

Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología

**REGISTRO DE LA FAMILIA DROSOPHILIDAE (DIPTERA) EN
LOCALIDADES DEL CENTRO DE MÉXICO Y DISTRIBUCIÓN DE
ELEMENTOS *P* DENTRO DE LA MISMA.**

TESIS

Para obtener el título de:
Licenciado en Biología

Presenta:

Aldo Arturo Téllez García

Dr. Juan Rafael Riesgo Escovar
(Director)

Dra. Ma. Teresa Peña Rangel
(Asesor)

Dr. Marco Antonio Sánchez Ramos
(Asesor)

Dr. Fausto Arellano Carbajal
(Asesor)

RESUMEN.

La familia Drosophilidae es un grupo de insectos sumamente diverso que se distribuye en prácticamente todo el mundo. Esta familia cuenta con alrededor de 3000 especies descritas, de las cuales se han registrado 120 en territorio mexicano. Estos dípteros albergan en sus genomas diversos tipos de elementos genéticos móviles llamados transposones, entre los que destaca el elemento *P*. A pesar de que se han llevado a cabo algunas colectas en el país, el centro de México es una región que ha sido pobremente estudiada en cuanto a la diversidad de drosophilidos. Del mismo modo, existen especies de esta familia en cuyos genomas no se ha buscado el elemento *P*. En el presente trabajo se llevó a cabo una serie de colectas para describir la diversidad de drosophilidos en el centro de México, en la cual se encontraron 36 especies. Asimismo se analizaron los genomas de los especímenes colectados en búsqueda del elemento *P* y se determinó su presencia en tres especies: *Drosophila melanogaster*, *D. simulans* y *D. lutzii*.

I venture another, and perhaps equally reckless, generalization—
nothing makes sense in biology except in the light of evolution,
sub specie evolutionis. If the living world has not arisen from common
ancestors by means of an evolutionary process, then the fundamental
unity of living things is a hoax and their diversity is a joke.

Theodosius Dobzhansky, 1964.

A Laura,
siempre a mi Ana Laura.

A mis padres,
Lourdes y Arturo.

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco infinitamente a mis padres, Lourdes y Arturo, y a mis hermanos porque aunque no lo imaginan, son una parte fundamental de este trabajo. A ellos todo mi cariño.

Quiero agradecer a mi querida Escuela de Biología y a mi Universidad Autónoma de Querétaro, a mis queridísimos maestros y a mis compañeros de carrera que siempre tuvieron tiempo para quitarme el tiempo en vez de dejarme hacer este trabajo.

Agradezco enormemente a Juan Riesgo por abrirme las puertas del laboratorio, por todo el apoyo brindado y por dirigir esta tesis que se salió al campo. También quiero agradecer profundamente a Marco, Fausto y Tere, mis revisores, por sus valiosos comentarios y por tomarse el tiempo de discutir mi tesis. Especialmente quiero reconocer y agradecer a Tere por sus consejos y por todo lo que me enseñó durante y después de la carrera, a ella toda mi admiración.

Agradezco al Instituto de Neurobiología de la UNAM por acogerme durante tanto tiempo y brindarme siempre todo el apoyo. También al laboratorio D-04, a Claudia Gómez, y a todos los changos que estuvieron en el labo: El Isma, Nes, Miguels, Nica, JuanMa, Danis, Benjas, Paco, El Alex y Pepe, porque siempre estuvieron dispuestos a dar un buen consejo.

Agradezco a mis maestros Juan Malda y Marco Sánchez por enseñarme que la biología es la historia más bella y la ciencia más fascinante, pero también por contarme esa historia y enseñarme esa ciencia.

Agradezco a Víctor Salceda y a Therese Markow por sus valiosos consejos relacionados con las colectas y con el escabroso mundo de la identificación de drosophílicos.

Quiero agradecer a Germán Rodríguez y Verónica Martínez por su apoyo, a Gobierno del Estado de Querétaro, a quienes me ayudaron en las colectas y a todos aquellos que de alguna manera colaboraron en este trabajo.

Finalmente quiero agradecer a Ana Laura, quien se sabe de memoria esta tesis y fue un apoyo incondicional en todo momento.

ÍNDICE.

Introducción	8
Antecedentes	10
1. Familia Drosophilidae	10
1a. Sistemática y filogenia	10
1b. Peculiaridades sistemáticas	16
1c. Género <i>Drosophila</i>	18
1d. Otros géneros	25
1e. Drosophilidae en México	27
2. Elementos transponibles	32
2a. Elementos transponibles <i>P</i>	34
2b. Estructura molecular de los elementos <i>P</i>	35
2c. Transposición	36
2d. Distribución de elementos <i>P</i> en Drosophilidae	38
2e. Transferencia horizontal	39
Hipótesis	43
Objetivos	43
Materiales y métodos	44
Resultados	51
Discusión	59
Conclusiones	68
Literatura citada	69

ÍNDICE DE FIGURAS.

1. Estatus taxonómico y filogenia de Drosophilidae	12
2. Filogenia de Drosophilidae propuesta por Throckmorton (1975)	15
3. Filogenia de Drosophilidae propuesta por Remsen y O'Grady (2002)	17
4. Mapa de México con sitios de colecta de Patterson y Mainland (1944)	31
5. Mapa de México que muestra localidades colectadas por Dobzhansky	31
6. Mapa del norte de México donde ha colectado el grupo de Markow	32
7. Estructura molecular del elemento <i>P</i>	38
8. Distribución de elementos <i>P</i> dentro de la familia Drosophilidae	40
9. Árbol filogenético del grupo de especies <i>melanogaster</i>	41
10. Esquema de fabricación de las trampas de botella de Drosophilidae	47
11. Mapa de México donde se muestran los sitios de colecta	52
12. Fenograma de similitud a partir del cálculo del índice de Jaccard	53
13. Geles de agarosa en donde se muestran los amplificadores para elementos <i>P</i>	53
14. Secuencias que presentaron similitud con <i>D. melanogaster</i> y <i>D. simulans</i>	57
15. Secuencias que presentaron similitud con <i>D. lutzii</i>	58

ÍNDICE DE TABLAS.

1. Géneros, subgéneros y grupos de especie de Drosophilinae	14
2. Listado de especies registradas en México por Sturtevant (1921)	28
3. Sitios de colecta	45
4. Especies colectadas en los distintos sitios de colecta	55
5. Valores de abundancia relativa para las especies colectadas	56
6. Índices de Jaccard para cada par de localidades	56

INTRODUCCIÓN.

Con más de 3000 especies alrededor del mundo, la familia Drosophilidae es un grupo de moscas que se distribuye en prácticamente todo el planeta. No obstante su alta diversidad y a pesar de que se trata de un grupo cuya evolución, sistemática y taxonomía han sido amplio objeto de estudio, en México poco se ha hecho para conocer y estudiar la riqueza y diversidad de especies que habitan los ecosistemas que conforman al país. Los registros de drosophilidos que se tienen en México abarcan principalmente localidades de la Sierra Madre Oriental (Patterson y Mainland, 1944), La Faja Volcánica Transmexicana (Patterson y Mainland, 1944; Sturtevant y Dobzhansky, 1936a, 1936b, Dobzhansky 1939; Salceda 2009, 2011) y los desiertos de Sonora y Baja California (Markow *et al*, 2002; Massie y Markow, 2005; Pfeiler y Markow, 2011; Richmond *et al*, 2012). Otras localidades del país también han sido muestreadas pero se trata de colectas aisladas. Cabe señalar que solamente el trabajo de Patterson y Mainland (1944) se enfocó a toda la familia, mientras que el resto de las investigaciones se han restringido a la búsqueda de unas cuantas especies o grupos particulares.

Se han hecho muy pocas colectas en el centro de México al norte de la Faja Volcánica Transmexicana donde dejan de predominar los climas templados y comienzan las zonas áridas. En consecuencia, el centro de México es un área muy pobremente explorada de la cual se desconoce, la riqueza de especies de drosophilidos que la componen. El presente trabajo es la primera aportación general en este sentido para esta zona tan poco conocida, centrado en el estado de Querétaro. Nuestros resultados muestran que la zona es rica en especies de Drosophilidae, ya que del total de especies reportadas para el país, alrededor de un tercio, se encuentran en esta zona transicional entre climas templados y secos, lo que representa una oportunidad única para trabajos sobre evolución, diversidad y fenómenos de especiación en esta familia. También reportamos la presencia en esta zona de *Zaprionus indianus*, una especie invasora reciente proveniente de África.

Uno de los aspectos de diversidad y evolución que permite estudiar esta

diversidad es la presencia, distribución y abundancia de elementos genéticos móviles propios de esta familia, mismos que se piensa invaden poblaciones y especies de la familia cuyos integrantes se encuentran o se hayan encontrado en simpatria en algún momento. Entre estos elementos genéticos móviles con historias de invasión de poblaciones y especies están los elementos *P*.

Los elementos *P* son una superfamilia de transposones presentes, principalmente en el genoma de algunos drosophilidos. Estos transposones son capaces de generar mutaciones al movilizarse a través del genoma de sus hospederos y son, por lo tanto, una fuente de variación con efectos básicamente deletéreos a corto plazo (fenómeno de disgénesis híbrida, descrito primeramente en *D. melanogaster*) y con efectos evolutivos (Engels, 1996).

Dentro de esta superfamilia, el elemento *P* canónico es un transposón que ha sido ampliamente utilizado y adaptado para estudios de genética para generar líneas transgénicas, mutaciones y dirigir la expresión de otros genes, entre otras muchas aplicaciones. Este elemento se encuentra distribuido en unos cuantos géneros y grupos de especies de la familia Drosophilidae y se ha demostrado que la invasión por el elemento *P* de secuencia canónica a todos estos grupos se ha llevado a cabo tanto por transferencia vertical como por eventos de transferencia horizontal (Daniels *et al*, 1990; Clark *et al*, 1994; Clark y Kidwell, 1997; Clark *et al*, 1998; Loreto *et al*, 1998; Silva y Kidwell, 2000; Loreto *et al*, 2001). Sin embargo, son muy pocas las especies en las que se ha buscado a este elemento en poblaciones naturales, aunque los datos con los que se cuenta actualmente demuestran que los eventos de transferencia horizontal son más comunes de lo que se pensaba con anterioridad. De este modo, es posible que la distribución y abundancia de elementos *P* de secuencia canónica en poblaciones silvestres de drosophilidos sea mayor de la que se ha reportado hasta ahora, y que estos representen una fuerza evolutiva de significancia en las poblaciones de drosophilidos del centro de la República Mexicana.

En resumen, con la finalidad de conocer mejor la riqueza de especies de drosophilidos que habitan el centro de México y de estudiar la distribución de los elementos *P* en las poblaciones de esta zona del país, esta tesis tuvo por objetivo

llevar a cabo una serie de colectas que básicamente esbozaron el mapa de distribución de estos organismos en esta región de México, analizando en las especies colectadas la presencia de elementos *P* de secuencia canónica. Nuestros resultados muestran que los elementos *P* efectivamente se encuentran en poblaciones naturales de al menos tres especies distintas de la familia.

ANTECEDENTES.

1. Familia Drosophilidae.

La familia Drosophilidae, con alrededor de 60 géneros y más de 3000 especies (Wheeler, 1986), es un grupo de dípteros (Arthropoda: Insecta) distribuidos a lo largo de todo el mundo con excepción de los polos. Su ciclo de vida holometábolo les permite vivir en dos tipos de hábitats distintos a lo largo de su vida. Durante el periodo larvario usualmente habitan sustratos blandos como tejidos vegetales, frutos, materia orgánica en descomposición, hongos, flores e, incluso, otros insectos o fluidos de insectos. En cambio, durante su forma de vida adulta, la capacidad de vuelo les permite extender su distribución para reproducirse y buscar alimento. El alimento normalmente es el mismo tipo de sustrato en donde las hembras depositan los huevos y crecen las larvas. Como rasgo común, todos los drosophilidos llevan a cabo el mismo programa de desarrollo: embriogénesis dentro del huevo, tres estadios larvarios, un periodo de pupa de al menos cuatro días y finalmente el imago o adulto. El tiempo que le toma a un individuo desde la fertilización hasta que es capaz de producir nueva descendencia varía entre especies, siendo el de *Drosophila melanogaster* el más corto con 11 días a 25°C. Debido a que las bajas temperaturas vuelven más lento el proceso de desarrollo en estos insectos, las especies que viven en zonas templadas tardan más en llevar a cabo este proceso que aquellas que se distribuyen en las regiones tropicales del planeta (Powell, 1997).

1a. Sistemática y filogenia.

La superfamilia Ephydroidea está compuesta por siete familias: Ephydriidae,

Drosophilidae, Risidae, Campichoetidae, Camillidae, Curtonotidae y Diastatidae. Esta superfamilia de dípteros pertenece a la sección Acalypratae de la división Schizophora o moscas verdaderas (McAlpine, 1989) (Figura 1a). Hace 80-120 millones de años aparecieron los dos linajes más representativos de la superfamilia. Por un lado los ephyridos se especializaron en hábitats acuáticos permitiendo que las larvas se desarrollaran en aguas costeras, estanques y ríos, alimentándose principalmente de algas. Actualmente existen especies de ephyridos cuyas larvas también se desarrollan en sustratos como huevos de arañas y ranas, desechos orgánicos de animales, animales muertos y hojas de cereales. Por su parte, el linaje de los drosophilidos, cuyas larvas inicialmente se alimentaban de materia vegetal en descomposición, se especializaron, en algunos de sus linajes, en el consumo de los microorganismos responsables de la degradación de dicha materia vegetal, lo que les permitió explotar otros recursos como hongos, frutos y savia en donde también crecen bacterias y levaduras (Throckmorton, 1975). Las relaciones filogenéticas entre estas siete familias resultan inciertas. Sin embargo, de acuerdo con tres cladogramas basados en 30 caracteres morfológicos presentados por Grimaldi (1990), se ha concluido que la familia Drosophilidae pertenece a la superfamilia Ephydroidea y además se trata de un grupo monofilético, ya que sus dos subfamilias, Drosophilinae y Steganinae, siempre aparecen como grupos hermanos con respecto al resto de las familias. La situación filogenética de Drosophilidae con respecto al resto de las familias no está resuelta y existe desacuerdo entre si se trata de un grupo basal o un grupo derivado; por un lado McAlpine (1989) sugiere que es un grupo hermano de Camillidae y, por el otro, Grimaldi (1990) la sitúa como un grupo hermano de Curtonotidae (Fig. 1b).

Cabe señalar que no existe un sólo carácter morfológico que distinga a las dos subfamilias de Drosophilidae. Esto quiere decir que si bien existen caracteres que están presentes en la mayoría de los miembros de una subfamilia, estos caracteres no son exclusivos de la subfamilia ni están presentes en todos los miembros de la misma (autapomorfías). Empero, cuando se hacen combinaciones de caracteres resulta una mayor consistencia en la concepción de dos grupos

filogenéticamente separados (Ashburner, 1989; Bock, 1982). El trabajo de Grimaldi (1990) es quizás el más completo. Éste une los datos de Throckmorton (1975) y Okada (1989) con los propios, y concluye que ambas subfamilias son dos grupos monofiléticos distintos, por lo que la clasificación anteriormente señalada se mantiene hasta la fecha.

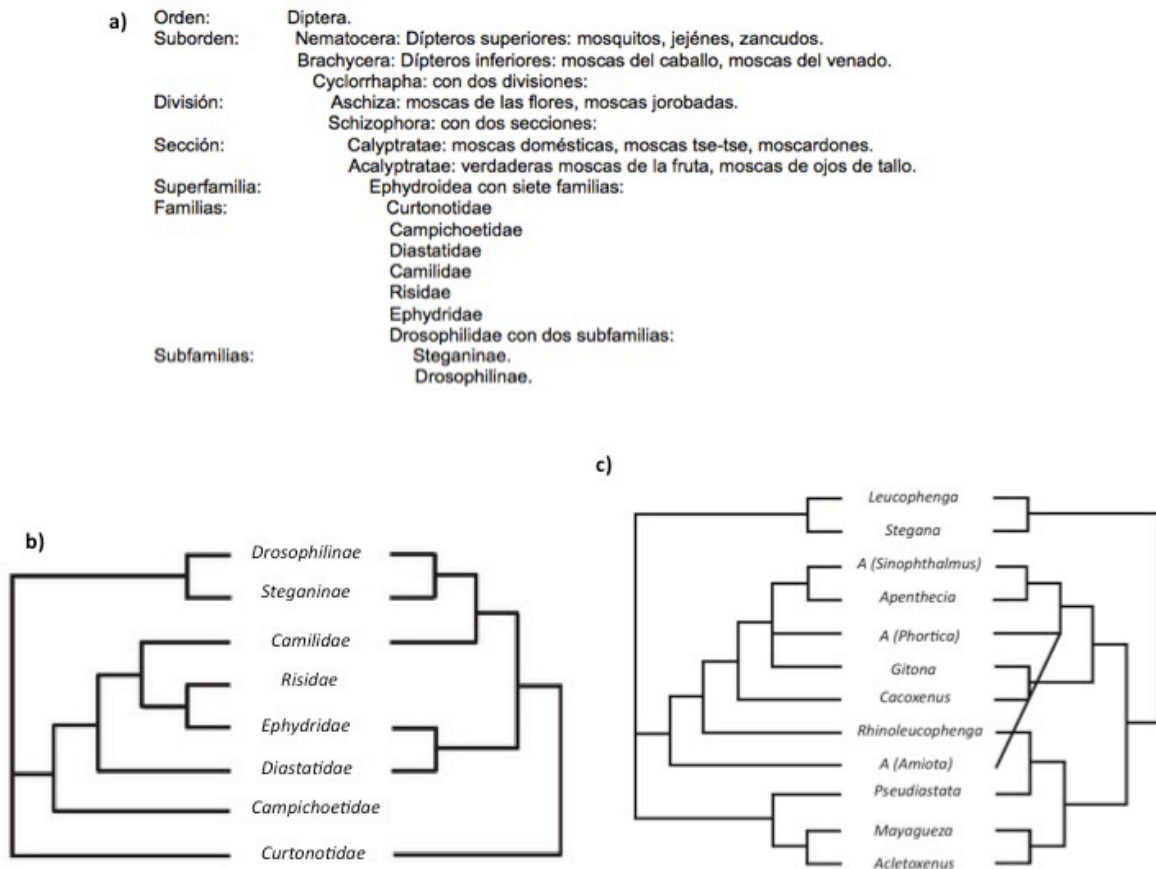


Figura 1. Estatus taxonómico y filogenia de Drosophilidae. a) Situación taxonómica de Drosophilidae dentro de la familia Ephydroidea (tomado y modificado de Powell, 1997). b) Dos relaciones filogenéticas de los integrantes de la superfamilia Ephydroidea, la de la izquierda propuesta por Grimaldi (1990) y la de la derecha propuesta por McAlpine (1989) (tomado de Markow y O'Grady, 2006). c) Dos propuestas filogenéticas de Grimaldi para la subfamilia Steganinae, la de la izquierda de 1988 y la de la derecha de 1990 (tomado de Markow y O'Grady, 2006).

De ambas subfamilias, Steganinae es la menos comprendida y diversa con aproximadamente 400 especies distribuidas en 20 géneros reconocidos: *Crincosia*, *Electrophortica*, *Eostegana*, *Luzonimyia*, *Paraleucophenga*, *Pararhinoleucophenga*, *Pyrgometopa*, *Soederbomia*, *Trachyleucophenga*,

Leucophenga, *Stegana*, *Apenthecia*, *Gitona*, *Cacoxenus*, *Rhinoleucophenga*, *Amiota*, *Pseudiasata*, *Mayagueza* y *Acletoxenus* (Ashburner, 1989). Grimaldi (1990) agrega un nuevo género, *Hyalistata*. Previamente considerado como un subgénero de *Pseudiasata*, este nuevo género de Steganinae no se ha considerado en los pocos estudios filogenéticos de la subfamilia; del mismo modo existen otros pocos géneros monotípicos que tampoco han sido contemplados, de manera que la historia evolutiva de este grupo no se halla totalmente resuelta. Las dos filogenias propuestas por Grimaldi (1988; 1990) son los trabajos más relevantes para esta subfamilia y presentan variaciones en cuanto a la posición de la mayoría de los géneros dentro de los árboles (Fig. 1c). A pesar de que Steganinae es un grupo mucho menor en cuanto a diversidad comparada con Drosophilinae, sus integrantes han explotado casi los mismos sustratos larvarios. Solamente existe un sustrato que ninguna especie de Steganinae ni de ningún otro grupo de Ephydroidea ha logrado explotar como nicho para las larvas: los frutos carnosos en descomposición (Powell, 1997).

Mejor conocidas como moscas de la fruta (apelativo más apropiado para otros dípteros de la familia Tephritidae), la subfamilia Drosophilinae comprende un grupo de aproximadamente 35 a 40 géneros reconocidos con más de 2500 especies (Tabla 1). La sistemática de esta subfamilia es muy particular y comprende tres niveles taxonómicos no convencionales y no reconocidos por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica de los cuales se hablará más adelante (Ashburner, 1989). Como se ha mencionado con anterioridad y desde un punto de vista evolutivo, durante sus orígenes los integrantes de este grupo desarrollaron la capacidad de explotar los frutos en descomposición como un nicho que no había sido ocupado previamente por otros dípteros. Si bien en la actualidad existen drosophilinos cuyas larvas se alimentan y crecen en otros sustratos, durante sus orígenes lo hicieron de microorganismos como levaduras y bacterias que descomponen frutos. Esta característica les ha permitido diversificarse y extenderse por casi todo el planeta, siendo los trópicos las zonas con mayor diversidad (Throckmorton, 1975).

Tabla 1. Géneros, subgéneros y grupos de especie de Drosophilinae.

Género	Subgénero	Grupo de especie	Género	Subgénero	Grupo de especie
<i>Drosophila</i>	<i>Antopocerus</i>		<i>Baedrosophila</i>		
	<i>Chusqueophila</i>		<i>Balara</i>		
	<i>Dichaetophora</i>		<i>Calodrosophila</i>		
	<i>Dorsilopha</i>		<i>Celidosoma</i>		
	<i>Drosophila</i>	<i>annulimana</i>	<i>Chymomyza</i>		<i>aldrichii</i>
		<i>ateledrosophila</i>			<i>costata</i>
		<i>anomalipes</i>			<i>fuscimana</i>
		<i>bizonta</i>			<i>obscura</i>
		<i>bromeliae</i>			<i>procnemis</i>
		<i>calloptera</i>	<i>Cladochaeta</i>		
		<i>canalinae</i>	<i>Collessia</i>		
		<i>carbonaria</i>	<i>Colocasiomyia</i>		
		<i>cardini</i>	<i>Dettopsomyia</i>		
		<i>carsoni</i>	<i>Diathoneura</i>	<i>Caletila</i>	
		<i>castanea</i>		<i>Diathoneura</i>	
		<i>dreyfusi</i>	<i>Dicladochaeta</i>		
		<i>flavopilosa</i>	<i>Grimshawomyia</i>		
		<i>funebri</i>	<i>Hypselothyrea</i>	<i>Deplanothyrea</i>	
		<i>guaramunu</i>		<i>Hypselothyrea</i>	
		<i>guarani</i>	<i>Jeanneleopsis</i>		
		<i>histrio</i>	<i>Liodrosophila</i>		
		<i>immigrans</i>	<i>Lissocephala</i>		
		<i>macroptera</i>	<i>Lordiphosa</i>		
		<i>macrospina</i>	<i>Marquesia</i>		
		<i>melanderi</i>	<i>Microdrosophila</i>	<i>Microdrosophila</i>	
		<i>melanica</i>		<i>Oxystyloptera</i>	
		<i>mesophragmatica</i>	<i>Miomyia</i>		
		<i>nannoptera</i>	<i>Mulgravea</i>		
		<i>nucidrosophila</i>	<i>Mycodrosophila</i>	<i>Mycodrosophila</i>	
		<i>pallidipennis</i>		<i>Promycodrosophila</i>	
		<i>peruviana</i>	<i>Neorhinoleucopenga</i>		
		<i>picta</i>	<i>Neotarygastrella</i>		
		<i>pinicola</i>	<i>Nesiodrosophila</i>		
		<i>polychaeta</i>	<i>Paraliodrosophila</i>		
		<i>primaeva</i>	<i>Paramycodrosophila</i>		
		<i>quadrissetata</i>	<i>Phorticella</i>	<i>Phorticella</i>	
		<i>quinaria</i>		<i>Xenophorticella</i>	
		<i>repleta</i>	<i>Protochymomyza</i>		
		<i>robusta</i>	<i>Samoaia</i>		
		<i>rubidifrons</i>	<i>Scaptomyza</i>	<i>Alloscaptomyza</i>	
		<i>semifuscata</i>		<i>Boninoscaptomyza</i>	
		<i>simulivora</i>		<i>Bunostoma</i>	
		<i>sternopleuralis</i>		<i>Dentiscaptomyza</i>	
		<i>sticta</i>		<i>Elmomyza</i>	
		<i>subtilis</i>		<i>Euscaptomyza</i>	
		<i>testacea</i>		<i>Exalloscaptomyza</i>	
		<i>tripunctata</i>		<i>Hemiscaptomyza</i>	
		<i>tumiditarsus</i>		<i>Lauxanomyza</i>	
		<i>virilis</i>		<i>Macrosaptomyza</i>	
		<i>xanthopallescens</i>		<i>Mesosaptomyza</i>	
		<i>picture-winged</i>		<i>Metascaptomyza</i>	
		<i>modified-mouthparts</i>		<i>Parascaptomyza</i>	
		<i>modified-tarsus</i>		<i>Rosenwaldia</i>	
		<i>light-tipped scutellum</i>		<i>Scaptomyza</i>	
				<i>Tantalia</i>	
		<i>Dudaica</i>		<i>Trogloscaptomyza</i>	
		<i>Engiscaptomyza</i>			
		<i>Hirtodrosophila</i>	<i>cinerea</i>	<i>Sphaerogastrella</i>	
			<i>denticeps</i>	<i>Sphymoceph</i>	
			<i>duncani</i>	<i>Styloptera</i>	
			<i>glabifrons</i>	<i>Tambourella</i>	
			<i>hirticornis</i>	<i>Titanochaeta</i>	
			<i>longala</i>	<i>Zaprionus</i>	<i>Aprionus</i>
			<i>magnarcus</i>		<i>Zaprionus</i>
			<i>quadrivittata</i>	<i>Zygothrica</i>	<i>Tanyglossa</i>
			<i>thoracis</i>		<i>Zygothrica</i>
			<i>zentae</i>		
		<i>Phloridosa</i>		<i>Apacrochaeta</i>	
		<i>Psilodorpha</i>		<i>Laccodrosophila</i>	
		<i>Scaptodrosophila</i>	<i>aterrima</i>	<i>Pseudocacoxenus</i>	
			<i>barkeri</i>	<i>Zapriothrica</i>	
			<i>brunnea</i>		
			<i>brunneipennis</i>		
			<i>coracina</i>		
			<i>inornata</i>		
			<i>victoria</i>		
		<i>Siphlodora</i>	<i>dentissima</i>		
		<i>Sophophora</i>	<i>fima</i>		
			<i>melanogaster</i>		
			<i>obscura</i>		
			<i>populi</i>		
			<i>saltans</i>		
			<i>willistoni</i>		
		<i>Spinodrosophila</i>			

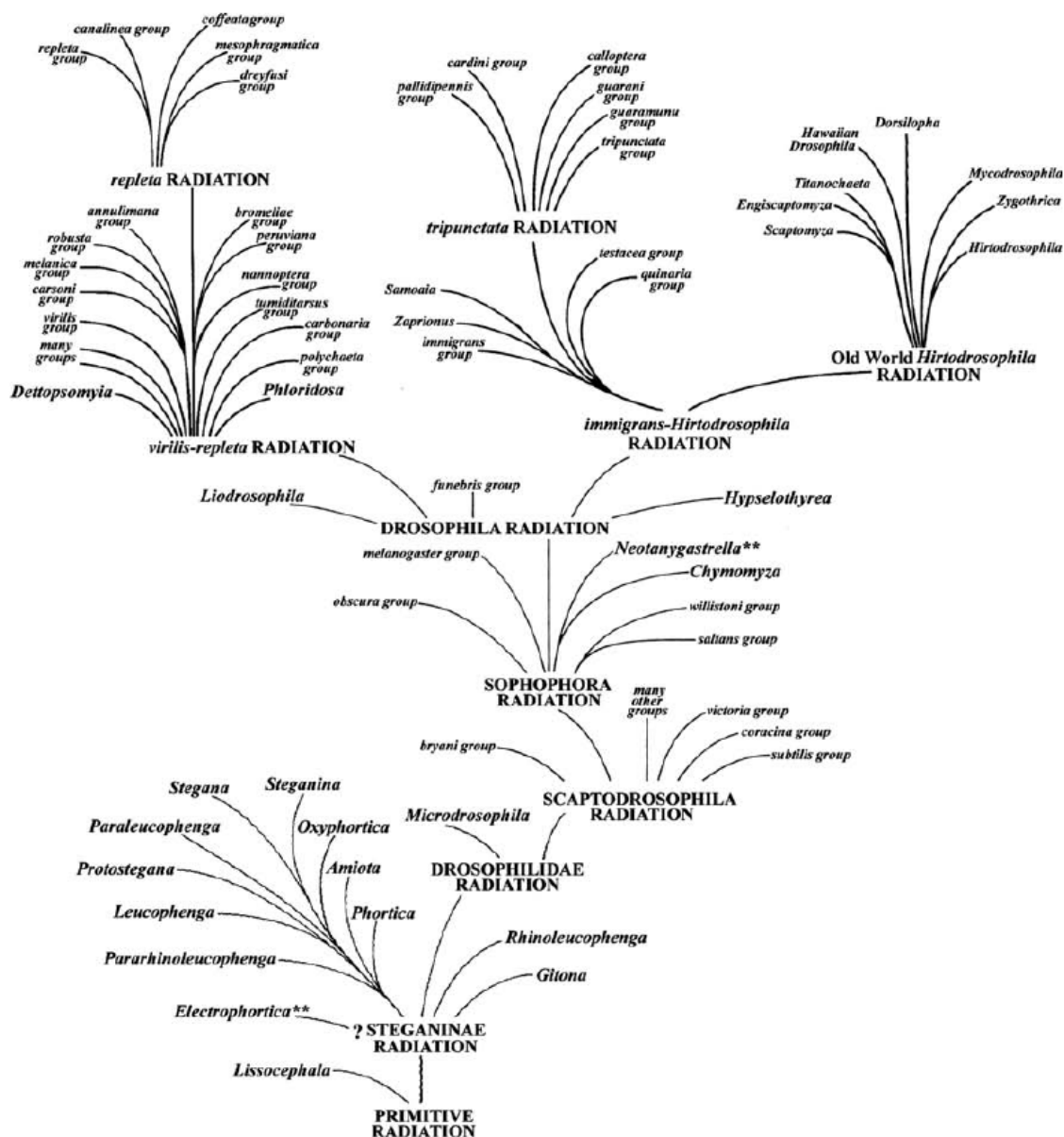


Figura 2. Filogenia de Drosophilidae basada en radiaciones de grupos de Throckmorton (1975) (tomado de Markow y O'Grady, 2006).

Los estudios filogenéticos dentro de este grupo son variados y van desde análisis morfológicos y moleculares hasta combinaciones de ambos (Throckmorton, 1975; Okada, 1989; Grimaldi, 1990; Remsen y DeSalle, 1998; Tataronov y Ayala, 2001; Remsen y O'Grady, 2002). Sin embargo, no se ha podido hacer una sistematización completa para la subfamilia, ya que dichos

estudios se han enfocado en las relaciones de grupos subordinados a la subfamilia que se hallan dispersos dentro de todo el linaje. Otra dificultad para unificar los trabajos filogenéticos y resolver las relaciones entre los distintos grupos previamente resueltos, es la disparidad de los caracteres utilizados: genes que codifican para alcohol deshidrogenasa (Adh), superóxido dismutasa (Sod), las tres subunidades de citocromo oxidasa (COI-III), las subunidades ribosomales 16S y 28S de mitocondria y núcleo (respectivamente), y caracteres morfológicos, entre otros. Quizás las dos propuestas más completas que se han publicado por la cantidad de taxa que incluyen, son las de Throckmorton (1975) y la de Remsen y O'Grady (2002) (Fig. 2 y 3). Ésta última es la más reciente y está basada en una combinación de caracteres morfológicos y moleculares; por lo tanto también es la más robusta hasta el momento.

1b. Peculiaridades sistemáticas.

Se utilizan nueve rangos taxonómicos para la clasificación de los drosophilidos. De estos, seis están reconocidos formalmente por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Powell, 1997). Los otros tres (grupo de especies, subgrupo de especies y complejo de especies) son utilizados entre el subgénero y la especie para facilitar la clasificación ante la gran diversidad que existe dentro de la familia. Los rangos, ordenados jerárquicamente, son los siguientes:

Familia (e. g., Drosophilidae)

Subfamilia (e. g., Drosophilinae)

Género (e. g., *Drosophila*)

Subgénero (e. g., *Sophophora*)

Grupo de especies (e. g., grupo de especies *obscura*)

Subgrupo de especies (e. g., subgrupo de especies *pseudoobscura*)

Complejo de especies (e. g., complejo de especies *pseudoobscura*)

Especie (e. g., *Drosophila pseudoobscura*)

Subespecie (e. g., *Drosophila pseudoobscura bogotana*)

Cabe señalar que no todos los géneros de Drosophilidae se subdividen a su vez

en todos los rangos taxonómicos subordinados posibles (grupo, subgrupo, complejo y subespecie), a excepción, por supuesto, del nivel de especie.

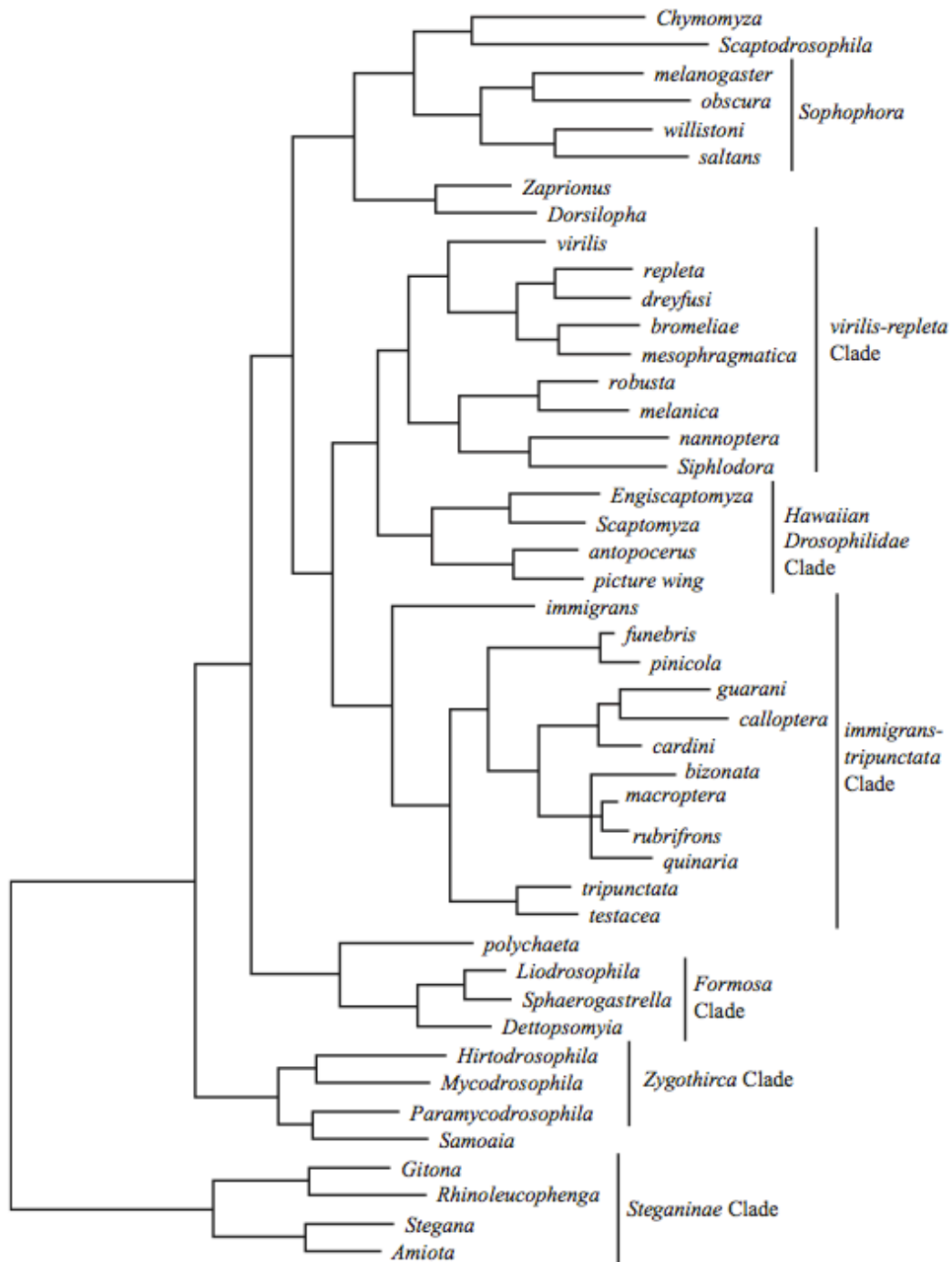


Figura 3. Filogenia de Drosophilidae propuesta por Remsen y O'Grady (2002). Nótese la presencia de géneros dentro del género *Drosophila*, el cual corresponde a los clados *immigrans-tripunctata*, Drosophilidae hawaianas, *virilis-repleta* y *Sophophora* (tomado de Markow y O'Grady, 2006).

Throckmorton (1975) describe una serie de radiaciones que en ocasiones se usan como rango taxonómico (Fig. 2). Esta filogenia es bastante ilustrativa bajo un concepto evolutivo pero sistemáticamente tiene dos limitaciones: por un lado no está basado en ningún algoritmo cladístico y, por el otro, no tiene ninguna intención de generar grupos monofiléticos (Markow y O'Grady, 2006). Esta última limitante no es tan grave ya que el género *Drosophila*, en efecto y bajo cualquier sistema propuesto de clasificación, es un grupo polifilético. Okada (1989) también ha propuesto una forma alternativa de clasificación a través de tribus; sin embargo, la manera tradicional ha prevalecido por costumbre y por la gran cantidad de literatura disponible. Para fines prácticos, el presente trabajo utilizará la clasificación basada en los nueve rangos taxonómicos previamente señalada, así como las radiaciones de Throckmorton (1975) para explicar la historia evolutiva de los principales grupos. De igual forma se utilizarán los términos grupo, subgrupo y complejo para referirse a los rangos: grupo de especies, subgrupo de especies y complejo de especies, respectivamente. A continuación se hará una reseña de los grupos mejor estudiados dentro de la familia Drosophilidae.

1c. Género *Drosophila*.

Drosophila [dros(o)- δρόσος gr. “rocío” + phil(o)- φίλ-ος/-ον gr. “con afinidad por” + -a(m) lat.] o, en un sentido poético, la amante del rocío, es el género de drosophilidos más estudiado y diverso. Cuenta con aproximadamente 2000 especies distribuidas a lo largo de todo el planeta. Este género probablemente se originó en el sureste asiático (Powell y DeSalle, 1995) con una primera radiación adaptativa de la que surgió Steganinae y una segunda, ocurrida hace aproximadamente 50 millones de años en los trópicos del viejo mundo, que dio origen a los subgéneros *Drosophila* y *Sophophora*. Para ambos subgéneros, nuevas radiaciones adaptativas dieron como resultado linajes que permanecieron diversificándose en Eurasia y África (Viejo Mundo), y otros que colonizaron el continente americano. Esta colonización tuvo que haber sucedido hace más de 30 millones de años, ya que el fósil norteamericano de *Drosophila* más antiguo corresponde a un espécimen hallado en Chiapas, México, dentro de ámbar y

datado con esa fecha (Powell, 1997; Wheeler, 1963).

Dorsilopha, un tercer subgénero de *Drosophila* (Sturtevant, 1942), contiene apenas tres especies: *D. busckii*, *D. linearidentata* y *D. neobusckii*. Poco se sabe acerca de su historia evolutiva salvo que probablemente se originó en el sureste asiático (Throckmorton, 1975).

La radiación evolutiva de *Sophophora* dio como resultado al grupo *melanogaster* que permaneció hasta hace muy poco en el Viejo Mundo y a los grupos *willistoni* y *saltans* que colonizaron América muy seguramente a través del Estrecho de Bering hace, por lo menos, 40 millones de años. Debido a que América y África se separaron hace aproximadamente 80 millones de años durante el Cretácico, se ha descartado que la colonización de América haya ocurrido cuando ambos continentes se hallaban unidos (Powell, 1997).

Uno de los grupos de *Sophophora*, cuya evolución y diversificación han sido mejor estudiadas, es el grupo *obscura*. Éste se originó hace aproximadamente 25-30 millones de años (Powell y DeSalle, 1995) y se diversificó en la región afrotropical de donde se desprendieron dos linajes. Uno de ellos permaneció en las zonas tropicales y de él evolucionaron las especies *D. kitumensis* y *D. microlabis*, las cuales son las especies existentes más primitivas del grupo (Ruttky *et al*, 1992). El otro linaje se adaptó a climas templados y migró hacia Europa y Asia formando el subgrupo *obscura*, que permaneció restringido a Eurasia desde su aparición hasta la llegada del hombre. A partir de este subgrupo surgió otro linaje más que, de acuerdo con relojes moleculares, colonizó el Nuevo Mundo hace 3 millones de años a través del Estrecho de Bering o las Islas Aleutianas (Goddard *et al*, 1990). Los subgrupos *pseudoobscura* y *affinis* son los descendientes de este último linaje, y son subgrupos casi exclusivamente americanos con la excepción de *D. helvetica* que se distribuye a lo largo de Europa (Powell, 1997). La mayoría de las especies del grupo *obscura* que habitan el Nuevo Mundo se distribuyen principalmente en Norteamérica y sólo algunas han expandido su rango de distribución hasta Sudamérica, e. g., *D. pseudoobscura bogotana*.

El grupo *melanogaster* es el más relacionado con el grupo *obscura* y

contiene 150 especies (Ashburner, 1989). De acuerdo con la evidencia biogeográfica, este grupo se originó en la región indomalaya (sureste de Asia) a mediados del Oligoceno y se diversificó ahí mismo. A partir de esta región, algunos linajes se extendieron hacia las regiones afrotropical, australasia y paleártica, generando una gran cantidad de endemismos. De los 10 subgrupos contenidos en este grupo quizás el mejor comprendido evolutivamente hablando es el subgrupo *melanogaster*, el cual contiene a las especies *D. melanogaster* y *D. simulans* que han servido como organismos modelo para un sinnúmero de estudios en genética, desarrollo, ecología, evolución, genética de poblaciones, etc. Se piensa que hace 17-20 millones de años, cuando se dio el contacto geológico entre Afro-Arabia y Eurasia, se creó un puente geográfico que permitió al ancestro del subgrupo *melanogaster* cruzar hacia África donde sufrió la mayor diversificación. A partir de este ancestro, se generaron cuatro complejos y una serie de endemismos que contrastan con el surgimiento de especies cosmopolitas dentro del mismo linaje. Ejemplo de estos endemismos son *D. orena*, *D. sechellia* y *D. mauritiana*, estas dos últimas se hallan restringidas a las islas Seychelles y Mauricio, respectivamente. Por otro lado, el ancestro común de *D. melanogaster* y *D. simulans* dio origen a ambas especies hace 2.5 millones de años en el África continental. *D. melanogaster* evolucionó al oeste del continente africano de manera aislada con respecto al resto del subgrupo, mientras que *D. simulans* lo hizo en la costa del Océano Índico en contacto con el resto de las especies. Ambas especies permanecieron separadas y no fue hasta hace 9500-6500 años que ambas especies (tal vez *D. simulans* un poco después) migraron hacia el Norte cuando los cambios climáticos influyeron en la vegetación y la volvieron propicia para albergar a ambas especies; lo más probable es que *D. melanogaster* lo haya hecho a través del Desierto del Sahara y *D. simulans* siguiendo la ruta del Nilo. A partir de estas migraciones, el solapamiento de nicho ha sido un rasgo común alrededor del mundo, ya que hoy en día ambas especies son comensales del hombre y se distribuyen a lo largo de todo el globo (Lachaise *et al*, 1988).

Otro par de grupos de *Sophophora* bien estudiados son *saltans* y *willistoni*. Ambos tienen una distribución exclusivamente neotropical y por lo tanto se piensa

que se originaron en el Nuevo Mundo. De acuerdo con Throckmorton (1975), el grupo *saltans* se originó en la parte tropical de Norteamérica y migró hacia Sudamérica antes de la formación del istmo de Panamá, posteriormente se diversificó en esa zona y hace 4.5 millones de años (finales del Plioceno) algunas de la especies resultantes de dicha diversificación atravesaron el istmo para retornar a Centro y Norteamérica. En cuanto al grupo *willistoni*, éste se originó y diversificó enteramente en Sudamérica y posteriormente colonizó toda la región neotropical. Esta teoría de Throckmorton parte de evidencia enteramente biogeográfica basada en la distribución actual de las especies más ancestrales y más derivadas.

Ashburner (1989) lista otros tres grupos dentro del subgénero *Sophophora*, sin embargo poco se sabe acerca de su ecología, sus relaciones filogenéticas y su historia evolutiva. Asimismo, el subgénero *Drosophila* cuenta con alrededor de 50 grupos, de la mayoría de los cuales no se tiene la suficiente información para entender su historia evolutiva.

Con base en las filogenias propuestas por Throckmorton (1975) y Remsen y O'Grady (2002), existen tres principales radiaciones dentro del subgénero *Drosophila* (Fig. 2 y 3): la radiación *virilis-repleta*, la radiación *immigrans-tripunctata* y las *Drosophila* hawaianas. Como se ha mencionado con anterioridad, el género *Drosophila* es un taxón polifilético y se encuentra mezclado con géneros como *Zaprionus*, *Chymomyza*, *Scaptodrosophila* y *Scaptomyza*, entre otros. O'Grady y Markow (2009) han generado tres propuestas para establecer grupos monofiléticos dentro del género, pero existen dos grandes retos que resolver: por un lado tendrían que cambiarse los nombres y combinaciones de varios géneros y especies, lo que generaría conflictos debido a la enorme cantidad de literatura existente con la nomenclatura actual, y por el otro se tendría que resolver por completo la filogenia de la familia, ya que de no ser así podrían surgir nuevos conflictos en el futuro que requirieran nuevamente la revisión y reestructuración sistemática de la misma.

La radiación *virilis-repleta* cobija realmente dos radiaciones distintas. La primera de ellas tuvo su origen en los trópicos del Viejo Mundo hace

aproximadamente 36 millones de años (Throckmorton, 1975) y eventualmente se extendió hacia el continente americano, formando así dos centros de diversificación. A partir del linaje del Viejo Mundo, surgió al menos un grupo adaptado a climas templados del cual se desprendieron grupos con distribución holártica. De esta radiación surgieron los linajes de los grupos *virilis*, *melanica*, *annulimana*, *carsoni*, *bromeliae*, *peruviana*, *nannoptera*, *carbonaria*, *tumiditarsus*, *polychaeta* y *robusta*, así como el subgénero *Phloridosa* y el género *Dettopsomyia* (Markow y O'Grady, 2006). El grupo *virilis* se originó en Asia probablemente asociado al bosque templado caducifolio y a comunidades riparias. Los grupos *carsoni*, *melanica* y *robusta* también parecen originarse en bosques templados caducifolios y ambientes riparios, aunque sus centros de origen son distintos. Se piensa que estos grupos pudieron colonizar el continente americano no sólo a través del estrecho de Bering sino también por medio de corredores tropicales que existieron entre las regiones paleotropical y neotropical (Throckmorton, 1975). *D. carbonaria*, única especie del grupo *carbonaria*, se halla asociada a la savia del mesquite (*Prosopis* spp.) y, por lo tanto, su distribución está restringida a la distribución del mismo en México y el suroeste de Estados Unidos (Markow y O'Grady, 2006). El subgénero *Phloridosa* está compuesto por siete especies neotropicales que se alimentan del polen de *Datura* spp. e *Hibiscus* spp. entre otros; sin embargo poco se sabe de su distribución geográfica, ecología y filogenia (Schmitz y Hofmann, 2005; Throckmorton, 1975).

La segunda radiación adaptativa de la radiación *virilis-repleta* es la que corresponde al grupo *repleta* y otros grupos relacionados: *castanea*, *canalina*, *dreyfusi* y *mesophragmatica*. Esta radiación tuvo su origen en lo que hoy es México y se extendió rápidamente por el resto del continente. De todos éstos, el más representativo corresponde al grupo *repleta*, el cual se originó en el Norte del continente americano y tuvo una diversificación asociada al surgimiento de los desiertos del Nuevo Mundo. Este grupo formó centros de diversificación en Sudamérica no sin dejar antes más centros en las zonas tropicales y subtropicales de Norteamérica. Throckmorton (1975) infiere lo anterior a partir de la distribución mayoritariamente desértica que presentan los integrantes de este grupo. En la

actualidad este grupo cuenta con alrededor de 100 especies distribuidas principalmente en América; sólo unas cuantas como *D. hydei* y *D. repleta* son cosmopolitas. Una característica importante de este grupo es que muchas de sus especies se han adaptado a una alimentación basada en tallos, frutos y fluidos de cactus en descomposición. Durando *et al* (2000) han estudiado la filogenia de este grupo a través de distintos *loci* y concluyen que no se trata de un grupo monofilético, ya que dentro de él caen algunos miembros de los grupos *canalinae*, *dreyfusi* y *mesophragmatica*. Sin embargo, este grupo es un sistema modelo en la actualidad para estudios ecológicos y evolutivos (Markow y O'Grady, 2006).

Del mismo modo que la radiación *virilis-repleta* tuvo lugar en el Viejo Mundo, la radiación *immigrans-tripunctata* tuvo su origen en los trópicos de Asia y rápidamente se extendió hacia los trópicos de América. Ésta también consistió en una primera radiación en la región paleotropical y una segunda en la región neotropical de acuerdo con Throckmorton (1975); sin embargo ambas se encuentran íntimamente ligadas (Kwiatowski y Ayala, 1999; Remsen y O'Grady, 2002). Los miembros de la radiación *immigrans-tripunctata* tienen los hábitos alimenticios más diversos de todo el género, desde frutos caídos y savia de los árboles, hasta hojas y vegetales en descomposición, macromicetos, madera húmeda, bacterias y flores.

De la primera radiación se desprende principalmente el grupo *immigrans*, que contiene alrededor de 70 especies exclusivas de Asia, África, Australia y las islas del Pacífico, con excepción de *D. immigrans*, que es cosmopolita. A partir de la segunda radiación emergieron grupos como *tripunctata*, *rubrifrons*, *macroptera*, *cardini*, *pallidipennis*, *guarani* y *sticta*, entre otros. Esta radiación tuvo lugar en Sudamérica antes del Oligoceno medio y se extendió por Centro y Norteamérica rápidamente. Sin embargo para grupos como *tripunctata*, el Caribe y los desiertos del Norte de México sirvieron a manera de barrera geográfica para su dispersión, de tal forma que de las 60 especies que integran a este grupo sólo *D. tripunctata* puede encontrarse al Norte de los desiertos. En contraste, los grupos *rubrifrons* y *macroptera* se originaron en el Norte de América y permanecen restringidos a esta zona. La historia evolutiva de estos dos últimos grupos también está relacionada

con la formación de montañas y desiertos en Norteamérica durante el Oligoceno medio, ya que resulta probable que la aparición de estas barreras haya interrumpido la distribución homogénea de sus ancestros y confinado a estos grupos al Norte. Estos dos últimos grupos están íntimamente asociados a macromicetos. El resto de los grupos de especie se originaron en Sudamérica y migraron hacia el Norte durante el Plioceno con la formación del istmo de Panamá (Throckmorton, 1975).

La tercera radiación dentro del género corresponde a la de las *Drosophila* hawaianas, la cual está compuesta por 600 especies endémicas y probablemente 300 más por describir (O'Grady *et al*, 2003). De acuerdo con Throckmorton (1966), las *Drosophila* hawaianas surgieron a partir de un linaje originario del Este de Asia que colonizó las islas hawaianas a través de lo que hoy en día es Japón. Esto pudo haber sucedido a través de una ruta más o menos directa durante el Plioceno cuando las islas estaban en formación o bien, durante el Mioceno por medio de la colonización de islas tempranas del Pacífico central antes de que las islas hawaianas emergieran. Durante largo tiempo las *Drosophila* hawaianas, a pesar de haber sido consideradas como miembros del subgénero *Drosophila*, han sido clasificadas en al menos ocho géneros como *Drosophila* y *Scaptomyza*, y en varios subgéneros como *Engiscaptomyza*. Cabe señalar que estas clasificaciones han ido cambiando conforme se ha refinado el estudio de su filogenia y hoy en día sólo se puede decir con seguridad que esta radiación comprende dos linajes hermanos, los drosophiloides y los scaptomyzoides (Throckmorton, 1975). Los estudios de Thomas y Hunt (1991; 1993) y de DeSalle (1992), han resuelto al menos dos cuestiones básicas: por un lado todas las *Drosophila* hawaianas son un grupo monofilético y por otro, se trata de un grupo hermano del subgénero *Drosophila* que surgió antes de la diversificación de éste último, pero definitivamente después del surgimiento del subgénero *Sophophora*. En 1990 Grimaldi sugirió la creación de un género nuevo para las *Drosophila* hawaianas, el género *Idiomyia*; sin embargo, Powell y DeSalle (1995) han planteado eliminar a los géneros dentro de este grupo y unificarlos a todos dentro del género *Drosophila*, subgénero *Idiomyia* (Powell, 1997).

1d. Otros géneros.

Como se ha mencionado con anterioridad, la familia Drosophilidae cuenta con alrededor de 60 géneros, de los cuales sólo algunos han sido lo suficientemente estudiados como para establecer su relación con respecto al resto de los géneros y resolver las relaciones que guardan las especies que los integran. Poco se sabe acerca de la biología de la mayoría de los géneros de Steganinae. *Amiota* es un género grande con especies de amplia distribución pero que se ha estudiado preponderantemente en Asia. Este género cuenta con varios subgéneros entre los que figuran *Phortica*, *Amiota* y *Sinophthalmus*. Las especies del género *Gitona* habitan principalmente el Viejo Mundo y la región neotropical. *Leucophenga* y *Stegana* son géneros cosmopolitas hermanos (Fig. 1c); el primero se caracteriza por un marcado dimorfismo sexual en el abdomen (Ashburner, 1989).

Después de *Drosophila*, el género *Hirtodrosophila* es el mejor comprendido. Inicialmente considerado como un subgénero de *Drosophila* que se originó a partir de la radiación de las *Drosophila* hawaianas, (Sturtevant, 1942; Throckmorton 1975; Fig. 2), este género ha sido reubicado como uno de los primeros linajes de la subfamilia Drosophilinae muy alejado de la radiación hawaiana (Grimaldi, 1990; DeSalle, 1992; Remsen y O'Grady, 2002; Fig. 3). Se trata de un género cosmopolita cuyas especies son en su mayoría micófitas y se hallan distribuidas principalmente en los trópicos (Grimaldi, 1987; Markow y O'Grady, 2006). *Mycodrosophila* es otro género que también ha sido reubicado de la misma forma que *Hirtodrosophila*. Las 127 especies de este género han logrado explotar una gran variedad de hongos como alimento y se distribuyen en prácticamente todo el planeta (McEvey y Polak, 2005).

Scaptomyza es un género poco estudiado a pesar de su complejidad. Más de 150 especies de este género son endémicas de Hawái y otras cien se hallan distribuidas en el resto del planeta. Se ha sugerido que este género es un grupo hermano de las *Drosophila* hawaianas (Throckmorton, 1975; Remsen y DeSalle, 1998; Remsen y O'Grady, 2002); sin embargo parece no tratarse de un grupo

monofilético (Grimaldi, 1990). De este modo, el origen del o de los linajes que componen a este género permanece incierto (Markow y O'Grady, 2006).

Chymomyza es un género con distribución primordialmente tropical asociado a troncos y madera cortados, que es donde se piensa que ovopositan las hembras (Markow y O'Grady, 2006). Remsen y O'Grady (2002) consideran a *Chymomyza*, *Scaptodrosophila* y al subgénero de *Drosophila*, *Sophophora*, como descendientes del mismo ancestro (Fig. 3).

Originario de África, el género *Zaprionus* se distribuye en el sur de Asia, Medio Oriente y África. Sin embargo, es al sur del desierto del Sahara en donde se encuentra la mayor cantidad de endemismos y diversidad de especies. (Markow y O'Grady, 2006). *Zaprionus* es un taxón monofilético que inicialmente fue posicionado como un descendiente de la primera diversificación de la radiación *immigrans-tripunctata* (Throckmorton, 1975). Empero, en la actualidad se le considera un grupo hermano del subgénero *Dorsilopha* emparentado con el subgénero *Sophophora* y los géneros *Chymomyza* y *Scaptodrosophila* (Fig. 3; Remsen y O'Grady, 2002). *Zaprionus indianus* es una especie perteneciente al grupo *armatus* que recientemente (en 1998) arribó a São Paulo, Brasil proveniente del sur de África (Vilela, 1999). Después de su llegada, esta especie se ha dispersado rápidamente por el resto del continente, habiendo sido registrada en México en el 2002, en el suroeste de Estados Unidos en el 2006 y en Florida en el 2005 (Castrezana, 2007; van der Linde *et al*, 2006). De acuerdo con un estudio de diferenciación de haplotipos de los genes mitocondriales COI y COII llevado a cabo por Yassin *et al* (2008), la población de Florida es el resultado de una segunda invasión proveniente del oeste de África. De este modo, el panorama histórico para la dispersión de esta especie es el siguiente: a) origen de la especie en el sur de África; b) surgimiento de dos radiaciones, una primera que se extendió por el este rumbo a Asia y una segunda que se dispersó por el oeste de África; c) colonización de América por parte de la segunda radiación con una primera invasión en Brasil en 1998 y una segunda invasión en Florida en 2005.

Se ha reportado que para el segundo año después de haber invadido un área nueva, el número de individuos de *Z. indianus* crece significativamente con

respecto al número de individuos del año anterior y al número de individuos de otras especies (Goñí *et al*, 2002; Tidon *et al*, 2003; da Silva *et al*, 2005). Castrezana (2007) menciona al menos tres colectas de drosophilidos llevadas a cabo dentro de México en donde se encontró a *Z. indianus*: Chiapa de Corzo, Chiapas en el 2002; El Tuito, Jalisco en el 2004; y San Carlos, Sonora en el 2006. En ninguna de las tres colectas, el porcentaje de individuos de *Z. indianus* superó el 0.3% del total de la colecta, lo que sugiere que en ese tiempo la especie tenía poco tiempo de haber llegado a esas localidades. En contraste, van der Linde (2006) reporta colectas en algunas localidades de Florida en donde *Z. indianus* representa más del 50% del total de la colecta. En conjunto, estos datos hablan de una muy reciente invasión de esta especie al continente americano.

1e. Drosophilidae en México.

Basados en estudios botánicos y entomológicos, Cabrera y Willink (1973), y Rzedowski (1978), concuerdan en que la biota mexicana está compuesta principalmente por elementos de origen neártico y neotropical. De acuerdo con Halffter (1987), la Zona de Transición Mexicana es un área donde se superponen los elementos faunísticos de ambas regiones. Esta zona abarca el suroeste de Estados Unidos, México y América Central hasta las tierras bajas de Nicaragua. Desde el Mesozoico ha habido comunicación entre la Zona de Transición Mexicana con América del Norte, mientras que la comunicación con Sudamérica ha sido variable a lo largo del tiempo (Morrone, 2005). Esta cualidad biogeográfica hace de México un área de alta diversidad biológica y un foco de diversificación.

En *The North American Species of Drosophila* (1921), Sturtevant compila quizás los primeros registros de Drosophilidae en México. Esta publicación presenta 11 especies de 4 géneros para el país. Desafortunadamente no se mencionan las localidades específicas donde fueron colectados todos los especímenes (Tab. 2). Posteriormente Patterson y Mainland publicaron *The Drosophilidae of Mexico* (1944), que es el registro más completo que se ha hecho hasta la fecha. Para la consecución de este trabajo se llevaron a cabo seis viajes de exploración durante los cuales se colectaron más de setenta y seis mil

especímenes en el Distrito Federal y 15 estados: Coahuila, Chihuahua, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas y Veracruz (Fig. 4). En total se reportó la presencia de 113 formas diferentes de drosophilidos en México distribuidos en 12 géneros de la siguiente manera: *Amiota*, 2; *Chymomyza*, 1; *Cladochaeta*, 1; *Curtonotum*, 2; *Drosophila*, 95; *Gitona*, 2; *Leucophenga*, 3; *Mycodrosophila*, 1; *Scaptomyza*, 2; *Sinophthalmus*, 1; *Stegana*, 1; y *Zygothrica*, 2. Cabe señalar que en la actualidad el género *Curtonotum* está comprendido dentro de la familia Curtonotidae y que el género *Leucophenga* es ahora un subgénero de *Amiota*. Como reconocen los autores, los viajes se llevaron a cabo a bordo de una camioneta, por lo que las colectas se limitaron a sitios cercanos a carreteras y caminos de terracería. Además, no todos los estados del país fueron visitados, y aún en aquellos donde se llevaron a cabo registros, existen grandes áreas que permanecen sin ser estudiadas.

Tabla 2. Listado de especies registradas en México por Sturtevant en 1921.

Especie	Sitio de colecta
<i>Curtonotum gibbum</i>	
<i>C. simplex</i>	
<i>Cladochaeta nebulosa</i>	Veracruz.
<i>Stegana</i> sp.	
<i>Scaptomyza</i> sp.	
<i>Drosophila funebris</i>	Tampico, Tamaulipas.
<i>D. hydei</i>	Calabacilla Chihuahua. Cuernavaca, Morelos. Amatlán, Veracruz.
<i>D. melanogaster</i>	
<i>D. repleta</i>	Tampico, Tamaulipas.
<i>D. similis</i>	Veracruz.
<i>D. lutzii</i>	Ciudad de México.

Theodosius Dobzhansky visitó en varias ocasiones territorio mexicano para coleccionar especímenes del grupo de especie *obscura*, particularmente *D. pseudoobscura*. En 1935, 1936 y 1938 colectó especímenes entre los 1670 y 2600

metros sobre el nivel del mar (msnm) a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, además de en algunas localidades veracruzanas y poblanas de la Sierra Madre Oriental, en una localidad en Durango, una dentro del Valle de Tehuacán y otra cerca de Ejutla, Oaxaca, al pie de la Sierra Madre del Sur (Fig. 5). Reportó la presencia de especies de los grupos *hydei* y *saltans*, y registró a *D. azteca* en Cuernavaca, Morelos y el estado de Oaxaca, (Sturtevant y Dobzhansky, 1936a, 1936b; Dobzhansky, 1939). Poco antes de morir, entre 1974 y 1975, Dobzhansky y su equipo de trabajo llevaron a cabo otra serie de colectas de *D. pseudoobscura* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo; Amecameca, Estado de México; y Zirahuén, Michoacán (Dobzhansky *et al*, 1975). Gracias a estas colectas se describió a *D. cuauhtemoci*, una nueva especie perteneciente al grupo *obscura* localizada en Pátzcuaro, Cuernavaca y el Parque Nacional El Chico (Felix *et al*, 1976).

Víctor Salceda ha colectado *D. pseudoobscura* en prácticamente todo el país, incluyendo los municipios queretanos de Pinal de Amoles y Huimilpan. Esta especie se ha registrado desde los 1500 hasta los 2850 msnm habitando bosques de pino, casuarina, enebro, cedro y liquidámbar; matorral de huizache, matorral subinerme, matorral espinoso y pastizales. (Salceda, 2009, 2011; Salceda y Velázquez, 2006). También ha registrado la presencia de *D. nebulosa* y *D. willistoni* en los estados de Veracruz, Tabasco, Tlaxcala y Nayarit (Salceda, 2001, 2005, 2008, 2010). Estas tres especies también fueron colectadas por Patterson y Mainland (1944) en buena parte de los estados que visitaron.

Por otro lado, el grupo de Therese Markow ha estudiado las *Drosophila* cactofílicas del Desierto de Sonora, área que comprende al estado de Sonora, la península de Baja California y las entidades estadounidenses de California y Arizona (Fig. 6). En esta área registraron la presencia de cinco especies del grupo *repleta* y una del grupo *nannoptera* asociadas principalmente a cactáceas columnares: *D. arizonae*, *D. mojavensis*, *D. navojoa*, *D. nigrospiracula*, *D. mettleri* y *D. pachea*, respectivamente. Es importante señalar que estas especies no se distribuyen por todo el desierto, sino que están restringidas a las áreas de distribución del cactus hospedero en el cual crecen sus larvas (Markow *et al*, 2002;

Massie y Markow, 2005; Pfeiler y Markow, 2011; Richmond *et al*, 2012). *D. arizonae* es la única especie no especializada en cactus y se distribuye más allá de los límites del Desierto de Sonora, cubriendo un área que va desde el sur de California y Arizona, hasta Guatemala (Markow y Hocutt, 1998).

El complejo de especie *longicornis*, perteneciente al grupo de especie *repleta*, está compuesto por las especies *D. longicornis*, *D. desertorum*, *D. mathisi*, *D. pachuca*, *D. propachuca*, *D. mainlandi*, *D. ritae*, *D. spenceri*, *D. hexastigma*, *D. hamatofila*, *D. huichole* y *D. huckinsi*. Este complejo ha sido ampliamente colectado dentro de México y el Sur de Estados Unidos. Oliveira *et al* (2005) presentan un listado con mapas de distribución de la especies que han sido colectadas en esta zona. De acuerdo con los autores, todas las especies, con excepción de *D. mathisi*, habitan alguna zona del territorio nacional. Dentro de Querétaro solamente se ha muestreado en el municipio de San Juan del Río; aquí se registró la presencia de *D. hamatofila*, *D. hexastigma*, *D. longicornis* y *D. propachuca* (Oliveira *et al*, 2005; Wasserman y Koepfer, 1977).

Estos son los principales registros de drosophilidos que se han hecho hasta la fecha dentro de México. Faltaría mencionar únicamente las colectas previamente señaladas de *Z. indianus* en los estados de Chiapas, Jalisco y Sonora (Castrezana, 2007). Como puede observarse, sólo se ha llevado a cabo una colecta generalizada de drosophilidos en el país, y ésta se limitó a la mitad de los estados, quedando sin ser muestreados un gran número de ecosistemas (Patterson y Mainland, 1944). El resto de las colectas se han enfocado a la búsqueda de unos pocos grupos de especie, entre los que destacan *obscura*, *willistoni* y *repleta*. Asimismo, el estado de Querétaro ha sido apenas visitado y la riqueza de drosophilidos que contiene permanece desconocida. Considerando lo anterior, y que la familia Drosophilidae es un taxón sumamente diverso, resulta importante ampliar el registro de drosophilidos en Querétaro y otras áreas no muestreadas, así como colectar nuevamente las áreas ya registradas para determinar los cambios en la presencia-ausencia y abundancia de especies a lo largo del tiempo.

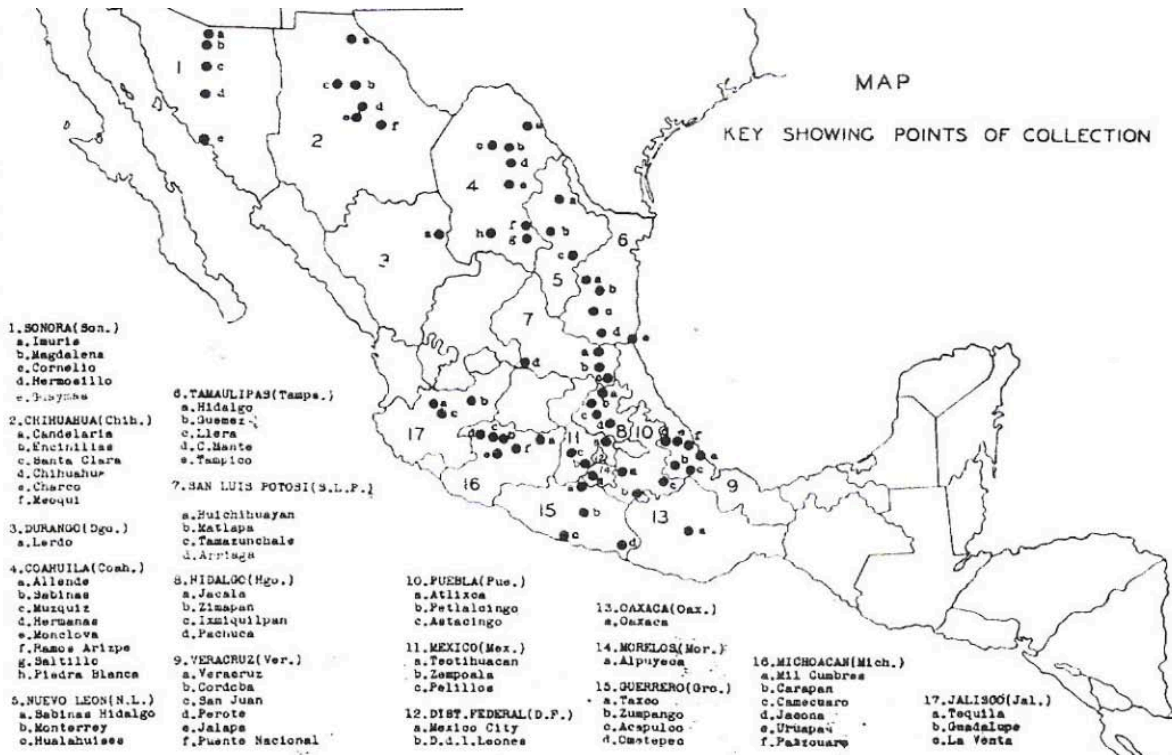


Figura 4. Mapa de México con los sitios donde colectaron Patterson y Mainland (tomado de Patterson y Mainland, 1944).

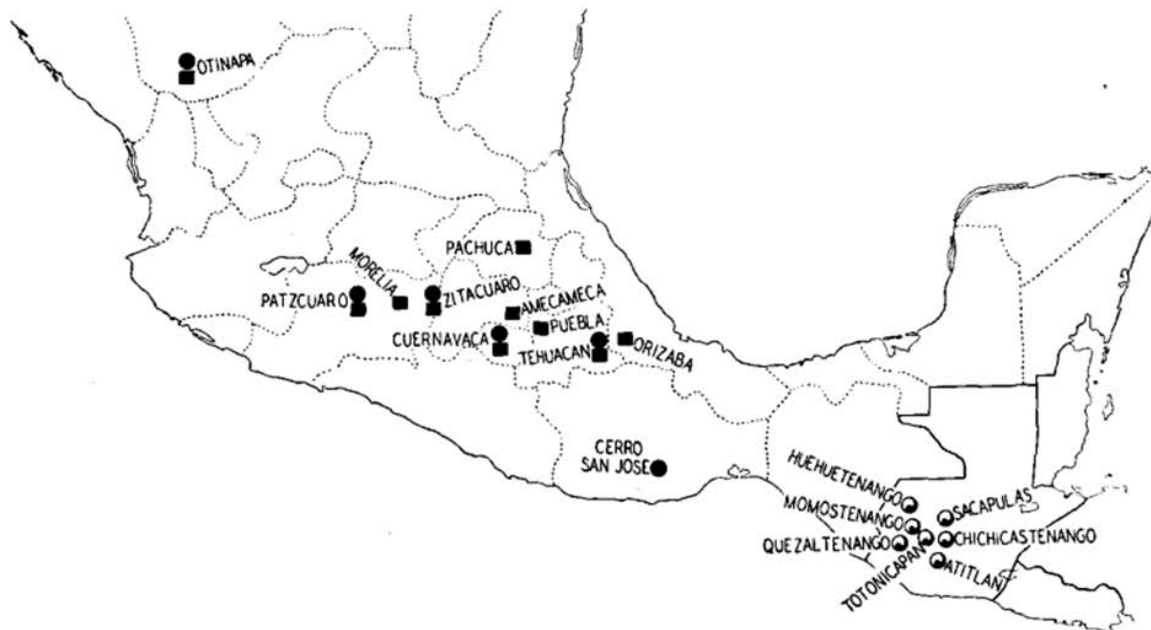


Figura 5. Mapa de México que muestra algunas localidades colectadas por Dobzhansky (tomado de Dobzhansky, 1939).

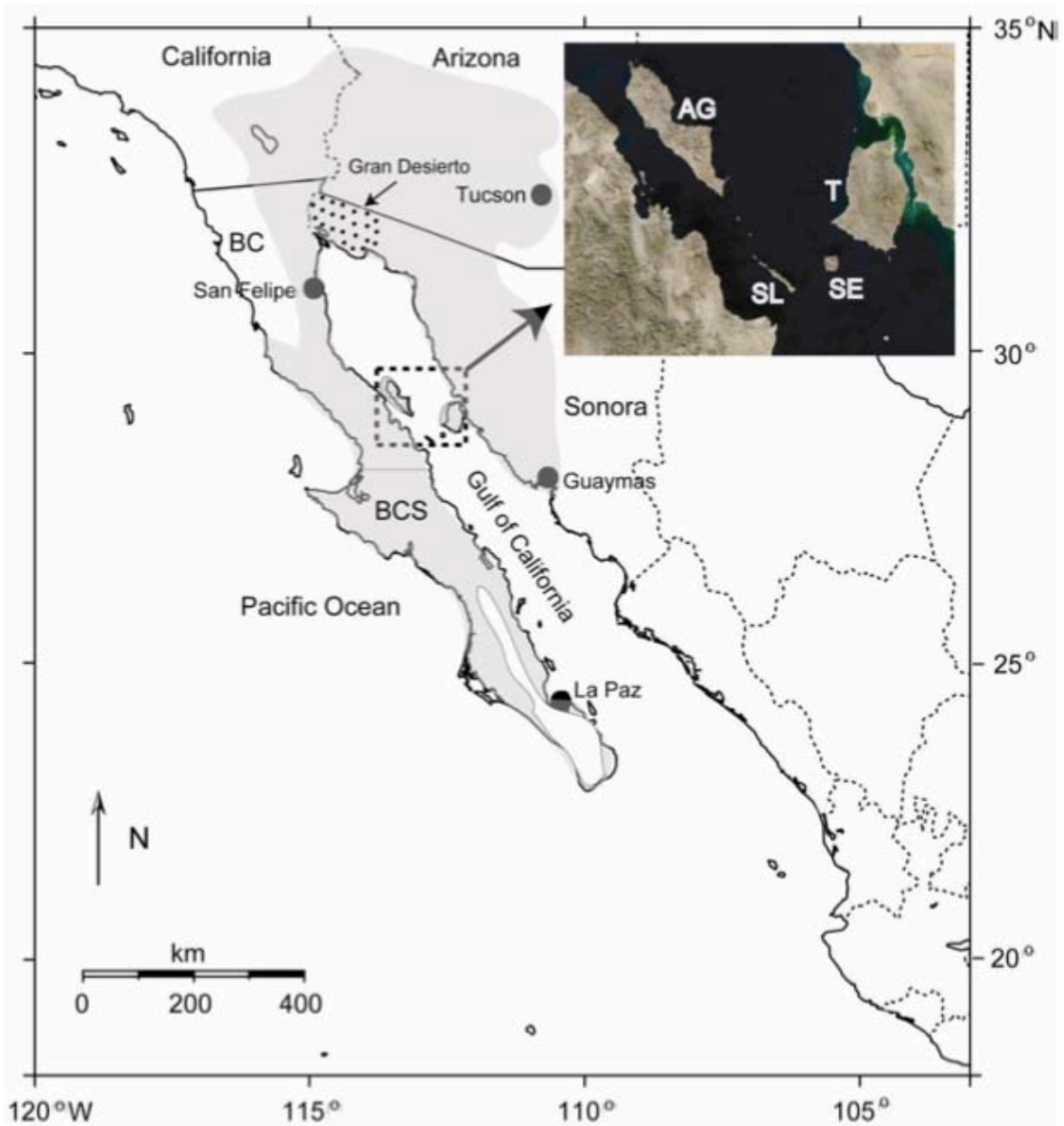


Figura 6. Mapa del norte de México donde el grupo de Markow ha colectado especies del grupo repleta. El área sombreada representa el Desierto de Sonora donde se han llevado a cabo dichas colectas: BC, Baja California; BCS, Baja California Sur. La ampliación muestra algunas islas donde también se han colectado drosophilidos: AG, Ángel de la Guarda; T, Tiburón; SE, San Esteban; SL, San Lorenzo. La zona punteada del mapa representa al Gran Desierto de Altar, la cual, junto con el Golfo de California, sirven como barreras geográficas para la dispersión de las especies que habitan el Desierto de Sonora (tomado de Pfeiler y Markow, 2011).

2. Elementos transponibles.

Los elementos transponibles o móviles (ETs) son secuencias de ADN que tienen la capacidad inherente de moverse a través del genoma de un organismo

(Silva *et al*, 2004). A pesar de su capacidad mutagénica, ya sea por su propia presencia o por su movilidad, se trata de secuencias ubicuas en el genoma de casi todos los eucariontes. Gracias a la secuenciación del genoma de distintas especies, se sabe que los ETs forman una parte importante de éstos: 10-20% en *Drosophila* sp., 45% en *Homo sapiens*, 50% en *Zea mays* y la mayor parte del genoma en aquellas especies de plantas con genomas grandes. (Spradling y Rubin, 1981; Finnegan y Fawcett, 1986; Kidwell y Lish, 1997; Flavell, 1986; San Miguel *et al*, 1996; Bennetzen, 2000). Existen al menos dos hipótesis para explicar la persistencia y alta abundancia de estos elementos. La primera es que pueden beneficiar al hospedero al ser una fuente de variabilidad genética o al generar cambios estructurales en el genoma (McDonald, 1993; McFadden y Knowles, 1997; Kidwell y Lisch, 2000). La segunda es que se trata de secuencias de ADN que, en algunos casos y a diferencia de las secuencias no móviles, pueden incrementar su número de copias con una autonomía relativa (Doolittle y Sapienza, 1980; Orgel y Crick, 1980). No obstante el alto porcentaje del genoma conformado por ETs, se sabe que éste no está relacionado con su actividad, de tal suerte que organismos con un alto porcentaje de ETs pueden presentar un bajo grado de movilidad y *viceversa* (García-Guerreiro, 2012).

Finnegan (1989) propuso el primer sistema de clasificación para los ETs en el que distinguió dos principales clases basándose en el mecanismo de transposición. Los elementos de la clase I, usualmente llamados retroelementos o retrotransposones, se movilizan por medio de transcripción reversa utilizando un ARN como intermediario. Este ARN se transcribe a partir de una copia genómica del elemento y posteriormente es retrotranscrito a ADN utilizando una reversotranscriptasa codificada dentro del mismo elemento. Algunos ETs de la clase I contienen al gen *Pol*, el cual codifica para una proteinasa, una reversotranscriptasa, una RNasa y una integrasa. Estas características y la alta similitud en las secuencias, han hecho pensar que los retrovirus y este grupo de retrotransposones se encuentran evolutivamente relacionados. Es muy probable que los retrovirus se hayan originado a partir de un retroelemento de la superfamilia *Gypsy* al adquirir una envoltura viral y otras proteínas, así como

secuencias regulatorias específicas de retrovirus (Wicker *et al*, 2007).

Los ETs de la clase II se movilizan a través de un mecanismo de escisión y pegado, el cual está mediado en la mayoría de los casos por una enzima (transposasa) codificada dentro de la secuencia del elemento. De acuerdo con la clasificación más reciente, existen dos subclases de ETs dentro de la clase II. Los elementos de la subclase 1 o transposones presentan una secuencia repetida e invertida (SRI) en cada extremo de la secuencia del elemento. Estas secuencias terminales son reconocidas por la transposasa que corta ambas cadenas del elemento para llevar a cabo la transposición. Los transposones pueden aumentar su número al movilizarse durante la duplicación del cromosoma desde una posición en la que ya haya ocurrido la duplicación, hacia una en donde la maquinaria de duplicación todavía no haya pasado (Wicker *et al*, 2007; Greenblatt y Brink, 1962). Dentro de esta subclase se encuentran clasificados los elementos *P*. Los ETs de la subclase 2 se duplican sin la necesidad de que se lleve a cabo el corte de ambas cadenas de ADN. Para su movilización, una sola cadena de ADN del elemento es escindida del cromosoma para sufrir duplicación extracromosómica (sin un ARN intermediario) y su posterior inserción. De acuerdo con estudios filogenéticos, los elementos de la clase II no se encuentran emparentados entre sí y es muy probable que tengan múltiples orígenes (Wicker *et al*, 2007).

2a. Elementos transponibles *P*.

De todos los elementos móviles que se han estudiado, el elemento *P* es uno de los transposones que ha recibido mayor atención. Este transposón, originado hace aproximadamente 40 millones de años (Silva y Kidwell, 2000), es capaz de escindirse del genoma de un organismo por medio de una enzima codificada dentro de su misma secuencia para posteriormente insertarse en otra región. Debido a su fácil movilización y a que usualmente se llevan a cabo escisiones imprecisas que alteran las secuencias aledañas al sitio del cual se escinde, el elemento *P* tiene importantes implicaciones tanto en evolución como en biología experimental. Como herramienta genética ha sido ampliamente

utilizado en *Drosophila melanogaster* para provocar mutaciones, generar líneas transgénicas y dirigir la expresión de genes, entre muchas otras aplicaciones. Evolutivamente son importantes en dos aspectos: como origen de variación genética al generar mutaciones durante su transposición y por su capacidad de ser transferidos horizontalmente entre especies distintas (Engels, 1996).

Originalmente descubiertos en drosophilidos, los elementos *P* han sido hallados en otros dípteros filogenéticamente relacionados con esta familia. También se han encontrado secuencias homólogas con variaciones en el número de exones y en los extremos de la secuencia en *Homo sapiens*, *Gallus gallus*, *Danio rerio* y *Chlamydomonas reinhardtii* (Hammer *et al*, 2005; Wicker *et al*, 2007). A pesar de que el análisis de los genomas de estos organismos ha permitido ampliar el conocimiento de la distribución de estos elementos, su distribución dentro de Drosophilidae (familia donde se hallan mejor representados y en donde presentan mayor actividad de transposición) aún presenta huecos debido a la alta diversidad de esta familia y a que la búsqueda de elementos móviles no ha abarcado todos los grupos que la componen.

Por otro lado, los elementos *P* son los causantes de un fenómeno que ocurre en *Drosophila* conocido como disgénesis híbrida (Kidwell *et al*, 1977). Cuando se cruzan machos que contienen elementos *P* (líneas P) con hembras que no contienen elementos *P* en su genoma (líneas M), se manifiesta en la descendencia una serie de anomalías como esterilidad, rearrreglos cromosómicos y altas tasas de mutación. Estas características no se presentan cuando se llevan a cabo cruces de machos M con hembras P, machos P con hembras P ni de machos M con hembras M. Además, los síntomas de la disgénesis híbrida sólo se manifiestan en la línea germinal de la descendencia (Rio, 1991). La disgénesis híbrida se debe a una alta tasa de transposición de elementos *P* y las causas de ésta se detallarán abajo.

2b. Estructura molecular de los elementos *P*.

De manera general, los elementos *P* conforman una superfamilia de ETs en la cual destacan los elementos de tipo M, O, T y los de secuencia canónica, siendo

estos últimos los primeros en ser caracterizados (O'Hare y Rubin, 1983). La secuencia canónica del elemento *P* consta de 2907 pb y contiene el locus del gen que codifica para la enzima transposasa encargada de llevar a cabo la movilización del elemento. Este locus está compuesto por tres intrones y cuatro exones que contienen un marco de lectura abierto. La secuencia canónica cuenta con una SRI de 31 pb en cada uno de los extremos, así como otro par de SRIs internas de 11 pb (Fig. 7). Ambos pares de SRIs son indispensables en *cis* para que se lleve a cabo la transposición aunque no son suficientes (O'Hare y Rubin, 1983; Mullins *et al*, 1989). Cerca de cada extremo se encuentra una secuencia blanco de la transposasa de 10 pb [5'-AT(A/C)CACTTAA-3'], la cual suele ser también una SRI que se sobrelapa en el extremo 5' con la región promotora (caja TATA) del gen de la transposasa (Rio, 1991).

Los elementos *P* que contienen todas sus SRIs y que son capaces de llevar a cabo su transposición bajo el efecto de su propia transposasa se conocen como elementos autónomos. Existen variantes de elementos *P* que no pueden llevar a cabo la transposición debido a que tienen mutaciones en las SRIs, o bien, debido a que presentan alteraciones que les impiden producir la transposasa y requieren de una fuente externa de la enzima para poder movilizarse. Éstos últimos se conocen como elementos no autónomos. Los elementos *P* de tipo T descritos por Pinsker *et al* (2001) son un ejemplo de elementos no autónomos al carecer del último exón. El resto de los tipos de elementos *P* difieren uno de otro en aproximadamente el 30% de sus secuencias pero mantienen una estructura básica de cuatro exones y una SRI similar en cada extremo.

2c. Transposición.

Como se ha mencionado con anterioridad, la transposición de los elementos *P* está mediada por la transposasa, una enzima de 87 kD producto de la traducción de los cuatro exones del gen. La movilización de los elementos está restringida a las células de la línea germinal y esto se debe a que en las células somáticas se produce una proteína represora o transposasa inactiva de 66 kD (Fig.7). Cabe señalar que durante las primeras etapas de la ovogénesis se

sintetiza únicamente la transposasa de 87 kD; sin embargo, en las etapas subsecuentes comienza a sintetizarse también la proteína represora. Esta proteína se sintetiza debido a un fenómeno de procesamiento alternativo del pre-ARNm, en el que no se elimina el tercer intrón y la traducción se detiene en un codón de paro previo al cuarto exón. La proteína de 66 kD es capaz de unirse al mismo sitio blanco de la transposasa, por lo que la ausencia de transposición en las células somáticas se debe tanto a la ausencia de transposasa como a la presencia de la proteína represora (Rio, 1991; Engels, 1996; Ignjatovic *et al*, 2005).

La transposición de los elementos *P*, al generar mutaciones y desestabilización cromosómica durante la escisión e inserción, es la causa del fenómeno de disgénesis híbrida. Estas mutaciones tienen como consecuencia rearrreglos cromosómicos, altas tasas de recombinación, esterilidad e, incluso, letalidad, entre otros fenotipos. Como se ha mencionado, la disgénesis híbrida solamente sucede en la descendencia de la cruce de machos *P* y hembras *M*. La ausencia de disgénesis híbrida en la cruce *M* X *M* se explica porque ambos gametos carecen de elementos *P*. En el caso de las cruces *P* X *P* y machos *M* X hembras *P*, la falta de transposición se debe a que a pesar de que la transposasa puede sintetizarse en las células germinales, existe contribución materna de la proteína represora que impide se lleve a cabo la síntesis de transposasa. En el caso de la cruce de machos *P* X hembras *M*, las secuencias de elementos *P* presentes en el genoma del macho no tienen contraparte ni contribución materna de la proteína represora, lo que permite que se sintetice la transposasa (Rio, 1991; Engels, 1996).

Durante la inserción de un elemento *P*, se lleva a cabo la duplicación de 8 pares de bases en las regiones inmediatamente adyacentes al elemento. Esta duplicación puede revertirse cuando el elemento es nuevamente movilizado pero sólo en el caso de que la escisión sea precisa (O'Hare y Rubin, 1983). Sin embargo, las escisiones imprecisas son frecuentes y la movilización de los elementos *P* puede causar deleciones en las zonas aledañas al transposón. Aunque no existe una secuencia consenso aceptora de elementos *P*, se han encontrado sitios calientes en donde las inserciones son más frecuentes: (i) las

regiones eucromáticas son más susceptibles a inserciones que las regiones heterocromáticas; (ii) algunos *loci* eucromáticos son golpeados con mayor frecuencia que otros; (iii) los elementos *P* tienen mayor preferencia por las zonas regulatorias de los genes que por las zonas codificantes; (iv) los sitios blanco tienen una secuencia parecida, aunque no necesariamente idéntica, al octámero GGCCAGAC; (v) las inserciones tienden a llevarse a cabo cerca de otros elementos *P*; y (vi) algunos elementos *P* se insertan en regiones cercanas al sitio donador (Engels, 1996; Robertson *et al*, 1988; Kelley *et al*, 1987; Golic, 1994; O'Hare y Rubin, 1983; Berg y Spradling, 1991).

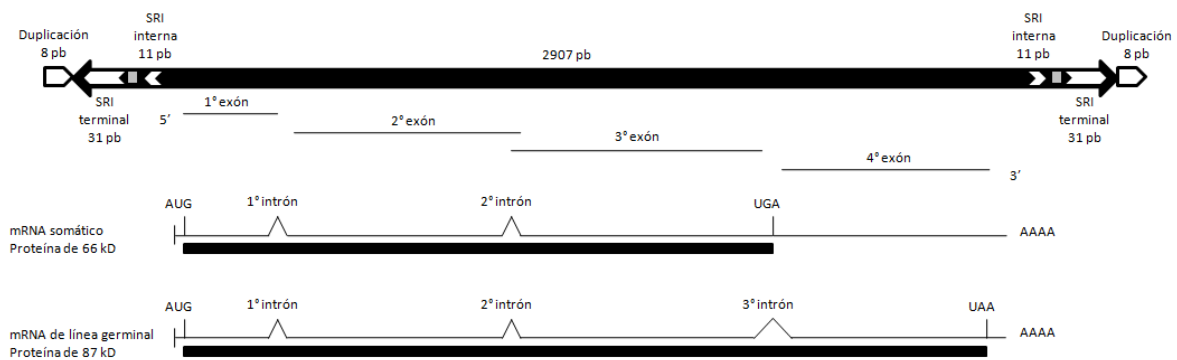


Figura 7. Estructura molecular del elemento *P*. La barra negra de arriba muestra el elemento completo del tipo canónico de 2907 pb, las secuencias repetidas e invertidas (SRI) internas y terminales en cada extremo, así como la duplicación de 8 pb que se genera después de la inserción en las regiones de ADN que flanquean al elemento. Los cuadros grises en cada extremo representan los sitios de unión (10 pb) de la transposasa. Debajo de esta se muestran los cuatro exones, los mensajeros (mRNA) con sus intrones y codones de paro y las dos isoformas proteicas: proteína represora (66 kD) y transposasa (87 kD) (Modificado de Rio, 1991).

2d. Distribución de elementos *P* en Drosophilidae.

La presencia de elementos *P* ha sido explorada en algunos géneros de Drosophilidae, especialmente en *Drosophila* (Fig. 8). Dentro de este género, se han encontrado elementos *P* en los subgéneros *Scaptodrosophila* (*D. stoni* y *D. latifasciaeformis*), *Sophophora* (grupos *willistoni*, *saltans*, *obscura* y *melanogaster*; ver grupos en Tab. 1), *Drosophila* (*D. mediopunctata*) y *Dorsilopa* (*Drosophila busckii*) (Daniels *et al*, 1990; Loreto *et al*, 1998; Haring *et al*, 2000; Silva & Kidwell, 2004). Cabe señalar que dentro de los grupos de especies anteriormente señalados, no todas las especies que los integran son hospederas de algún tipo

de elemento *P*; por ejemplo, en el subgrupo de especie *melanogaster* del grupo *melanogaster* solamente *D. melanogaster* hospeda la secuencia canónica del elemento *P*, mientras que las especies hermanas *D. mauritiana*, *D. simulans* y *D. yakuba* no contienen este tipo de elemento (Clark *et al*, 1998; Fig. 9). *D. mediopunctata* (grupo *tripunctata*) es la única especie de todo el subgénero *Drosophila*, el más diverso de Drosophilidae, en el que se ha detectado la presencia de elementos *P* (Loreto *et al*, 2001). A pesar de que varios géneros, además de *Drosophila*, han sido explorados en busca de elementos *P*, éstos sólo se han encontrado en los géneros *Scaptomyza* (*S. adusta*, *S. pallida* y *S. elmoi*) (Daniels *et al*, 1990; Haring *et al*, 2000) y *Lordiphosa* (Haring *et al*, 2000). En este último se encontraron elementos *P* en 6 de 10 especies examinadas.

Los elementos *P* de secuencia canónica son un grupo de elementos que varían unos de otros en menos del 10% de su secuencia (Clark *et al*, 1995) y que se originaron hace aproximadamente 2-3 millones de años (Silva y Kidwell, 2000). La presencia de este tipo de elementos se encuentra casi totalmente restringida a los grupos *saltans* y *willistoni* (Daniels *et al*, 1990; Clark y Kidwell, 1997), mismos que se originaron y diversificaron en el Nuevo Mundo antes de la formación del istmo de Panamá (Throckmorton, 1975). Fuera de estos dos grupos, la secuencia canónica del elemento *P* solamente ha sido encontrada en *D. melanogaster* (Daniels *et al*, 1990) y *D. mediopunctata* (Loreto *et al*, 1998).

2e. Transferencia horizontal.

Debido a la naturaleza mutagénica y desestabilizadora de los ETs, es de suponerse que se trata de secuencias de ADN que con el tiempo deberían de eliminarse del genoma de los organismos. Sin embargo, los ETs se encuentran ampliamente distribuidos dentro de los eucariontes. Una posible explicación para esto es que se trata de ADN autónomo que se duplica a mayor velocidad de la que se selecciona. Una segunda explicación es que, a pesar de generar mutaciones no favorables, su actividad mutágena puede incrementar la variabilidad genética y esto traducirse como un incremento en la adecuación de los hospederos (Silva *et al*, 2004). Asimismo, existe evidencia de que los ETs pueden transferirse del

genoma de un organismo a otro sin ser necesariamente transmitidos a través de su descendencia; a esto se le conoce como transferencia horizontal. Esta última es una alternativa más que pudiera explicar la persistencia de los ETs en el genoma de los eucariontes.

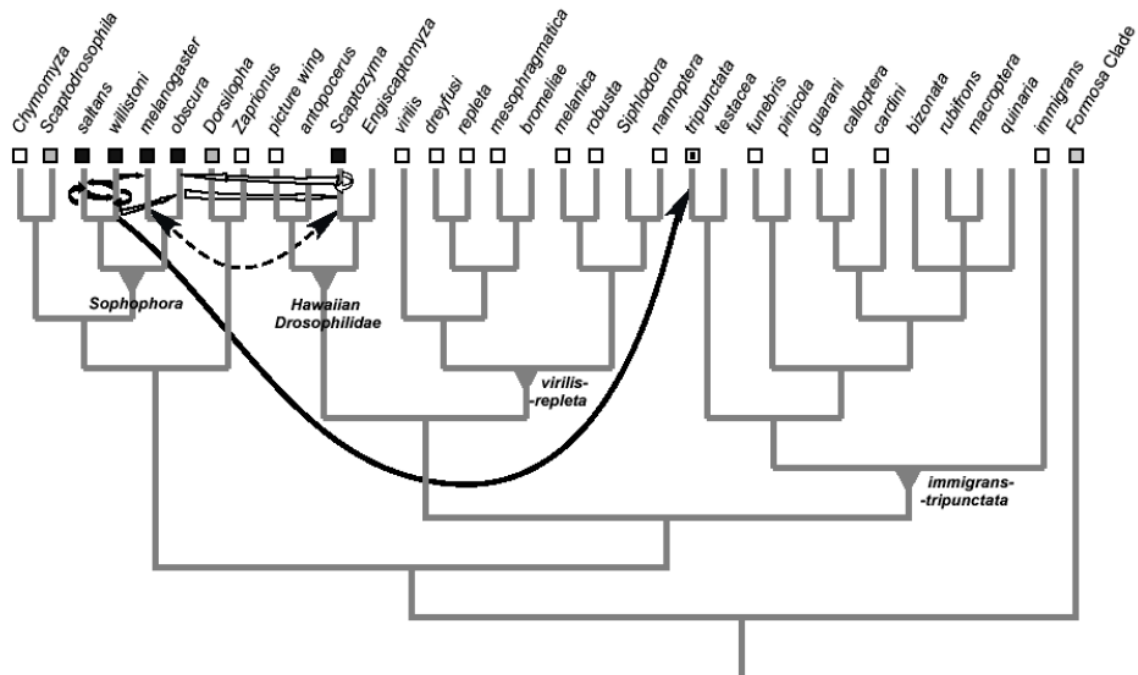


Figura 8. Distribución de elementos *P* dentro de la familia Drosophilidae y principales eventos de transferencia horizontal. Cada linaje es un grupo de especies, un género o un subgénero. La presencia de elementos *P* fue evaluada por medio de hibridación por *Southern blot* (Daniels *et al*, 1990) o PCR (Haring *et al*, 2000). Los cuadros vacíos representan señal nula del elemento, los cuadros en gris representan señal débil y los cuadros negros representan señal fuerte. El punto en el cuadro del grupo *tripunctata* representa señal solamente en una especie de todo el grupo (*D. mediopunctata*). Las flechas representan eventos de transferencia horizontal de elementos *P* de los siguientes tipos: flechas negras, secuencia canónica; flechas punteadas, tipo O; flechas blancas, tipo M (tomado de Silva *et al*, 2004).

Para poder inferir un evento de transferencia horizontal y distinguirlo de un evento de transferencia vertical (transmisión hereditaria o de un ancestro común a una o más especies derivadas) se toman en cuenta tres observaciones: (i) la distribución heterogénea de un ET en taxa cercanos, esto es, la presencia de un ET en un linaje y su ausencia en los linajes más relacionados; (ii) la disparidad o incongruencia en la topología de las filogenias de las especies en cuestión y del ET que se examina; y, más importante aún, (iii) la detección de ETs con alta

similitud en sus secuencias en taxa divergentes (Silva *et al*, 2004). Aunado a esto, se requieren de ciertos prerequisites para que un evento de transferencia horizontal pueda llevarse a cabo, entre los que destacan el solapamiento de la distribución geográfica y ecológica de las especies, compatibilidad de factores genómicos para la integración y propagación del ET y la presencia de un vector adecuado (Pinsker *et al*, 2001).

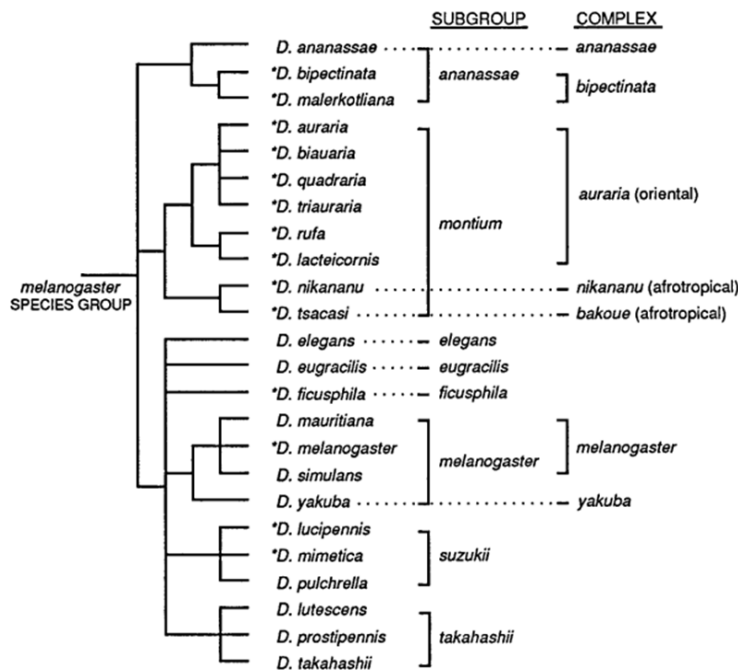


Figura 9. Árbol filogenético del grupo de especies *melanogaster* con los subgrupos y complejos. Los asteriscos indican presencia de algún tipo de elementos *P*; sin embargo, sólo *D. melanogaster* alberga elementos *P* de secuencia canónica (Modificado de Clark *et al*, 1998).

Dentro de Drosophilidae se han reportado varios casos de transferencia horizontal de ETs. En el caso particular de los elementos *P*, se han detectado múltiples eventos de transferencia horizontal de la secuencia canónica entre los grupos *saltans*, *willistoni*, *melanogaster* y *tripunctata* (Daniels *et al*, 1990; Clark *et al*, 1994; Clark y Kidwell, 1997; Clark *et al*, 1998; Loreto *et al*, 1998; Silva y Kidwell, 2000; Loreto *et al*, 2001). Asimismo, esta clase de eventos se ha detectado en el tipo M del elemento *P* entre los grupos *willistoni* y *obscura* y los géneros *Scaptomyza* y *Lordiphosa* (Hagemann *et al*, 1992; Hagemann *et al*, 1996; Haring *et al*, 2000) y también en el tipo O en los grupos *melanogaster* y *obscura* y

los géneros *Scaptomyza* y *Lordiphosa* (Hagemann *et al*, 1996; Haring *et al*, 2000; de Setta *et al*, 2007). Cabe señalar que estos eventos no han sido unidireccionales de grupo a grupo y han sucedido más frecuentemente de lo esperado (Fig. 8).

El ejemplo por excelencia de transferencia horizontal de un ET es el del elemento *P* de secuencia canónica entre *D. willistoni* y *D. melanogaster*. Cuatro observaciones sustentan este evento: Primero, las secuencias de este elemento entre ambas especies difieren en tan sólo 1 pb (menos del 0.1%; Daniels *et al*, 1990) a pesar de que ambas especies divergieron hace aproximadamente 36 millones de años (Russo *et al*, 1995). Segundo, la filogenia de ambas especies y aquella de la secuencia canónica del elemento *P* resultan incongruentes en su topología. Por un lado, ambas especies pertenecen a grupos diferentes con varios nodos intermedios, mientras que por el otro, ambas secuencias del elemento son linajes hermanos con el mismo ancestro común (Clark *et al*, 1994). Tercero, como se ha mencionado con anterioridad, las especies más cercanas a *D. melanogaster* no hospedan a este tipo de elemento *P* (Clark *et al*, 1998). Finalmente, *D. melanogaster* es una especie que se originó en África mientras que *D. willistoni* se originó en América. Ambas especies no tuvieron contacto sino hasta el año 1800 aproximadamente, cuando *D. melanogaster* fue introducida al continente americano por el hombre. Hoy en día todas las poblaciones silvestres del mundo de ambas especies contienen la secuencia canónica del elemento *P*. Sin embargo, aquellas poblaciones de *D. melanogaster* que fueron aisladas y mantenidas en los laboratorios durante los primeros días de la genética y antes del contacto con *D. willistoni*, están libres de elementos *P* (David y Capy, 1988; Engels, 1996). Estas observaciones en conjunto han servido para evidenciar la transferencia horizontal del elemento *P* de secuencia canónica de *D. willistoni* a *D. melanogaster*. A pesar de que aún no se ha encontrado cuál es el vector que se ha encargado de dirigir esta transferencia, existen al menos dos candidatos. Se ha observado que el ácaro semiparasítico *Proctolaelaps regalis* es capaz de adquirir secuencias de elemento *P* cuando se alimenta de los huevos de *Drosophila* bajo condiciones de laboratorio (Houck *et al*, 1991; Pinsker *et al*, 2001). *Wolbachia*, una α -proteobacteria, es un parásito de artrópodos que ha demostrado la capacidad de

incorporar ETs a su genoma, lo que la convierte en un buen candidato para dirigir la transferencia horizontal de estos elementos durante la infección del hospedero (Masui *et al*, 1999; Miller y Miller, 1982; Jehle *et al*, 1998; Pinsker *et al*, 2001).

HIPÓTESIS.

Dada la alta diversidad que comprende la familia Drosophilidae y la combinación de tipos de vegetación que existen en el centro de México, esta zona alberga un alto porcentaje de especies del total que se ha registrado en todo el país.

Al tratarse de una zona principalmente semiárida, el grupo de especies *repleta* debe ser el más abundante y diverso en el centro de México.

Existen especies en las que no se ha analizado la presencia de elementos *P* y que albergan este tipo de ETs en sus genomas.

OBJETIVOS.

Generar un listado de las especies de drosophilidos que habitan en el centro de México cubriendo la mayor cantidad de tipos de vegetación posibles.

Analizar qué grupos de especies y especies son los más abundantes en el centro de México y a qué tipos de vegetación se encuentran principalmente asociados.

A partir de las especies colectadas, determinar cuáles de éstas albergan elementos *P* de secuencia canónica en sus genomas.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Colecta de especímenes y sitios de colecta.

Se llevaron a cabo 33 colectas de moscas en un total de 18 localidades en 5 estados de la República Mexicana (Tab. 3). Estas localidades están comprendidas en seis provincias geológicas: Planicie Costera de Occidente (Nayarit), Mesa Central (Guanajuato y Querétaro), Faja Volcánica Transmexicana (Guanajuato, Querétaro y Jalisco), Sierra Madre Oriental (Querétaro y Puebla) y Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca (Puebla). Estas localidades abarcan tres principales grupos climáticos de acuerdo con la clasificación de Köppen: lluvioso tropical (A), seco (B) y templado húmedo (C). La mayoría de las colectas se llevaron a cabo en Juriquilla, al Sur del estado de Querétaro, donde el clima es de tipo BS1kw (seco a semisecco templado con lluvias en verano y lluvias escasas el resto del año). En esta zona el tipo de vegetación predominante es selva baja caducifolia compuesta por *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia* spp., *Acacia farnesiana*, *Bursera fagaroides* e *Ipomoea murucoides*, entre otros. También en el Sur de Querétaro se colectó en las localidades de Laguna de Servín (bosque de *Quercus*), Parque Ecológico Joya-La Barreta (bosque de *Quercus*), La Fuente (matorral xerófilo crasicaule), Cadereyta (matorral xerófilo crasicaule), San Pedro (bosque ripario y de *Quercus*), El Granjeno (bosque ripario y de *Quercus*) y El Zamorano (matorral mediano espinoso, bosque de *Quercus* y bosque ripario); de esta forma, puede hacerse un comparativo de las especies halladas en la parte Sur del estado con las de otras localidades aledañas. Además, ya que los tipos de vegetación de estas localidades también varían, puede hacerse un comparativo entre las especies colectadas en los diferentes tipos.

Tabla 3. Sitios de colecta.

Colecta	Localidad	Clima	Estado	Latitud N	Longitud W	Altitud msnm	Fecha de colecta	Asociación o tipo de vegetación
1	Matanchén, San Blas	Aw	Nayarit	21° 29' 36"	105° 11' 51"	3	19 de marzo de 2010	Selva mediana subcaducifolia (Valdez-Hernández, 2004)
2	Cuetzalan, Cuetzalan del Progreso	ACF	Puebla	19° 57' 00"	97° 24' 36"	908	27 de marzo de 2010	Bosque mesófilo de montaña (Gutiérrez-Mayán, 2000)
3	Parque Ecológico Joya-La Barreta, Querétaro	BS1kw	Querétaro	20° 48' 42"	100° 31' 10"	2550	15 de mayo de 2010	Bosque de <i>Quercus</i> (Hernández <i>et al.</i> , 2000)
4	06 de julio de 2010	...
5	Juriquilla, Querétaro	BS1kw	Querétaro	20° 42' 31"	100° 27' 29"	1900	15 de mayo de 2010	Selva baja caducifolia (Vong, 2003)
6	03 de agosto de 2010	...
7	23 de agosto de 2010	...
8	30 de septiembre de 2011*	...
9	25 de octubre de 2011	...
10	31 de octubre de 2011	...
11	29 de febrero de 2012*	...
12	23 de marzo de 2012*	...
13	16 de abril de 2012	...
14	Celaya	ACW	Guanajuato	20° 31' 44"	100° 48' 54"	1750	09 de junio de 2010	Bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978)
15	21 de julio de 2010	...
16	Laguna de Servín, Amealco	Cw	Querétaro	20° 16' 25"	100° 16' 30"	2750	08 de julio de 2010	Bosque de <i>Quercus</i> (Jones y Luna-Cozar, 2007)
17	16 de octubre de 2010	...
19	La Fuente, Tequisquiapan	BS1kw	Querétaro	20° 33' 50"	100° 01' 52"	1937	05 de enero de 2011	Matorral xerófilo crasicaule (Zamudio <i>et al.</i> , 1992)
20	Las Adjuntas, Arroyo Seco	ACW	Querétaro	21° 23' 47"	99° 34' 60"	1380	25 de febrero de 2011	Bosque ripario y selva baja caducifolia (Gaucín-Ríos, 2000)
21	24 de julio de 2011	...
22	Cadereyta	BS1kw	Querétaro	20° 41' 14"	99° 48' 18"	2057	05 de julio de 2011	Matorral xerófilo crasicaule -jardín botánico- (Chávez-Martínez y Hernández-Magaña, 2003)
23	San Miguel de Allende	ACW	Guanajuato	20° 54' 57"	100° 43' 36"	2003	14 de julio de 2011	Matorral xerófilo y pastizal -jardín botánico- (Meagher, 2007)
24	03 de septiembre de 2011*	...
25	26 de febrero de 2012*	...
26	San Pedro, Huimilpan ¹	Cw	Querétaro	20° 19' 85"	100° 17' 29"	2000	27 de agosto de 2011	Bosque ripario y bosque de <i>Quercus</i> (Guadalupe-Valtierra <i>et al.</i> , 2008)
27	San Pedro, Huimilpan ²	20° 20' 20"	100° 17' 03"	2303	06 de septiembre de 2011*	...
28	EL Granjeno, San Juan del Río	Cw	Querétaro	20° 19' 33"	100° 08' 33"	2000	27 de agosto de 2011	Bosque ripario y bosque de <i>Quercus</i> (García-Daguer <i>et al.</i> , 2001)
29	El Zamorano, Colón ¹	Bs	Querétaro	20° 53' 16"	100° 12' 52"	2520	23 de septiembre de 2011	Matorral mediano espinoso (Gómez-Sánchez, 1997)
30	El Zamorano, Colón ²	20° 55' 50"	100° 11' 11"	2885	22 de marzo de 2012*	Bosque de <i>Quercus</i> y bosque de <i>Abies</i> (Gómez-Sánchez, 1997)
31	Hoya de Rincón de Pananguiso, Valle de Santiago	ACW	Guanajuato	20° 25' 36"	101° 15' 03"	1850	01 de octubre de 2011*	Bosque tropical caducifolio (Carranza-González, 2005)
32	San Juan Raya, Zapotitlán	BSHl	Puebla	18° 19' 08"	97° 37' 08"	1760	11 de noviembre de 2011	Terechena de <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (Téllez-Vázquez, 2008)
33	Las Agujas, Zapopan	Aw	Jalisco	20° 44' 48"	103° 30' 48"	1700	18 de marzo de 2012	Bosque de <i>Quercus-Pinus</i> (Rzedowski, 1978)

La segunda localidad con mayor número de visitas fue en el jardín botánico El Charco del Ingenio en San Miguel de Allende, Guanajuato, donde el clima es de tipo ACw (tropical-templado con lluvias en verano) y el tipo de vegetación predominante es matorral xerófilo con pastizal. Las especies arbustivas y arborescentes que componen este matorral son, principalmente, *Acacia farnesiana*, *A. schaffneri*, *Prosopis laevigata*, *Mimosa* spp., *Opuntia* spp. y *Myrtillocactus geometrizans*. Cabe señalar que en esta localidad y en Cadereyta, Querétaro, dado que se trata de jardines botánicos de plantas suculentas, la composición florística incluye las especies propias de la región junto con especies de cactáceas y crasuláceas que no son necesariamente nativas.

En cada localidad visitada se tomaron las coordenadas geográficas y la altitud. Con estos datos geográficos se elaboró un mapa de localización mediante el uso del programa ArcMapTM de ArcGIS 10.0 ESRI.

Técnicas de colecta.

Las colectas se llevaron a cabo mediante la captura de especímenes localizados en sustratos naturales como macromicetos y materia orgánica en descomposición (troncos, frutos y cactus), o bien con trampas de fruta usadas bajo la metodología descrita por Markow y O'Grady (2006). Existen dos tipos de trampas. El primer tipo consiste en una botella de plástico con una mezcla de plátano y levadura en el interior, a la cual se le hace una ranura para que entren las moscas; esta trampa se cuelga a la sombra en las ramas de árboles o cactáceas y se deja por varios días (de uno a cinco, generalmente) (Fig. 10). En la mezcla de fruta y levaduras se clavan algunas ramas para que las moscas perchen y no mueran ahogadas. De este tipo de trampas se pueden obtener larvas y adultos. El día de la colecta se cierra la abertura de las trampas con cinta adhesiva evitando que las moscas colectadas escapen, para posteriormente obtener los ejemplares por medio de un aspirador manual. Este tipo de trampa se utilizó en las localidades de Juriquilla, San Pedro, Hoya de Rincón de Parangueo, San Miguel de Allende y El Zamorano, lugares donde se llevó a cabo el mayor esfuerzo de muestreo.

El segundo tipo de trampa se usa para coleccionar especímenes en tiempos más cortos, de unas cuantas horas, y para esto se deja fruta en descomposición en el sotobosque y a la sombra de un árbol. Pasado un periodo de una hora o más, se capturan las moscas con el uso de una red para drosophilíidos. Ésta es parecida a una red entomológica común pero está hecha con tela muy delgada y suave, y en el extremo contrario a la abertura tiene una modificación para poder pasar las moscas capturadas a viales con alimento. Este tipo de trampa fue utilizado en todas las localidades muestreadas.

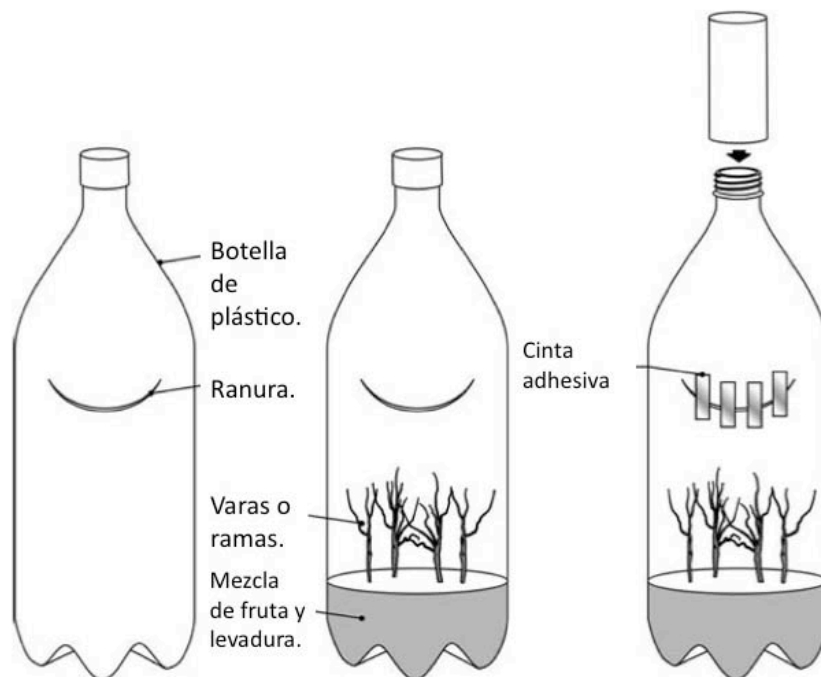


Figura 10. Esquema de fabricación de las trampas de botella para *Drosophilidae*. La trampa de la derecha se muestra lista para sacar las moscas poniendo un tubo con alimento en la boca de la botella (tomado de Markow y O'Grady, 2006).

Identificación de especímenes.

Los especímenes coleccionados en campo fueron transportados en viales con alimento o en las trampas de botella al laboratorio de Genética de la Transducción de Señales del Instituto de Neurobiología (INB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), campus Juriquilla. En el laboratorio, estas moscas fueron identificadas con el uso de la clave dicotómica incluida en la publicación de

Patterson y Mainland (1944). Esta clave permite la identificación a partir de caracteres morfológicos. Sin embargo, no incluye especies descritas recientemente ni especies que han colonizado el país después de 1944. Debido a esto, se utilizó también la clave dicotómica de Yassin y David (2010) y las descripciones de Etges y colaboradores (2001). Para corroborar las identificaciones basadas en caracteres morfológicos, se realizó la identificación molecular mediante la amplificación y secuenciación de la subunidad I del gen mitocondrial citocromo c oxidasa (COI) para la mayor cantidad posible de especies. Las secuencias obtenidas fueron comparadas con aquellas disponibles en la base de datos Bar Code of Life Data Systems (BOLD; Ratnasingham y Hebert, 2007).

Para llevar a cabo la identificación molecular se extrajo ADN a partir de un solo individuo siguiendo el protocolo de Gloor *et al* (1993). Esta técnica consiste en tomar 50 μ l de *squishing buffer* (SB: 10mM Tris-Cl pH 8.2, 1mM EDTA, 25 mM NaCl y 200 μ g/ml de Proteínasa K) con una micropipeta; después, sin soltar el SB, se macera una mosca previamente anestesiada en un vial de 1.5 ml durante 5 segundos; posteriormente se expele el SB sobre la mosca macerada y se incuba durante media hora a 37 °C. Finalmente se inactiva la Proteínasa K incubando la muestra durante 2 minutos a 95 °C. Esta muestra puede utilizarse inmediatamente o almacenarse en congelación por varios meses.

El ADN obtenido se utilizó para amplificar el gen COI por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), usando los *primers* o iniciadores LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') y HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') (Folmer *et al*, 1994; Hebert *et al*, 2003). Se hizo una reacción de 20 μ l: 2 μ l de la solución de SB con ADN, producto de la purificación detallada arriba, 0.25 μ l de dNTPs 10 mM de concentración inicial para obtener una concentración final de 0.125 mM, μ l de cada *primer* a una concentración inicial de 20 pmol para obtener una concentración final de 1 pmol/ μ l, 2 μ l de *buffer* Taq 10X sin Mg²⁺, 1 μ l de MgCl₂ 25mM, 0.25 μ l de Taq polimerasa y 12.5 μ l de H₂O para PCR. Los tiempos de reacción fueron los siguientes: 2 minutos a 94 °C; 30 ciclos de 30 segundos a 94 °C, 30 segundos a

55 °C y 40 segundos a 72 °C; y finalmente 3 minutos a 72 °C. Después de la reacción, la mezcla se separó en un gel de agarosa al 0.8% y los productos de la PCR se ligaron al vector pGEM-T Easy. Para la ligación se mezclaron μ l del inserto (producto de PCR), 0.5 μ l del vector, 5 μ l del *buffer* de ligación (2X Rapid Ligation Buffer, T4 DNA Ligase) y 1 μ l de T4 ADN ligasa (Promega). Luego de una noche de incubación a 16 °C, se tomaron μ l de la ligación y se usaron para transformar células competentes de *Escherichia coli* de la línea XL 1 blue (Sambrook *et al*, 1989). Se sembraron las bacterias transformadas y se dejaron incubando durante una noche a 37 °C en placas de agar con 100 μ g/ml de ampicilina (antibiótico para el cual el vector codifica resistencia), provistas por la Unidad de Proteogenómica del INB, UNAM. Al día siguiente se seleccionaron colonias bacterianas de cada placa y se crecieron en medio LB con 100 μ g/ml de ampicilina durante una noche. A partir de estos cultivos bacterianos se llevaron a cabo minipreparaciones para purificar el plásmido con el inserto siguiendo el protocolo del fabricante del *kit* de purificación (High Pure Plasmid Isolation Kit, ROCHE). Los productos de las minipreparaciones fueron secuenciados en la Unidad de Proteogenómica del INB utilizando los *primers* M13for y M13rev. Dado que en esta Unidad sólo se pueden obtener secuencias de alrededor de 450 pb por *primer*, se secuenciaron los fragmentos amplificados (insertos) en ambos sentidos para abarcar las 600 pb que aproximadamente mide la secuencia esperada. Ambas secuencias de cada fragmento se alinearon y se obtuvo finalmente una sola secuencia del tamaño esperado.

Con la finalidad de hacer aún más fiable la identificación entre las especies *D. longicornis* y *D. huichole*, se usó la metodología de Grimaldi (1987) para la disección de genitales de machos. Se modificó el medio de montaje para el aedago (estructura genital que forma parte del pene); en vez de usarse glicerina se utilizó ácido láctico-etanol (6:5). Los testículos y el aedago fueron comparados con los descritos por Etges *et al* (2001) y se tomaron fotografías de los mismos.

De las especies colectadas se lograron cultivar *D. pseudoobscura*, *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. immigrans*, *D. hydei* y *Z. indianus*. Estas cepas se depositaron en el Cepario de Especies de la Familia Drosophilidae del INB de la

UNAM. A su vez, el resto de los especímenes colectados que no pudieron ser cultivados se preservaron en etanol-glicerol (75% : 25%), y se depositaron en la colección de la familia Drosophilidae del mismo cepario.

Diversidad.

Se calculó la abundancia relativa de cada especie: $Ar=(A*100)/n$; donde A es el número de individuos de una especie colectados en una localidad y n es el número total de individuos de todas las especies colectadas en esa localidad. Este estadístico se calculó para las colectas llevadas a cabo por medio de trampas de botella; no se calculó para las especies colectadas a partir de sustratos naturales ya que éstos no atraen a todas las especies. Asimismo no se tomaron en cuenta las colectas a partir de trampas de fruta en el sotobosque puesto que el poco tiempo que estuvieron expuestas podrían sesgar el muestreo. Algunos especímenes pertenecientes al complejo de especies *longicornis* (*D. pachuca*, *D. propachuca*, *D. longicornis*, *D. huichole* y *D. huckins*) se consideraron como una sola especie debido a que, salvo algunos machos identificados como *D. longicornis* y *D. huichole*, no se pudo identificar a que especie pertenecen.

Con la finalidad de conocer la similitud que tienen las localidades entre sí, se calculó el índice de Jaccard, el cual considera qué especies comparten un par de localidades entre sí basándose en los datos de presencia-ausencia. La fórmula que utiliza este índice es: $J=A/(A+B+C)$; en donde A es el número de especies que comparten las localidades b y c; B es el número de especies en b-A; y C es el número de especies en c-A. Cada par de localidades fue analizado por medio del programa DendroUPGMA (García-Vallve *et al*, 1999) con el cual también se generó un fenograma utilizando el algoritmo de UPGMA. Dada la cercanía entre las localidades San Pedro¹ y San Pedro², lo mismo que El Zamorano¹ y El Zamorano², ambos pares de localidades fueron considerados como una sola localidad. Dada la dificultad para discernir entre las diferentes especies del complejo *longicornis*, todas las especies encontradas pertenecientes a este complejo fueron consideradas como una misma.

Búsqueda de elementos *P*.

La búsqueda de elementos *P* se hizo mediante PCR a partir del ADN extraído para la identificación molecular de los especímenes. Se utilizaron los *primers* PInvRep (5'-CATAAGGTGGTCCCGTCG-3'), y P490L (5'-AACAGGACCTAACGCACAG-3'), secuencias publicadas previamente por Silva y Kidwell (2004) para amplificar un fragmento de 495 pb del extremo 5' de la secuencia canónica del elemento *P* (O'Hare y Rubin, 1983). Los tiempos de reacción fueron los mismos que para amplificar COI. Después de la reacción, la mezcla se corrió en un gel de agarosa al 0.8%. Asimismo, de aquellos especímenes donde se encontraron amplificados, los productos de PCR fueron tratados de la misma manera que los de COI para ser secuenciados en la Unidad de Proteogenómica del INB. Estas secuencias fueron comparadas con la base de datos nucleotide collection (nr/nt) usando el programa BLAST del National Center for Biotechnology Information (NCBI/BLAST; Altschul, 1997) para verificar que el amplificado fuera efectivamente un elemento *P*.

RESULTADOS.

Se muestrearon 18 localidades del centro de México (Fig. 11). Se colectaron 36 especies* de drosophilidos distribuidos en 5 géneros: *Drosophila*, *Gitona*, *Hirtodrosophila*, *Sinophthalmus* y *Zaprionus* (Tab. 4). Estas 36 especies corresponden al 30% del total de especies reportadas para el país. *Drosophila* resultó ser el género con mayor cantidad de especies, 32; mientras que dentro de los otros cuatro géneros sólo se contó una especie para cada uno: *G. americana*, *H. longala*, *Sinophthalmus* sp. y *Z. indianus*. Dentro del género *Drosophila* se colectaron cuatro subgéneros: *Drosophila*, *Dorsilopha*, *Phloridosa* y *Sophophora*. Asimismo, seis fueron los grupos de especies que se encontraron pertenecientes al subgénero *Drosophila* (*repleta*, *carbonaria*, *cardini*, *immigrans*, *macroptera* y *rubrifrons*), mientras que para el subgénero *Sophophora* se encontraron tres grupos (*melanogaster*, *saltans* y *obscura*). Mediante secuenciación de COI se confirmó la identificación de *D. aldrichi*, *D. azteca*, *D. hamatofila*, *D. meridiana*, *D.*

*Dos de estas 36 especies corresponden a colectas posteriores a las mostradas en la tabla 3. Estas especies, *D. arizonae* y *D. desertorum* fueron colectadas en Juriquilla (enero de 2013) y Joya-La Barreta (diciembre de 2012), respectivamente. Ninguna de estas dos especies fue considerada en los análisis de datos y solamente se consideraron para los porcentajes finales de especies.

linearepleta, *D. longicornis*, *D. melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. simulans*, *D. lutzii*, *D. hexastigma*, *D. hydei* y *Z. indianus*.

Los grupos de especie con mayor abundancia relativa en las localidades donde se colectó con trampas de botella fueron *melanogaster*, *repleta*, *obscura* y el género *Zaprionus* (Tab. 5). En total, considerando estas ocho localidades, el grupo *repleta* resultó ser el más abundante con un 47.64%, seguido por los grupos *melanogaster* (25.32%), *obscura* (13.67%) y el género *Zaprionus* (10.19%). A éstos, les siguen las especies *Gitona americana*, *Sinophthalmus* sp., *D. busckii*, *D. carbonaria* y *D. macroptera* con porcentajes menores al 10%.

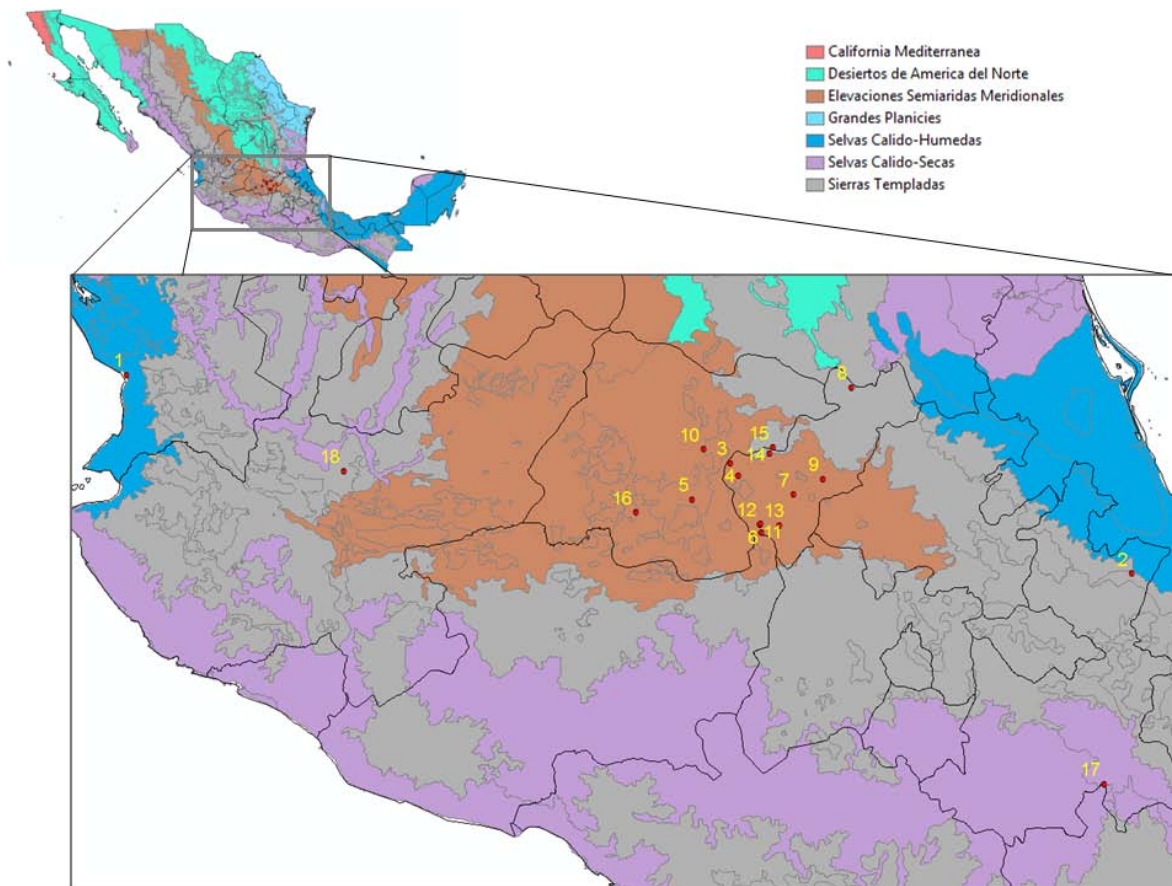


Figura 11. Mapa de México en el que se muestran los sitios de colecta. Las anotaciones corresponden a las ecorregiones terrestres de del país.

En la selva baja caducifolia (Juriquilla y Hoya de Rincón de Parangueo) las especies más abundantes fueron *D. hydei*, el complejo *longicornis* y *D. simulans*. En las localidades boscosas de San Pedro y El Zamorano, *D. simulans* y *D.*

pseudoobscura fueron las especies más abundantes, respectivamente. En San Miguel de Allende, un matorral xerófilo, *Zaprionus indianus* y el complejo *longicornis* fueron los más abundantes.

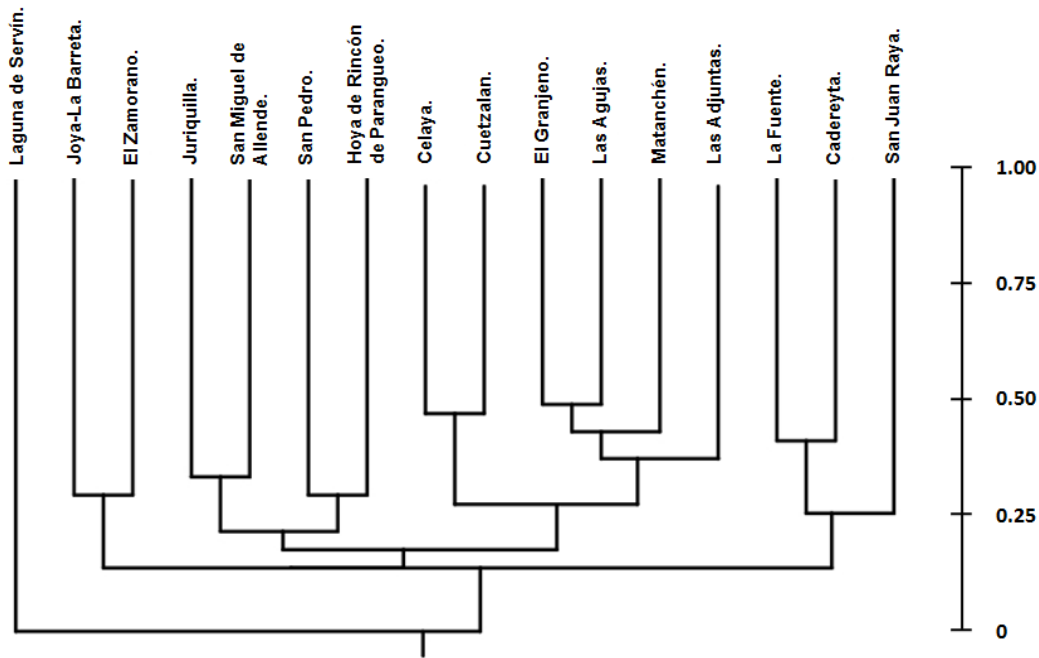


Figura 12. Fenograma de similitud a partir del cálculo del índice de Jaccard para cada par de localidades. La regla de la derecha muestra el índice de Jaccard, en donde 1 corresponde a dos localidades que comparten todas las especies y 0 corresponde a dos localidades que no comparten ninguna especie.

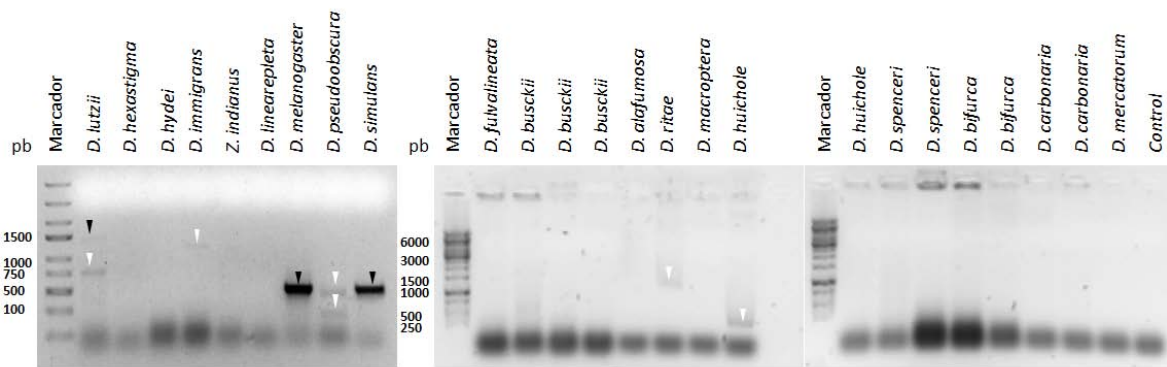


Figura 13. Geles de agarosa en donde se muestran los amplificados para elementos *P*. Las bandas señaladas con flechas blancas indican que el fragmento amplificado no corresponde a un elemento *P* después de haber sido analizada la secuencia. Las bandas señaladas con flecha negra indican que el fragmento amplificado corresponde a un elemento *P* después de haber sido analizada la secuencia. Se utilizaron dos marcadores de pesos moleculares diferente y están señalados a la izquierda de los geles.

Utilizando los datos de presencia-ausencia de la tabla 6, se calculó el índice de Jaccard para cada par de localidades. La figura 12 muestra un fenograma de similitud de las localidades basado en dicho índice.

Mediante PCR se analizaron 19 especies en busca de elementos *P*. Se obtuvieron amplificadores de las especies *D. lutzii* (dos bandas), *D. immigrans* (una banda), *D. melanogaster* (una banda), *D. pseudoobscura* (dos bandas), *D. simulans* (una banda), *D. ritae* (una banda) y *D. huichole* (una banda) (Fig. 13). Estos fragmentos se secuenciaron y, al compararse las secuencias con aquellas contenidas en la base de datos nucleotide collection (nr/nt) usando el programa BLAST, se confirmó la homología con elementos *P* en las especies *D. lutzii*, *D. melanogaster* y *D. simulans*. Las secuencias obtenidas del resto de las especies no presentaron similitud con estos elementos.

De *D. melanogaster* y *D. simulans* se obtuvieron fragmentos del peso esperado (495 pb) que mostraron identidades máximas del 99% con elementos *P* (Fig. 14a y b). De *D. lutzii* se obtuvieron dos fragmentos, uno de 750 pb y otro de 1500 pb, aproximadamente. El primero no mostró similitud con elementos *P*, mientras que el segundo sí lo hizo. Dado que no pudo obtenerse la secuencia completa de 1500 pb, sólo se obtuvieron las secuencias de ambos extremos del fragmento amplificado. Por separado, ambos extremos presentan identidades máximas del 100% y del 77% con elementos *P* (Fig. 15a y b), mientras que la identidad máxima es de entre el 79% y 82% cuando se analizan los dos extremos juntos (Fig. 15c).

Tabla 4. Especies colectadas en los distintos sitios de colecta. Los colores corresponden a los siguientes grupos: amarillo, grupo *macroptera* (subgénero *Drosophila*); anaranjado claro, grupo *repleta* (subgénero *Drosophila*); verde claro, grupo *cardini* (subgénero *Drosophila*); azul oscuro, grupo *rubrifrons* (subgénero *Drosophila*); gris, grupo *carbonaria* (subgénero *Drosophila*); verde brillante, grupo *immigrans* (subgénero *Drosophila*); rojo, grupo *melanogaster* (subgénero *Sophophora*); café, grupo *obscura* (subgénero *Sophophora*); rosa, grupo *saltans* (subgénero *Sophophora*); verde oscuro, subgénero *Dorsilopha*; anaranjado oscuro, subgénero *Phloridosa*; azul claro, género *Gitona*; marrón, género *Hirtodrosophila*; morado, género *Sinophthalmus*; fiusha, género *Zaprionus*.

	Laguna de Servín	Joy-La Barreta	Juriquilla	Celaya	La Fuente	Cadereyta	San Miguel de Allende	San Pedro	El Granjeno	El Zamorano	Hoya de Rincón de Parangueo	Matanchén	Cuetzalan	Las Adjuntas	San Juan Raya	Las Agujas
<i>D. affinis</i>	*															
<i>D. macroptera</i>	*							*								
<i>D. melanobadia</i>			*		*	*					*					
<i>D. aldrichi</i>		*	*													
<i>D. bifurca</i>		*	*													
<i>D. brevicornata</i>			*						*							
<i>D. fulvipes</i>			*													
<i>D. hamatella</i>			*													
<i>D. headstigma</i>			*								*				*	
<i>D. huchale</i>		*	*		*	*			*	*	*	*	*	*	*	*
<i>D. hydei</i>		*	*		*	*			*	*	*	*	*	*	*	*
<i>D. koenig</i>			*					*								
<i>D. koreana</i>			*					*								
<i>D. koreana</i>			*					*								
<i>D. longicornis</i>			*					*								
<i>D. mercatorum</i>			*					*								
<i>D. meridiana</i>			*					*								
<i>D. nise</i>		*	*		*	*		*								
<i>D. spenceri</i>		*	*		*	*		*								
<i>complejo longicornis</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. cardinal</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. rubrifrons</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. carbonaria</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. immigrans</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. melanogaster</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. simulans</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>repleta</i>		*	*		*	*		*			*					
<i>D. arteca</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>D. pseudobscura</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>D. elliptica</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>D. busckii</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>D. lutzii</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>Gitona americana</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>Hirtodrosophila longipala</i>		*	*		*	*		*			*					*
<i>Sinophthalmus</i> sp.		*	*		*	*		*			*					*
<i>Zaprionus indianus</i>		*	*		*	*		*			*					*

Tabla 5. Valores de abundancia relativa para las especies colectadas mediante trampas de botella. *mel-sim* corresponde a las hembras de *D. melanogaster* o *D. simulans* que no pudieron diferenciarse entre ellas.

Especies	Juriquilla	Juriquilla	Juriquilla	San Pedro	San Miguel de Allende	San Miguel de Allende	El Zamorano	Hoya de Rincón de Parangueo
	30 de septiembre de 2011	29 de febrero de 2012	23 de marzo de 2012	06 de septiembre de 2011	03 de septiembre de 2011	26 de febrero de 2012	22 de marzo de 2012	01 de octubre de 2011
<i>D. aldrichi</i>	20	0	0	0	0	0	0	1.61
<i>D. bifurca</i>	0	11.11	0	0	0	0	0	0
<i>D. brevicarinata</i>	20	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. hamatofila</i>	0	11.11	0	0	0	3.84	0	0
<i>D. hexastigma</i>	0	0	0	0	4.76	0	0	0
<i>D. hydei</i>	0	11.11	64.15	0	0	0	5.88	0
<i>D. leonis</i>	0	0	0	2.94	0	0	0	0
<i>D. mercatorum</i>	0	0	1.88	0	0	0	0	0
<i>D. meridiana</i>	0	0	0	2.94	0	0	0	0
<i>D. spenceri</i>	0	0	5.66	0	0	7.69	0	0
complejo <i>longicornis</i>	40	0	16.97	11.76	38.09	84.6	11.76	3.22
<i>D. melanogaster</i>	0	0	3.77	0	0	0	0	0
<i>D. simulans</i>	0	33.33	1.88	58.82	9.52	3.84	0	85.48
<i>mel-sim</i>	0	0	0	0	0	0	5.88	0
<i>D. azteca</i>	0	0	0	2.94	0	0	0	0
<i>D. pseudoobscura</i>	0	22.22	1.88	11.76	0	0	70.58	0
<i>D. busckii</i>	0	11.11	0	0	0	0	5.88	0
<i>D. carbonaria</i>	0	0	1.88	0	0	0	0	0
<i>D. macroptera</i>	0	0	0	2.94	0	0	0	0
<i>G. americana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1.61
<i>Sinophthalmus</i> sp.	0	0	1.88	0	0	0	0	0
<i>Z. indianus</i>	20	0	0	5.88	47.61	0	0	8.06

Tabla 6. Tabla con los índices de Jaccard para cada par de localidades. Los números en la fila y columna negra son las siguientes localidades: 1, Laguna de Servín; 2, Joya-La Barreta; 3, Juriquilla; 4, Celaya; 5, La Fuente; 6, Cadereyta; 7, San Miguel de Allende; 8, San Pedro; 9, El Granjeno; 10, El Zamorano; 11, Hoya de Rincón de Parangueo; 12, Matanchén; 13, Cuetzalan; 14, Las Adjuntas; 15, San Juan Raya; 16, Las Agujas.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2		1	0.238	0.1	0.125	0.2	0.25	0.25	0.333	0.3	0.091	0.125	0.125	0	0.125	0.222
3			1	0.211	0.105	0.143	0.35	0.174	0.2	0.19	0.2	0.105	0.105	0.105	0.05	0.211
4				1	0.2	0.125	0.333	0.2	0.286	0.111	0.286	0.2	0.5	0.2	0.2	0.333
5					1	0.4	0.111	0	0.167	0.143	0.167	0.333	0.333	0	0.333	0.2
6						1	0.083	0	0.111	0.1	0.25	0.167	0.167	0	0.167	0.125
7							1	0.231	0.444	0.167	0.3	0.25	0.25	0.25	0.25	0.333
8								1	0.3	0.167	0.3	0	0.111	0.111	0	0.2
9									1	0.222	0.25	0.4	0.4	0.4	0.167	0.5
10										1	0.1	0.143	0.143	0	0.143	0.25
11											1	0	0.167	0.167	0	0.125
12												1	0.333	0.333	0.333	0.5
13													1	0.333	0.333	0.5
14														1	0	0.5
15															1	0.2
16																1

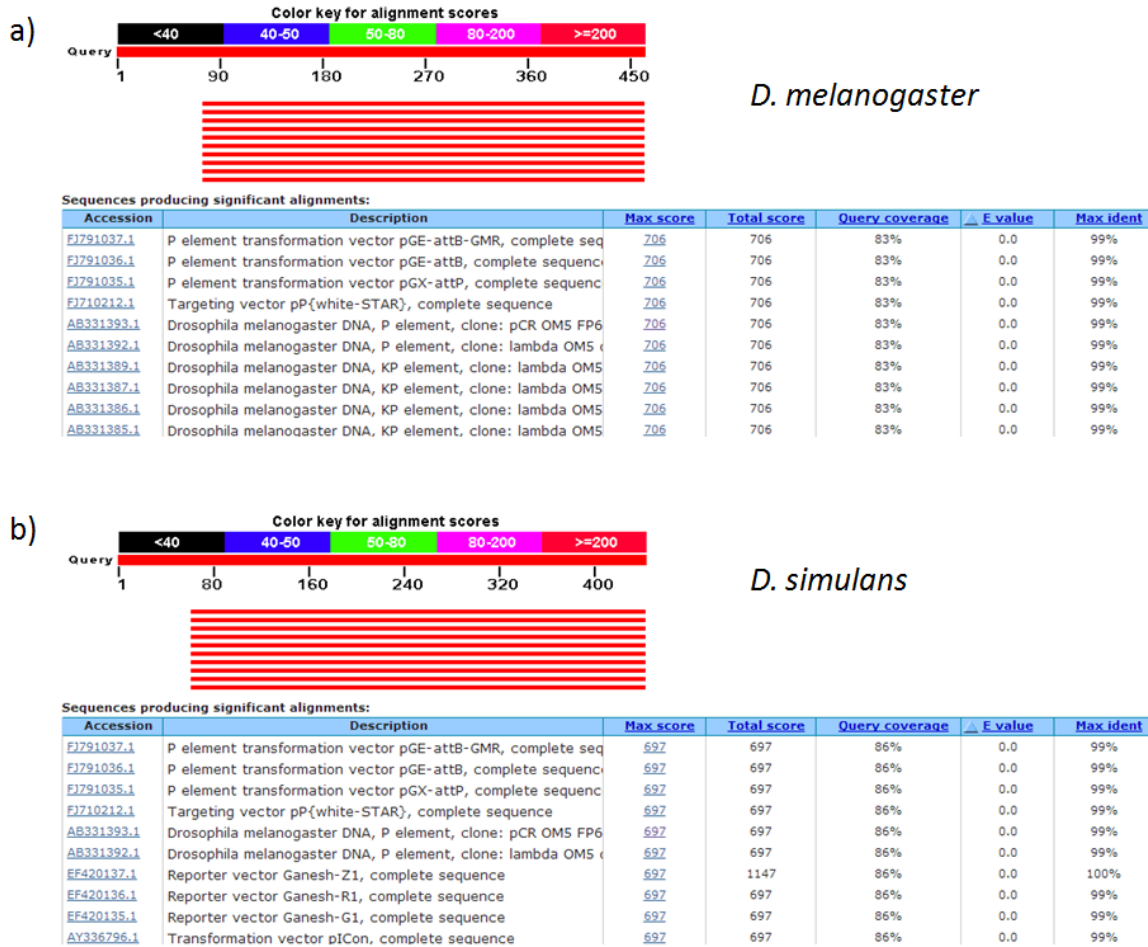


Figura 14. Primeras diez secuencias anotadas en la base de datos del NCBI que presentaron similitud con las secuencias obtenidas a partir de los amplificadas de la Fig. 13. Arriba se muestra una línea gruesa en rojo (query) que representa el fragmento secuenciado con el número de pb. Las líneas de abajo representan secuencias anotadas en la base de datos y se ubican en la región donde coinciden con la línea gruesa. Abajo están anotadas las secuencias con el número de acceso y a la extrema derecha el valor de identidad máxima. a) Secuencias que presentaron similitud con el fragmento amplificado de *D. melanogaster*. b) Secuencias que presentaron similitud con el fragmento amplificado de *D. simulans*. (Figura modificada a partir de los resultados del análisis del programa Blast).



Figura 15. Primeras cinco secuencias anotadas en la base de datos del NCBI que presentaron similitud con las secuencias obtenidas a partir de los amplificadas de la Fig. 13. Arriba se muestra una línea gruesa en rojo (query) que representa el fragmento secuenciado con el número de pb. Las líneas de abajo representan secuencias anotadas en la base de datos y se ubican en la región donde coinciden con la línea gruesa. Abajo están anotadas las secuencias con el número de acceso y a la extrema derecha el valor de identidad máxima. a) Secuencias que presentaron similitud con el fragmento amplificado de uno de los extremos de *D. lutzii*. b) Secuencias que presentaron similitud con el fragmento amplificado del otro extremo de *D. lutzii*. c) Secuencias que presentaron similitud con ambos fragmentos amplificados juntos de *D. lutzii*. (Figura modificada a partir de los resultados del análisis del programa Blast).

DISCUSIÓN.

Diversidad y riqueza.

En el presente trabajo y en una zona bastante restringida del centro de la República se colectó aproximadamente el 30% (36 especies) del total del número de especies del que se tiene registro para todo el país desde que se empezó a reportar la ocurrencia de especies de este grupo para México (a partir de 1921, con el reporte de Sturtevant). En otras localidades del país se han encontrado menos especies que en el presente trabajo. Por ejemplo, en el desierto de Sonora se ha reportado la presencia de 6 especies (5% del total de especies registradas para el país) (Markow *et al*, 2002; Massie y Markow, 2005; Pfeiler y Markow, 2011; Richmond *et al*, 2012). Asimismo, Patterson y Mainland (1944) hicieron un análisis de zonación para las especies colectadas. Dividieron las especies en tres grandes grupos: a) zona alta, la cual comprende a las especies colectadas en la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana; b) zona baja, que incluye a las especies colectadas en las regiones costeras y de Sonora; y c) zona intermedia, en donde se ubican las especies colectadas entre las zonas alta y baja, principalmente en el altiplano mexicano. Si a cada zona se le agregan las especies de amplia distribución que se distribuyen en prácticamente todo el territorio, dan los siguientes porcentajes de especies: 35% en la zona alta, 15% en la zona baja y 18% en la zona media, considerando el total de especies registradas hasta el día de hoy. Cabe señalar que estas zonas pueden incluir varios tipos de vegetación.

En este trabajo la mayoría de estas colectas se concentraron en Guanajuato y en la parte sur del estado de Querétaro, región que junto con la parte norte de Michoacán se conoce como el Bajío. El Bajío se encuentra dentro de una ecorregión de elevaciones semiáridas meridionales y comprende distintos tipos de vegetación, entre los que destacan el matorral xerófilo, la selva baja caducifolia, el bosque de pino-encino e, incluso, un bosque aislado de abetos. Esta mezcla de bosques templados con zonas semiáridas podría explicar la alta diversidad, en términos de porcentaje de especies, que se encontró.

Existen especies de drosophílicos de amplia distribución que se colectaron en varias localidades visitadas, a saber *D. simulans*, *D. melanogaster* y *D. hydei*. Estas especies son comensales de *Homo sapiens* y pueden alimentarse de los microorganismos presentes en una gran variedad de sustratos. Asimismo, su distribución no depende del clima y por lo tanto se distribuyen ampliamente. En este trabajo, *D. simulans* y *D. hydei* resultaron ser especies muy abundantes, mientras que *D. melanogaster* se encontró en varias localidades pero con valores bajos de abundancia (Tab. 6). Existen otras especies de amplia distribución que han sido reportadas en varias localidades (ecosistemas) de México, por ejemplo: *D. ananassae*, *D. virilis*, *D. funebris*, *D. immigrans* y *D. busckii* (Patterson y Mainland, 1944). De estas, sólo *D. immigrans* y *D. busckii* fueron colectadas en un par de localidades (Tab. 4).

Por otro lado, existen especies de drosophílicos que tienen hábitos alimenticios más específicos y, por lo tanto, su distribución se halla restringida a ambientes con vegetación y climas determinados. Un ejemplo de estas especies es *D. hexastigma*, la cual, de acuerdo con Oliveira y colaboradores (2005) se ha encontrado asociada únicamente a seis especies de cactáceas columnares. Esta especie fue encontrada en San Juan Raya, Puebla, dentro de la reserva de Cuicatlán-Tehuacán, alimentándose de tallos en descomposición de *Neobuxbaumia tetetzo* y en San Miguel de Allende, Guanajuato, lugar donde abundan *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus* sp.

Igualmente, de acuerdo con Markow y O'Grady (2006), la distribución de *D. carbonaria* está asociada a la de *Prosopis* sp. (mesquite), ya que este drosophílico utiliza la savia del mesquite para alimentarse. Patterson y Mainland (1944) reportan la presencia de esta especie únicamente en el norte del país y el sur de Estados Unidos. En el presente trabajo esta especie se encontró en Juriquilla, Querétaro, en una trampa de fruta ubicada debajo de un mesquite.

D. magnabadia, *D. rubifrons* y *D. rubidifrons* fueron colectadas directamente del hongo *Boletus frostii* en Laguna de Servín, Querétaro, en donde también se encontraron larvas. Estas especies no se volvieron a colectar utilizando trampas de fruta, por lo que resulta probable que se alimenten exclusivamente de

este hongo u otros macromicetos. *D. rubrifrons* había sido colectada previamente en Nuevo México y Arizona, Estados Unidos, y en el Distrito Federal, México; mientras que *D. rubidifrons* había sido colectada únicamente en el Estado de México (Patterson y Mainland, 1944). De ninguna de las tres especies se ha mencionado con anterioridad a partir de qué sustrato han sido colectadas.

Adultos de *D. lutzii* fueron colectados directamente de las flores abiertas de *Ipomoea murucoides* y de *Peniocereus serpentinus* en Juriquilla, Querétaro. Esta especie había sido reportada en la Ciudad de México desde 1921 por Sturtevant y posteriormente en 1942 alimentándose de las flores de *Hibiscus* sp., *Cucumis melo*, *Zantedeschia aethiopica*, *Datura* sp., y otras herbáceas de la familia Convolvulaceae en California, Estados Unidos. Durante las colectas de este trabajo se revisaron las flores de *Datura* sp. (otro género de Convolvulaceae) y no se encontró presencia de *D. lutzii*.

En El Zamorano¹ se colectaron larvas de *D. fulvalineata* y *D. linearepleta* a partir de un *Ferocactus* sp. en estado de putrefacción. Sin embargo no se capturaron individuos de estas especies por medio de trampas de fruta. En las partes altas de El Zamorano no se encontraron *Ferocactus*, por lo que resulta probable que estas dos especies de drosophilidos se distribuyan en regiones con alturas inferiores a los 2500 msnm siguiendo el patrón de distribución de *Ferocactus* u otros géneros afines.

Como puede observarse, los drosophilidos anteriormente señalados requieren forzosamente de una o unas cuantas especies de plantas para poder sobrevivir. Esto puede deberse a que su alimentación depende de los microorganismos que degradan a estas plantas o, bien, a que estas plantas proveen a las larvas de un sustrato y/o un microclima adecuado para su desarrollo. Pfeiler y Markow (2011) reportan que la distribución tanto de *D. nigrospiracula* como de *D. mettleri* está asociada a la de *Carnegiea gigantea* (saguaro) y de *Pachycereus pringlei* (cardón) en los desiertos de Sonora y Baja California. Ambas especies de moscas se alimentan del tejido necrótico de los cactus, sin embargo las larvas *D. nigrospiracula* se desarrollan directamente en el tejido necrótico de los cactus mientras que las de *D. mettleri* lo hacen en el

exudado del tejido necrótico que cae al suelo. Tanto la temperatura como la riqueza de microorganismos varía en ambos sustratos y las larvas de ambas especies se han especializado en la explotación de un sólo tipo de sustrato. Este puede ser el caso de las especies colectadas en sustratos específicos en el centro de México.

El resto de las especies colectadas en el presente trabajo fueron capturadas por medio de trampas de fruta fabricadas, primordialmente, con plátano y levadura. Ya que *Musa paradisiaca* no es un fruto que se encuentre naturalmente en las localidades visitadas, seguramente las especies colectadas con esta metodología son especies hasta cierto punto generalistas que pueden explotar varios sustratos en los que crecen una gran variedad de microorganismos. Especies como *D. hydei*, el complejo *longicornis* y *Z. indianus* fueron colectadas por medio de trampas y a partir de tunas caídas al sotobosque. De este modo, las tunas y los tejidos necrosados de *Opuntia* sp. resultan buenos candidatos para sustentar las poblaciones de drosophilidos en los matorrales xerófilos y en regiones semiáridas, especialmente las de las especies del grupo *repleta*. Sin embargo, aún queda por responder cuáles son los sustratos naturales a partir de los cuales se alimentan la mayoría de las especies de Drosophilidae.

De todos los grupos de especie colectados, el grupo *repleta* resultó ser el más diverso para el centro de México con al menos 17 especies (50% del total colectado en este trabajo) y el más abundante: 47.64%. Dentro del complejo de especies *longicornis*, el cual pertenece a este grupo, solamente se lograron diferenciar las especies *D. ritae*, *D. spenceri*, *D. hexastigma*, *D. longicornis* y *D. huichole* por medio de caracteres morfológicos o de disección de genitales de machos; sin embargo, de acuerdo con el mapa de distribución de Oliveira *et al* (2005), resulta probable que algunas de las moscas clasificadas como complejo *longicornis* puedan ser, además de hembras de *D. longicornis* y *D. huichole*, individuos de *D. pachuca* y *D. propachuca*. Salvo en Las Adjuntas y en Laguna de Servín, el grupo *repleta* se encontró en el resto de las localidades. Cabe recordar que México es el centro de origen del grupo *repleta* y que muchos de sus integrantes han evolucionado para aprovechar los recursos disponibles en los

desiertos y zonas áridas.

En las localidades de La Fuente, Matanchén, Cuetzalan, Las Adjuntas y San Juan Raya (Tab. 3; Fig. 11) se encontró una baja diversidad de drosophilidos, dos especies. Es posible que esto se deba a que en estas localidades sólo se colectaron moscas usando trampas de fruta depositadas en el sotobosque, las cuales sólo se dejan expuestas por periodos cortos (de una a dos horas, normalmente). Matanchén y Las Adjuntas son localidades con climas tropicales y vegetación selvática (Tab. 3) en donde la diversidad de plantas debe estar relacionada con la diversidad de drosophilidos. De manera similar, la alta diversidad de vegetación que exhiben los bosques mesófilos de montaña como Cuetzalan, debe ser propicia para albergar una alta diversidad de drosophilidos y otros insectos. Por ejemplo, en Córdoba, Veracruz, una región en donde se mezcla la selva baja caducifolia con el bosque mesófilo de montaña, Patterson y Mainland (1944) reportaron un total de 27 especies de drosophilidos. Por lo tanto, es probable que la riqueza de especies encontrada en estas localidades esté muy por debajo de la riqueza real.

Como puede verse en el fenograma de similitudes (Fig. 12), Laguna de Servín es una localidad que no muestra ninguna similitud con el resto de las localidades muestreadas. No obstante de que se trata de un bosque de pino-encino, esta localidad no comparte ninguna especie con otros bosques con la misma asociación de árboles como La Joya-La Barreta y El Zamorano. Una posible explicación para lo anterior es que, dada su cercanía con la Faja Volcánica Transmexicana, Laguna de Servín (la localidad más al sur del Bajío en donde se colectó) tiene una mayor influencia de los elementos bióticos propios de esta provincia geológica que de zonas más septentrionales. Las colectas de Patterson y Mainland (1944) apoyan esta hipótesis, ya que antes de este trabajo, la mayoría de las especies encontradas en esta localidad sólo se habían colectado en Michoacán y el estado de México.

La Joya-La Barreta y El Zamorano comparten el 30% de sus especies (0.3 del índice de Jaccard; Tab. 5) pero no se agrupan junto con otras localidades compuestas por encinares como San Pedro y Las Agujas. En nuestro análisis, los

bosques tropicales forman un gran grupo junto con los matorrales y algunos encinares. Sin embargo, cabe señalar que debido a la baja riqueza detectada en Matanchén, Cuetzalan y Las Adjuntas en este trabajo, los resultados pudieran mostrar índices de similitud imprecisos que pudiesen no reflejar la realidad.

Finalmente, La Fuente, Cadereyta y San Juan Raya, las localidades más áridas del estudio, formaron un grupo de similitud separado del resto. Esto quiere decir que las regiones semiáridas presentan una composición relativamente homogénea de drosophilidos en comparación con el resto de los ecosistemas. En el mismo sentido, los bosques templados y los bosques tropicales son ecosistemas relativamente heterogéneos y variables en cuanto a la diversidad de drosophilidos que albergan.

Invasión de *Zaprionus indianus*.

Como se ha mencionado con anterioridad, *Z. indianus* es una especie de origen africano que se registró por vez primera dentro del continente americano en 1998 (Vilela, 1999) en Brasil, desde donde se dispersó al resto del continente. De acuerdo con datos moleculares (Yassin *et al*, 2008), una segunda invasión se detectó en Florida, Estados Unidos en 2005 (van der Linde *et al*, 2006). Se ha reportado que poco después de haber invadido una nueva área, usualmente al segundo año, la abundancia *Z. indianus* supera a la del resto de las especies de drosophilidos y va desde el 10% hasta el 50% (Goñí *et al*, 2002; Tidon *et al*, 2003; da Silva *et al*, 2005). Entre los años 2002 y 2006 se colectaron ejemplares de esta especie en México y los porcentajes de colecta fluctuaron entre el 0.2% y el 0.3% (Castrezana, 2007). Durante el presente trabajo se colectó *Z. indianus* en junio de 2010 en Celaya y posteriormente, entre septiembre y octubre, se encontró también en Juriquilla (abundancia de 20%), San Miguel de Allende (47.61%), San Pedro (5.88%) y Hoya de Rincón de Parangueo (8.06%; Tab. 6). Para febrero del siguiente año, no se colectó ningún individuo de esta especie en Juriquilla ni en San Miguel de Allende. Esta dinámica poblacional coincide con la descrita por Tidon *et al* (2003) para las poblaciones de Brasil, en la que las poblaciones de esta especie aumentan entre el verano y el otoño, y disminuyen el resto del año. La alta

abundancia detectada en este trabajo sugiere una invasión reciente de *Z. indianus* al Bajío, tal vez de menos de dos años. Cabe señalar que en la colecta de septiembre del 2011 en San Miguel de Allende, esta especie fue la más abundante, superando, incluso, a las especies pertenecientes al complejo *longicornis*. Falta por conocer a qué invasión pertenecen las poblaciones de *Z. indianus* encontradas en el Bajío, si a las provenientes de Brasil, de Florida o de algún otro punto de invasión. Estudios preliminares sugieren que se agrupan mejor con las provenientes de Brasil, aunque la evidencia no es muy contundente. Es posible que la dinámica invasiva de *Z. indianus* sea más compleja que la reportada anteriormente, ya que de acuerdo con Hanna *et al* (en preparación), la población de Juriquilla tiene al menos un haplotipo nuevo, lo que apunta a múltiples invasiones de esta especie al continente americano.

Los efectos de la colonización de *Z. indianus* sobre las poblaciones silvestres presentes en el Bajío o en algún otro lugar del continente americano en donde se ha reportado la presencia de esta especie no se han estudiado aún, pero nuestros resultados apuntan a que existen cambios significativos. En efecto, en los lugares en donde se colectaron ejemplares de *Z. indianus* no se encontraron individuos de *D. hydei*, y viceversa, notando especialmente que esto es también cierto en algunas localidades colectadas más de una vez, en donde en algunas de las colectas si se encontraron individuos de *Z. indianus*; en particular, los datos de la localidad de Juriquilla son reveladores (Tab. 5). Dado que tanto *Z. indianus* como *D. hydei* son especies generalistas, lo anterior se puede interpretar como que existe competencia entre ambas especies. Esto implica que las consecuencias de la invasión de *Z. indianus* son importantes, y que, en el diseño de políticas de importación de organismos y de conservación deben de tomarse en cuenta estos eventos de colonización, que lejos de ser triviales, pueden implicar consecuencias drásticas para las poblaciones nativas (Téllez-García y Riesgo-Escovar, en preparación).

Elementos P.

Los elementos *P* de secuencia canónica son transposones que se habían

detectado únicamente en drosophilidos de los subgéneros *Sophophora* (grupos *saltans*, *willistoni* y *melanogaster*) y *Drosophila* (grupo *tripunctata*). En el presente trabajo se demostró la presencia de estos transposones en *D. lutzii*, una especie del subgénero *Phloridosa*. Este subgénero contiene siete especies en las cuales nunca se habían buscado elementos *P*: *D. tristani*, *D. lutzii*, *D. merzi*, *D. denieri*, *D. cuzcoica*, *D. alfari* y *D. alei*. Dada la precaria información que se tiene acerca de la filogenia de este subgénero, sólo se sabe que se trata de un subgénero hermano del subgénero *Spirodrosophila* y que ambos subgéneros comparten un ancestro común con el subgénero *Sophophora*. El fragmento amplificado de *D. lutzii* tiene un tamaño de alrededor de 1500 pb y se obtuvieron secuencias de alrededor de 450 pb de cada extremo. Por separado, ambas secuencias presentan homología con secuencias de elementos *P* de *D. melanogaster* anotadas en la base de datos, una del 100% (Fig. 15a) y otra del 77% (Fig. 15b). Cuando ambas secuencias se analizan juntas se observa una homología del 79% con elementos *P* de *D. melanogaster* (Fig. 15c). Dado que aún no se cuenta con la secuencia completa del elemento, no se puede asegurar que se trate de un elemento de secuencia canónica; sin embargo, los resultados de la búsqueda de homologías no muestran homologías con otro tipo de elementos *P*.

¿Cómo llegó este elemento *P* al genoma de *D. lutzii*? Puesto que no se tiene información acerca de la situación de los genomas de las especies hermanas de *D. lutzii*, y que se trata de un subgénero que comparte ancestría directa con *Sophophora*, la explicación más parsimoniosa es una transferencia vertical. Sin embargo, no puede descartarse un evento de transferencia horizontal dada la alta frecuencia con que suceden estos eventos con elementos *P*. La secuenciación y posterior comparación con el elemento *P* de secuencia canónica de *D. melanogaster* y *D. willistoni*, así como un análisis en donde se estimen el número de copias de este elemento *P* presentes en el genoma de *D. lutzii* y se comparen los tiempos evolutivos de estos elementos *P* con otros genes no transferibles, son necesarios para dilucidar el tipo de transferencia que ha sufrido el elemento *P* encontrado en *D. lutzii*.

Las secuencias de los fragmentos amplificados para *D. melanogaster* y *D.*

simulans tuvieron una identidad máxima del 99% (Fig. 14a y b). Esta es la primera vez que se detecta un elemento *P* de secuencia canónica en *D. simulans* (Daniels *et al*, 1990; Clark y Kidwell, 1997; Clark *et al*, 1998; Loreto *et al*, 1998). Como se ha mencionado, Silva *et al* (2004) sostiene que para poder hablar de un evento de transferencia horizontal deben cumplirse ciertos prerequisites: (i) distribución heterogénea de un ET en taxa cercanos; (ii) disparidad en la topología de las filogenias del ET y de las especies; y (iii) detección de ETs con alta similitud en sus secuencias en taxa divergentes. Dado que no se obtuvo la secuencia completa del ET detectado en *D. simulans*, resulta imposible validar los puntos ii y iii; sin embargo, este elemento sigue manteniendo una distribución heterogénea ya que de las 24 especies del grupo *melanogaster* que han sido examinadas en busca de estos ETs, sólo *D. melanogaster* y, ahora, *D. simulans* los presentan. La ausencia de elementos *P* en *D. simulans* en estudios previos soporta la hipótesis de que se haya detectado un evento de transferencia horizontal que tuvo lugar en los últimos años, al menos desde 1998 (Loreto *et al*, 1998), o bien, que se trate de un evento reciente ocurrido en las poblaciones ahora estudiadas, a diferencia de otras poblaciones estudiadas de *D. simulans*, en donde no se detectaron. Mientras no se tenga el análisis de más secuencias resulta difícil poder afirmar que efectivamente se trata de un evento de transferencia horizontal. Una explicación alternativa para la presencia del elemento *P* encontrado en el genoma de *D. simulans* es que muy al principio de la aparición de la especie, ésta haya adquirido el ET (de algún modo que se desconoce) y se hayan generado líneas M y P. De este modo, en los estudios anteriores se analizaron solamente poblaciones con citotipo M y sólo en este trabajo se analizó una población con citotipo P. Esta propuesta, aunque posible, resulta más complicada que la transferencia horizontal. Cabe señalar que tanto *D. melanogaster* como *D. simulans* se sobrelapan actualmente en su distribución y se alimentan de los mismos sustratos. Faltaría por responder qué tan parecidas son las secuencias completas del elemento de *D. simulans* con respecto a las del resto de los drosophilidos que albergan elementos *P*.

De esta manera, el panorama general sería el siguiente: los elementos *P* se

originaron hace aproximadamente 40 millones de años y la subfamilia de secuencia canónica se diversificó dentro del subgénero *Sophophora* hace 2-3 millones de años. Al originarse el subgénero *Phloridosa*, éste heredó el elemento *P* de secuencia canónica, mientras que otros grupos originados a partir del mismo linaje (subgénero *Drosophila*) perdieron el transposón. Dentro del subgénero *Sophophora* se dieron, al menos, 11 eventos de transferencia horizontal entre los grupos *willistoni* y *saltans* (Silva y Kidwell, 2000). Posteriormente, la secuencia canónica del elemento *P* fue transferida de manera horizontal hacia *D. melanogaster* hace 100 años aproximadamente. Finalmente, *D. simulans* adquirió este transposón por medio de un evento de transferencia horizontal a partir de *D. melanogaster* o *D. willistoni*. Otras explicaciones son también plausibles, pero se necesitan más datos para poder discernir.

CONCLUSIONES.

En general, el centro de México, particularmente el Bajío, es una región del país que alberga una alta diversidad de drosophilidos en relación al resto de las regiones del país. Esta diversidad se debe principalmente a: (i) la combinación de ecosistemas contrastantes que lo componen; (ii) y de que se trata de una zona de transición entre las elevaciones montañosas de la Faja Volcánica Transmexicana con zonas menos elevadas de la Mesa Central; además, (iii) de que México es el centro de origen del grupo *repleta*; y (iv) a la gran variedad de sustratos que pueden explotar las especies de la familia Drosophilidae. En cuanto a *Z. indianus*, se trata de una especie que muy probablemente ha estado colonizando nuevas localidades del Bajío en los últimos años y cuyo efecto en las poblaciones nativas aún no está claro pero parecen ser importantes y significativas. Además, debido a sus hábitos alimenticios generalistas y a la rapidez con que se ha expandido por todo el continente americano, se puede suponer que muy pronto se tratará de una especie bien establecida en el resto de las localidades del centro de México y de la República en donde no se ha encontrado hasta ahora.

Por otro lado, en el presente trabajo se encontró por primera vez la presencia de elementos *P* en *D. simulans* y *D. lutzii*. Si bien poco puede decirse

acerca del modo en que la segunda especie adquirió el elemento, es muy probable que *D. simulans* lo haya adquirido por medio de un evento de transferencia horizontal. Para completar el panorama de la dinámica que siguen los elementos *P* en las poblaciones silvestres, es necesaria la búsqueda de estos elementos en más especies y poblaciones, así como esclarecer el origen de aquellos encontrados en este trabajo.

LITERATURA CITADA.

Altschul, S. F., T. L. Madden, A. A. Schäffer, J. Zhang, Z. Zhang, W. Miller y D. J. Lipman. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res.*, 25: 3389-3402.

Ashburner, M. 1989. *Drosophila: A laboratory Handbook*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Nueva York, Estados Unidos de América.

Bennetzen, J. L. 2000. Transposable element contributions to plant genes and genome evolution. *Plant. Mol. Biol.*, 42: 251-269.

Berg, C. A., A. C. Spradling. 1991. Studies of the Rate and Site-Specificity of *P* Element Transposition. *Genetics*, 127(3): 515-524.

Bock, I. R. 1982. Drosophilidae of Australia. V. Remaining Genera and Synopsis. (Insecta: Diptera). *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.*, 89: 1-164.

Cabrera A. L. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13, Serie de Biología. En: J. J. Morrone. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.*, 76 (2): 207-252.

Carranza-González, E. 2005. Conocimiento actual de la flora y la diversidad

vegetal del estado de Guanajuato, México. p. 15. Fascículo complementario XXI de: Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (Eds.). Instituto de Ecología. México.

Castrezana, S. 2007. New records of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in North America and a key to identify some *Zaprionus* species deposited in the Drosophila Tucson Stock Center. *Dros. Inf. Serv.*, 90: 34-36.

Chávez-Martínez, R. J. y R. Hernández-Magaña. 2003. Flora silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío". *Amaranto*, 16(1).

Clark, J. B., W. P. Maddison y M. G. Kidwell. 1994. Phylogenetic Analysis Supports Horizontal Transfer of *P* Transposable Elements. *Mol. Biol. Evol.*, 11(1): 40-50.

Clark, J. B., T. K. Altheide, M. J. Schlosser y M. G. Kidwell. 1995. Molecular Evolution of *P* Transposable Elements in the Genus *Drosophila*. I. The *saltnas* and *willistoni* Species Groups. *Mol. Biol. Evol.*, 12: 902-913.

Clark, J. B. y M. G. Kidwell. 1997. A phylogenetic perspective on *P* transposable element evolution in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 11428-11433.

Clark, J. B., P. C. Kim y M. G. Kidwell. 1998. Molecular Evolution of *P* Transposable Elements in the Genus *Drosophila*. III. The *melanogaster* Species Group. *Mol. Biol. Evol.*, 15(6): 746-755.

da Silva, N. M., C. D. Fantinel, V. L. S. Valente y V. H. Valiati. 2005. Population dynamics of the invasive species *Zaprionus indianus* (Diptera:

Drosophilidae) in communities of drosophilids of Porto Alegre city, southern of Brazil. *Neotrop. Entomol.*, 34: 363-374.

Daniels, S. B., K. R. Peterson, L. D. Strausbaugh, M. G. Kidwell y A. Chovnick. 1990. Evidence for Horizontal Transmission of the *P* Transposable Element Between *Drosophila* species. *Genetics*, 124: 339-355.

David, J. R. y P. Capy. 1988. Genetic variation of *Drosophila melanogaster* natural populations. *Trends. Genet.*, 4: 106-111.

DeSalle, R. 1992. Origin and possible time of divergence of the Hawaiian Drosophilidae. *Mol. Biol. Evol.*, 9: 905-916.

de Setta, N., E. L. da S. Loreto y C. M. A. Carareto. 2007. Is the Evolutionary History of the O-Type *P* Element in the *saltans* and *willistoni* Groups of *Drosophila* Similar to That of the Canonical *P* Element? *J. Mol. Evol.*, 65: 715-724.

Dobzhansky, T. 1939. Genetics of Naturala populations. IV. Mexican and Guatemalan populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 24(3): 391-412.

Dobzhansky, T., R. Felix, J. Guzmán, L. Levine, O. Olvera, J. R. Powell, M. E. de la Rosa y V. M. Salceda. 1975. Population Genetics of Mexican *Drosophila*. I. Chromosomal variation in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* from Central Mexico. *J. Hered.*, 66: 203-206.

Doolittle, W. F. y C. Sapienza. 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature*, 284: 601-603.

Durando, C. M., R. H. Baker, W. J. Etges, W. B. Heed, M. Wasserman y R. DeSalle. 2000. Phylogenetic analysis of the *repleta* species group of the genus

Drosophila using multiple sources of characters. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 16: 296-307.

Engels, R. W. 1996. *P* elements in *Drosophila*. En: Saedler, H. y A. Gierl (Eds.). *Transposable Elements*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 103-123.

Etges, W. J., M. A. Armella, P. M. O'Grady y W. B. Heed. 2001. Two New Species of *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) in the *repleta* Group from Mexico. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 94(1): 16-20.

Felix, R., J. Guzmán, L. Levine, O. Olvera, J. R. Powell, M. E. de la Rosa, V. M. Salceda y T. Dobzhansky. 1976. Population Genetics of Mexican *Drosophila*. II. A new species of the *obscura* group of the genus *Drosophila*. (Diptera, Drosophilidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 52: 167-171.

Finnegan, D. J. C. y D. H. Fawcett. 1986. Transposable elements in *Drosophila melanogaster*. *Oxf. Surv. Eukaryot. Genes*, 3: 1-62.

Finnegan, D. J. 1989. Eukaryotic transposable elements and genome evolution. *Trends Genet.*, 5: 103-107.

Flavell, R. B. 1986. Genetical repetitive DNA and chromosome evolution in plants. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B*, 312: 227-242.

Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz y R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, 3: 294-299.

García-Daguer R. R., J. Guadalupe-Valtierra, A. Bayona-Celis y R. de la Llata-Gómez. 2001. Uso del Suelo y Vegetación De la Zona Sur Del Estado de Querétaro. En: Centro Queretano de Recursos Naturales. Reporte Técnico 3.

CONCYTEQ. Querétaro, México.

García-Guerreiro, M. P. 2012. What makes transposable elements move in the *Drosophila* genome? *Heredity*, 108: 461-468.

García-Vallve, S., J. Palau y A. Romeu. 1999. Horizontal gene transfer in glycosyl hydrolases inferred from codon usage in *Escherichia coli* and *Bacillus subtilis*. *Mol. Biol. Evol.*, 9: 1125-1134 (www.genomes.urv.cat/UPGMA).

Gaucín-Ríos, N. 2000. Biología de la conservación de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en el Sótano del Barro, Querétaro. Universidad Autónoma de Querétaro. Facultad de Ciencias Naturales. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L204. México, D.F.

Gloor G. B., C. R. Preston, D. M. Johnson-Schlitz, N. A. Nassif, R. W. Phillis, W. K. Benz, H. M. Robertson y W. R. Engels. 1993. Type I repressors of *P* element mobility. *Genetics*, 135: 81-95.

Goddard, K., A. Caccone y J. R. Powell. 1990. Evolutionary implications of DNA divergence in the *Drosophila obscura* group. *Evolution*, 44: 1656-1670.

Golic, K. G. 1994. Local Transposition of *P* Elements in *Drosophila melanogaster* and Recombination Between Duplicated Elements Using a Site-Specific Recombinase. *Genetics*, 137(2): 551-563.

Gómez-Sánchez, M. 1997. Flora Vascular del cerro El Zamorano. Universidad Autónoma de Querétaro. Facultad de Ciencias Naturales. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L002. México, D.F.

Goñí, B., M. E. Martínez, G. Techera y P. Fresia. 2002. Increased frequencies of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in

Uruguay. *Drosoph, Inf. Serv.*, 85: 75-80.

Greenblatt, I. M. y R. A. Brink. 1962. Twin mutations in medium variegated pericarp maize. *Genetics*, 47: 489-501.

Grimaldi, D. A. 1987. Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 186: 103-268.

Grimaldi, D. A. 1988. Relicts in the Drosophilidae. En: *Drosophila* A guide to species identification and use. Markow, T. A. y P. M. O'Grady. 2006. Academic Press. Londres, Inglaterra.

Grimaldi, D. A. 1990. A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 197: 1-139.

Guadalupe-Valtierra J., R. de la Llata-Gómez, A. Lozano-Guzmán, A. Bayona-Celis, G. Muñoz-Arango, S. E. López-Guerra, G. López-Mora. 2008. Propuestas para la conservación de suelos y la reforestación en el municipio de Huimilpan. En: Centro Queretano de Recursos Naturales. Tomo XIV. CONCYTEQ. Querétaro, México.

Gutiérrez-Mayén M. G. 2000. Anfibios y reptiles del municipio de Cuetzalan del Progreso, Puebla. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Escuela de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L283. México, D.F.

Hagemann, S., W. J. Miller y W. Pinsker. 1992. Identification of a complete *P*-element in the genome of *Drosophila bifasciata*. *Nucleic Acids Res.*, 20(3): 409-413.

Hagemann, S., E. Haring y W. Pinsker. 1996. Repeated horizontal transfer of *P* transposons between *Scaptomyza pallida* and *Drosophila bifasciata*.

Genetica, 98(1): 43-51.

Hammer, S. E., S. Strehl y S. Hagemann. 2005. Homologs of *Drosophila P* transposons were mobile in zebrafish but have been domesticated in a common ancestor of chicken and human. *Mol. Biol. Evol.*, 22: 833-844.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.*, 32: 95-114.

Haring, E., A. Hagemann y W. Pinsker. 2000. Ancient and Recent Horizontal Invasion of Drosophilids by *P* Elements. *J. Mol. Evol.*, 51: 577-586.

Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball y J. R. deWaard. 2003. Biological identification through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 270: 313-321.

Hernández, L., F. Magallán y O. Ibarra. 2000. Vegetación y Uso de suelo. En: La Microcuenca de Santa Catarina: Estudios para su Conservación y Manejo. Pineda, R. y L. Hernández (Eds.). Capítulo VII. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, México. pp. 46-62.

Houck, M. A., J. B. Clark, K. R. Peterson, M. G. Kidwell. 1991. Possible horizontal transfer of *Drosophila* genes by the mite *Proctolaelaps regalis*. *Science*, 253: 1125-1129.

Ignjatovic, T., J. Yang, J. Butler, D. Neuhaus y K. Nagai. 2005. Structural Basis of the Interaction Between *P*-element Somatic Inhibitor and U1-70k Essential for the Alternative Splicing of *P*-element Transposase. *J. Mol. Biol.*, 351: 52-65.

Jehle, J. A., A. Nickel, J. M. Vlak y H. Backhaus. 1998. Horizontal escape of the novel Tc1-like lepidopteran transposon TCp3.2 into *Cydia pomonella* granulavirus. *J. Mol. Evol.*, 46: 215-224.

Jones, R. W. y J. Luna-Cozar. 2007. Lista de las especies de Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) del estado de Querétaro, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 23(3): 59-77.

Kelley, R. M., S. Kidd, R. L. Berg, M. W. Young. 1987. Restriction of P-Element Insertions at the Notch Locus of *Drosophila melanogaster*. *Moll. Cell. Biol.*, 7(4): 1545-1548.

Kidwell, M. G. y D. Lisch. 1997. Transposable elements as source of variation in animal and plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94 (15): 11428-11433.

Kidwell, M. G., J. F. Kidwell, J. A. Sved. 1977. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: a syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination. *Genetics*, 86: 813-833.

Kidwell, M. G. y D. Lisch. 2000. Transposable elements and host genome evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 15: 95-99.

Kwiatowski, J. y F. J. Ayala. 1999. Phylogeny of *Drosophila* and related genera: conflict between molecular and anatomical analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 13: 319-328.

Lachaise, D. L., M.-L. Cariou, J. R. David, F. Lemeunier y M. Ashburner. 1988. Historical biogeography of the *D. melanogaster* species subgroup. *Evol. Biol.*, 22: 159-226.

Loreto, E. L. da S., L. B. da Silva, A. Zaha y V. L. da S. Valente. 1998. Distribution of transposable elements in neotropical species of *Drosophila*. *Genetica*, 101: 153-165.

Loreto, E. L. da S., V. L. da S. Valente, A. Zaha, J. C. Silva y M. G. Kidwell. 2001. *Drosophila mediopunctata* P Elements: A New Example of Horizontal Transfer. *J. Hered.*, 92: 375-381.

Markow, T. A. y G. D. Hocutt. 1998. Speciation in Sonoran Desert *Drosophila*: testing the limits of the rules. En: Howard, D. y S. Berlocher (eds.). *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press. pp. 234-244.

Markow, T. A., S. Castrezana y E. Pfeiler. 2002. Flies across the water: Genetic differentiation and reproductive isolation in allopatric desert *Drosophila*. *Evolution*, 56(3): 546-552.

Markow, T. A. y P. M. O'Grady. 2006. *Drosophila* A guide to species identification and use. Academic Press. Londres, Inglaterra.

Massie, K. R. y T. A. Markow. 2005. Sympatry, allopatry and sexual isolation between *Drosophila mojavensis* and *D. arizonae*. *Hereditas*, 142: 51-55.

Masui, S., S. Kamoda, T. Sasaki y H. Ishikawa. 1999. The first detection of the insertion sequence ISW1 in the intracellular reproductive parasite *Wolbachia*. *Plasmid*, 42: 13-19.

McAlpine, J. F. 1989. Phylogeny and classification of the Muscomorpha. En: *Drosophila* A guide to species identification and use. Markow, T. A. y P. M. O'Grady. 2006. Academic Press. Londres, Inglaterra.

McDonald, J. F. 1993. Evolution and consequences of transposable elements. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 3: 855-864.

McEvey S. F. y M. Polak. 2005. *Mycodrosophila* (Diptera: Drosophilidae) of Fiji and Vanuatu With Descriptions of Nine New Species. *Occ. Pap. Bishop Mus.*,

84: 35-67.

McFadden, J. y G. Knowles. 1997. Escape from evolutionary stasis by transposon-mediated deleterious mutations. *J. Theor. Biol.*, 186: 441-447.

Meagher, W. L. 2007. Revisión y actualización del inventario de la flora espontánea del jardín botánico "El Charco del Ingenio", San Miguel de Allende, Guanajuato (México). p. 13. Fascículo complementario XXII de: Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (Eds.). Instituto de Ecología. México.

Miller, D. W. y L. K. Miller. 1982. A virus mutant with an insertion of a copia-like transposable element. *Nature*, 299: 562-564.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.*, 76 (2): 207-252.

Mullins, M. C. , D. C. Rio y G. M. Rubin. 1989. Cis-acting DNA sequence requirements for P-element transposition. *Genes Dev.*, 3(5): 729-738.

O'Grady, P. M. y T. A. Markow. 2009. Phylogenetic taxonomy in *Drosophila*. *Fly (Austin)*, 3(1): 10-14.

O'Grady P. M., J. Bonacum y F. C. Bal. 2003. The placement of the *Engiscaptomyza*, *Grimshawomyia*, and *Titanochaeta*, three clades of endemic Hawaiian Drosophilidae. *Zootaxa*, 159: 1-16.

O'Hare, K. y G. M. Rubin. 1983. Structures of P Transposable Elements and Their Sites of Insertion and Excision in the *Drosophila melanogaster* Genome. *Cell*, 34: 25-35.

Okada, T. 1989. A proposal for establishing tribes for the family Drosophilidae with keys to tribes and general (Diptera). *Zool. Soc.*, 6: 391-399.

Oliveira, D. C. S. G., P. M. O'Grady, W. J. Etges, W. B. Heed y R. DeSalle. 2005. Molecular systematics and geographical distribution of the *Drosophila longicornis* species complex (Diptera: Drosophilidae). *Zootaxa*, 1069: 1-32.

Orgel, L. E. y F. H. Crick. 1980. Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature*, 284: 604-607.

Patterson J. T. y G. B. Mainland. 1944. The Drosophilidae of Mexico. Latin American Edition. Univ. Of Tex. Publ. No. 4445.

Pfeiler, E. y T. A. Markow. 2011. Phylogeography of the Cactophilic *Drosophila* and Other Arthropods Associated with Cactus Necroses in the Sonoran Desert. *Insects*, 2: 218-231.

Pinsker, W., E. Haring, S. Hagemann y W. J. Miller. 2001. The evolutionary life history of *P* transposons: from horizontal invaders to domesticated neogenes. *Chromosoma*, 110: 148-158.

Powell, J. R. 1997. Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The *Drosophila* Model. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.

Powell J. R. y R. DeSalle. 1995. *Drosophila* molecular phylogenies and their uses. En: Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The *Drosophila* Model. Powell, J. R. 1997. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.

Ratnasingham, S. y P. D. N. Hebert. 2007. BOLD: The Bar Code of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Mol. Ecol. Notes.*, 7: 355-364.

Remsen, J. y P. M. O'Grady. 2002. Phylogeny of Drosophilidae (Diptera), with comments on combined analysis and character support. *Mol. Phylogen. Evol.*, 24(2): 248-263.

Remsen, J. y R. DeSalle. 1998. Character congruence of multiple data partitions and the origin of the Hawaiian Drosophilidae. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 9: 225-235.

Richmond, M. P., S. Johnson y T. A. Markow. 2012. Evolution of reproductive morphology among recently diverged taxa in the *Drosophila mojavensis* species cluster. *Ecology and Evolution*, 2: 397-408.

Rio, C. D. 1991. Regulation of *Drosophila P* element transposition. *Trends Genet.*, 7(9): 282-287.

Robertson, H. M., C. R. Preston, R. W. Phillis, D. M. Johnson-Schlitz, W. K. Benz, W. R. Engels. 1988. A stable genome source of *P* element transposase in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 118(3): 461-470.

Russo, C. A. M., N. Takezaki y M. Nei. 1995. Molecular Phylogeny and Divergence Times of Drosophilid Species. *Mol. Biol. Evol.*, 12(2): 391-404.

Ruttkey, H., M. Solignac y D. Sperlich. 1992. Nuclear and mitochondrial ribosomal RNA variability in the *obscura* group of *Drosophila*. *Genetica*, 85: 131-138.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F.

Salceda V. M. 2001. Inversion polymorphism of a natural population of *Drosophila willistoni* from Tabasco, Mexico. *Dros. Inf. Serv.*, 84: 99-100.

Salceda, V. M. 2005. Inversion polymorphism in a natural population of *Drosophila nebulosa*. A ten years record. *Rev. Int. Contam. Ambient.*, 21(Supl. 1): 31-34.

Salceda, V. M. 2008. A preliminary report on chromosomal polymorphism in Mexican populations of *Drosophila nebulosa*. *Dros. Inf. Sev.*, 91: 13-16.

Salceda, V. M. 2009. Geographical changes in a relative frequency of inversions of chromosome III of *Drosophila pseudoobscura* among natural population from Mexico. *Genetika*, 41(2): 155-167.

Salceda, V. M. 2010. A prospective study of inversion polymorphism in natural populations of two *Drosophila* species from eastern Mexico. *Genetika*, 42(3): 407-414.

Salceda, V. M. 2011. Relative frequencies of the "sex-ratio" inversion in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* from Mexico. *Genetika*, 43(2): 321-329.

Salceda, V. M. y J. E. Velázquez. 2006. Gradientes geográficos para inversiones del cromosoma III de *Drosophila pseudoobscura* (Diptera: Drosophilidae) de México. *Folia Entomol. Mex.*, 45(1): 17-26.

Sambrook, K., E. F. Fritsch y T. Maniatis. 1989. *Molecular Cloning A Laboratory Manual*. Segunda edición. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Estados Unidos de América. pp. 1.82-1.84.

SanMiguel, P. A., A. Tikhonov, Y. K. Jin, N. Motchoulskaia, D. Zakharov, A. Berhan-Melake, P. S. Springer, K. J. Edwards, M. Lee, Z. Avramova y J. L. Bennetzen. 1996. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome. *Science*, 274: 765-768.

Sánchez-González, L. A. y E. A. García-Trejo. 2010. San Luis Potosí. En: Ortiz-Pulido, R., A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez de Silva y A. T. Peterson (Eds.). Avifaunas Estatales de México. CIPAMEX. Pachuca, Hidalgo, México. pp. 199-242. ISSN: 1870-7777.

Schmitz, H. J. y P. R. P. Hofmann. 2005. First record of subgenus *Phloridosa* in southern Brazil, with notes on breeding sites. *Dros. Inf. Serv.*, 88: 97-101.

Silva, J. C. y M. G. Kidwell. 2000. Horizontal Transfer and Selection in the Evolution of *P* Elements. *Mol. Biol. Evol.*, 17(10): 1542-1557.

Silva, J. C. y M. G. Kidwell. 2004. Evolution of *P* Elements in Natural Populations of *Drosophila willistoni* and *D. sturtevantii*. *Genetics*, 168: 1323-1335.

Silva, J. C., E. L. da Loreto y J. B. Clark. 2004. Factors that Affect the Horizontal Transfer of Transposable Elements. *Curr. Issues Mol. Biol.*, 6: 57-72.

Spradling, A. C. y G. M. Rubin. 1981. *Drosophila* genome organization: conserved and dynamic aspects. *Annu. Rev. Genet.*, 15: 219-164.

Sturtevant, A. H. 1921. The North American Species of *Drosophila*. Carnegie Institution of Washington. No. 301. Washington, Estados Unidos de América.

Sturtevant, A. H. 1942. The classification of the genus *Drosophila* with the description of nine new species. En: *Drosophila* A guide to species identification and use. Markow, T. A. y P. M. O'Grady. 2006. Academic Press. Londres, Inglaterra.

Sturtevant, A. H. y T. Dobzhansky. 1936a. Geographical distribution and

cytology of "sex ratio" in *Drosophila pseudoobscura* and related species. *Genetics*, 21(4): 473-490.

Sturtevant, A. H. y T. Dobzhansky. 1936b. Inversions in the third chromosome of wild races of *Drosophila pseudoobscura*, and their use in the study of the history of the species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 22(7): 448-450.

Tatarenkov, A. y F. J. Ayala. 2001. Phylogenetic relationships among species groups of the *virilis-repleta* radiation of *Drosophila*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 21: 327-331.

Télez-Valdés, O., M. Reyes-Castillo, P. Dávila-Aranda, K. Guetierrez-García, O. Télez-Poo, R. Álvarez-Espino, A. González-Romero, I. Rosas-Ruiz, M. Ayala-Razo, M. Hernández-Moreno, M. Murguía-Moreno y U. Guzmán-Cruz. 2008. Las plantas del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México.

Thomas R. H. y J. A. Hunt. 1991. The molecular evolution of the alcohol dehydrogenase locus and the phylogeny of the Hawaiian *Drosophila*. *Mol. Biol. Evol.*, 8: 687-702.

Thomas R. H. y J. A. Hunt. 1993. Phylogenetic relationships in *Drosophila*: A conflict between molecular and morphological data. *Mol. Biol. Evol.*, 10: 362-374.

Throckmorton L. H. 1966. The Relationships of the Endemic Hawaiian Drosophilidae. *Stud. Genet. III. Univ. Texas. Publ.*, 6615: 335-396.

Throckmorton, L. H. 1975. The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. En: *Handbook of Genetics* (R. C. King, ed.), Vol. 3, pp. 421-469. Plenum Publishing Corporation. Nueva York, Estados Unidos.

Tidon, R., D. F. Leite y B. F. D. Leão. 2003. Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera: Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. *Biol. Conserv.*, 112: 299-305.

Valdez-Hernández, J. I. 2004. Manejo forestal de un manglar al sur de Marismas Nacionales, Nayarit. *Madera y bosque*, 10(2): 93-104.

van der Linde, K., G. J. Steck, K. Hibbard, J. S. Birdsley, L. M. Alonso y D. Houle. 2006. First records of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae), a pest species on commercial fruits from Panama and the United States of America. *Fla. Entomol.*, 89: 402-404.

Vilela, C. R. 1999. Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical region? *Dros. Inf. Serv.*, 82: 37-39.

Vong, Y. M. (Coord.). 2003. El Sistema de Agua en la Región Querétaro de la Cuenca Lerma – Chapala. En: Centro Queretano de Recursos Naturales. Tomo VII. CONCYTEQ. Querétaro, México. P 32.

Wasserman, M. y H. R. Koepfer. 1977. Phylogenetic relationships among *Drosophila longicornis*, *Drosophila propachuca*, *Drosophila pachuca*, a triad of sibling species. *Genetics*, 87: 557-568.

Wheeler, M. R. 1963. A note of some fossil Drosophilidae (Diptera) from the amber of Chiapas, México. *J. Paleontol.*, 37: 123-124.

Wheeler, M. R. 1986. Additions to the catalog of the world's Drosophilidae. En: *Drosophila: A laboratory Handbook*. Ashburner, M. 1989. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Estados Unidos de América.

Wicker, T., F. Sabot, A. Hua-Van, J. L. Bennetzen, P. Capy, B. Chalhoub, A. Flavell, P. Leroy, M. Morgante, O. Panaud, E. Paux, P. SanMiguel y A. H. Schulman. 2007. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nature Rev. Genet.*, 8: 973-982.

Yassin, A., P. Capy, L. Madi-Ravazzi, D. Ogereau y J. R. David. 2008. DNA barcode discovers two cryptic species and two geographical radiations in the invasive drosophilid *Zaprionus indianus*. *Mol. Ecol. Res.*, 8: 491-501.

Yassin, A. y J. R. David. 2010. Revision of the afrotropical species of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae), with descriptions of two new species and notes of internal reproductive structures and immature stages. *ZooKeys*, 51: 33-72.

Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón de Rzedowski. 1992. La vegetación en el estado de Querétaro. En: Plantas del estado de Querétaro, México con potencial para uso ornamental. Pérez-Nicolás M. L. y Fernández-Nava R. *Polibotánica*, 24:83-115.

Al principio a mí no me pareció tan raro que una mosca volara patas arriba si le daba la gana, porque aunque jamás había visto semejante comportamiento, la ciencia enseña que eso no es una razón para rechazar los datos de los sentidos frente a cualquier novedad.

Los testigos, Julio Cortázar.