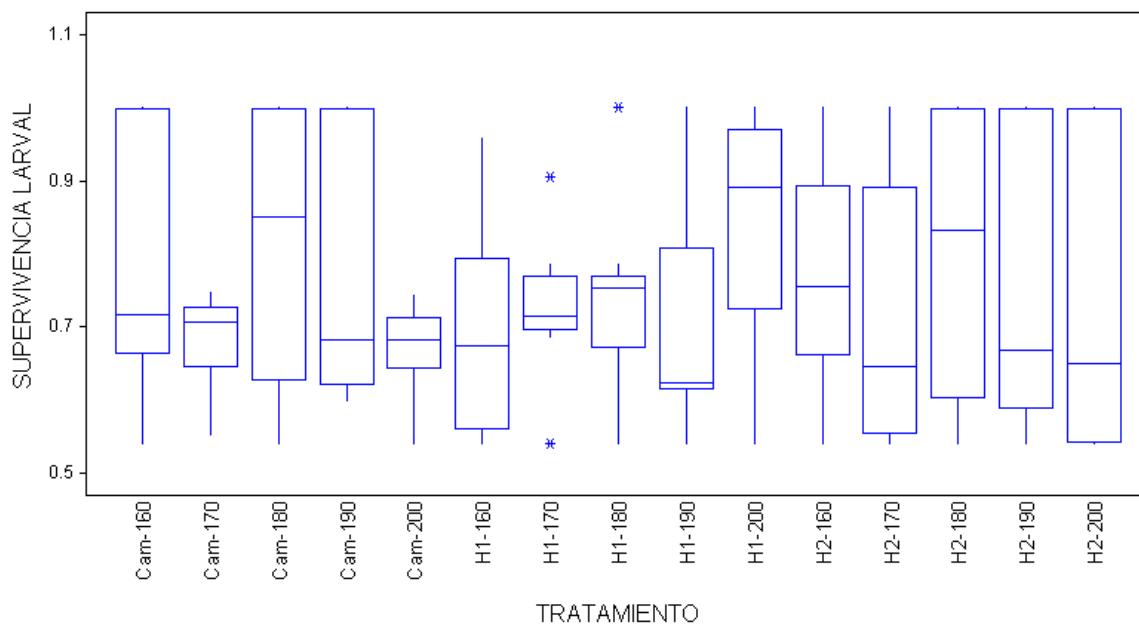


Adultos

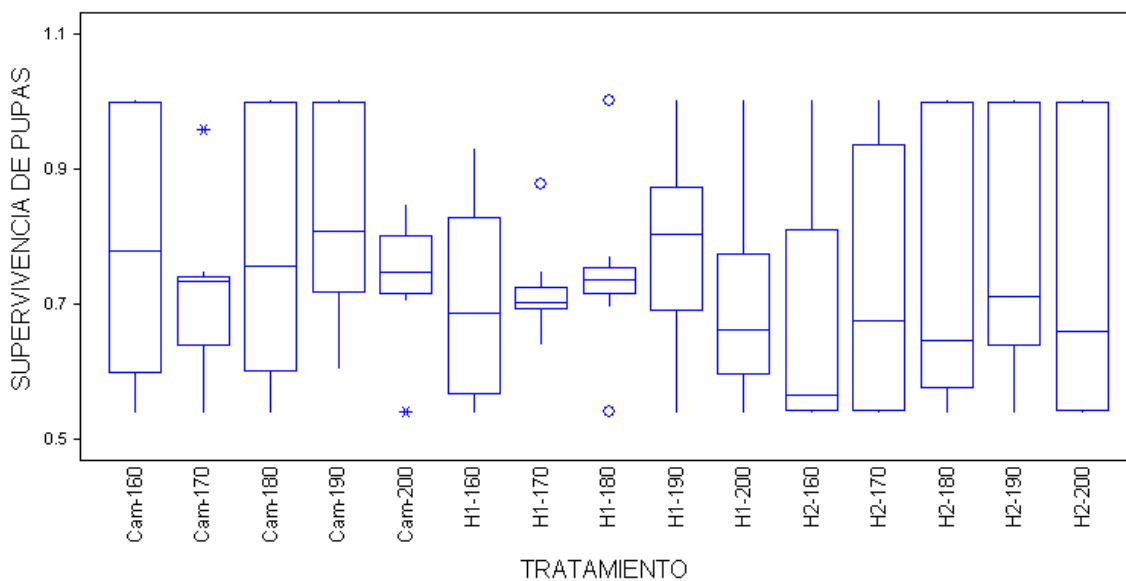


Anexo 7. Cajas de promedios de larvas, pupas y adultos en la etapa 1 del experimento II.
 Cam: población de Camarones, H1: población de Hoyos 1, H2: población de Hoyos 2, 160:160g/l; 170: 170g/l, 180: 180g/l; 190: 190g/l, 200: 200g/l.

Larvas



Pupas



Adultos

