

## ECOLOGÍA

### El género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae), asociado a flores de *Verbesina sodiroi* Hieron y *Pappobolus imbaburensis* (Hieron.) Panero (Asteraceae) en Pichincha, Ecuador

María Luna Figuero<sup>1</sup>, Renata León y Violeta Rafael<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Genética Evolutiva, Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador

lunaf3@hotmail.com

Recibido: 2014-06-28; aceptado: 2014-07-24

#### RESUMEN.-

La mayor parte de la información que se tiene sobre las especies del género *Drosophila* asociadas a flores ha sido recogida en los trópicos; sin embargo, los estudios sobre la interacción entre drosófilas y flores son escasos. En Sudamérica existen algunos trabajos y en el Ecuador este sería el primer trabajo referente a la interacción drosófila-flor. Para ello se realizó un muestreo en el Parque Arqueológico Rumipamba ubicado en el Distrito Metropolitano de Quito, en la provincia de Pichincha. En transectos establecidos se recolectaron drosófilas; 1. De todas las flores presentes; 2. Solo de flores de *Pappobolus imbaburensis* y 3. Solo de flores de *Verbesina sodiroi*. En total se capturaron 413 drosófilas, pertenecientes a 10 especies del género *Drosophila*. Este trabajo demuestra que dos especies de *Drosophila* del grupo *D. onychophora* están relacionadas con flores de la familia Asteraceae. *Drosophila verbesinae* prefiere flores de *V. sodiroi* y *D. pappobolusae* prefiere flores de *P. imbaburensis*.

**PALABRAS CLAVES:** flores, grupo *Drosophila onychophora*, hospedero, polinizadores, trópicos

#### ABSTRACT.-

Most of the information available on species of the genus *Drosophila* associated to flowers has been collected in the tropics, however, studies about the interaction between *Drosophila* and flowers are scarce. In South America there are a few studies and in Ecuador it's the first investigation concerning the interaction *Drosophila*-flower. To accomplish this, we sampled the Parque Arqueológico Rumipamba (Rumipamba Archaeological Park) located in the Metropolitan District of Quito, in the province of Pichincha. In established transects we collected *Drosophila*: 1. From every existing flower; 2. *Pappobolus imbaburensis* flowers only; 3. *Verbesina sodiroi* flowers only. A total of 413 individuals from 10 species were collected. We demonstrate that two species from the group *Drosophila onychophora* are related with flowers of the family Asteraceae: *Drosophila verbesinae* prefers the flowers of *V. sodiroi* and *D. pappobolusae* prefers the flowers of *P. imbaburensis*.

**KEY WORDS:** *Drosophila onychophora* group, flowers, host, pollinators, tropics

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de las especies de la familia Drosophilidae asociadas a flores utilizan varios sustratos para su desarrollo y alimentación, tanto en el periodo larval, como en el adulto, es decir son especies polífagas. Sin embargo, dentro del género *Drosophila*, las especies del subgénero *Phloridosa* y del grupo *D. flavopilosa* y *D. onychophora* del subgénero *Drosophila*, son las únicas que se desarrollan exclusivamente en flores por lo cual se consideran especies monófagas (Vela y Rafael, 2004; Vilela y Bächli, 1990).

Sturtevant en 1921, fue el primero en reportar que *D. florae* Sturtevant, 1916 (subgénero *Sophophora* y *D. lutzii* Sturtevant, 1916 (subgénero *Phloridosa*), se encontraban en un amplio número en flores del género *Datura* (Solanaceae) y algunas especies del género *Cucumis* (Cucurbitaceae) (Brcic, 1983). Desde entonces se han continuado las investigaciones sobre la relación existente entre el género *Drosophila* y las flores. Los miembros del grupo *D. flavopilosa*, tienen como lugares principales de reproducción, cría y alimentación a las flores del género *Cestrum* de la familia Solanaceae (Santos y Vilela, 2005), mientras que las especies del grupo *D. onychophora*, se encuentran relacionadas con las flores de la familia Asteraceae (Hunter, 1979). Además, las especies del grupo *D. bromeliae* son más generalistas y han sido reportadas en flores de la familia Convolvulaceae, Pontederiaceae, Aristolochiaceae y Malvaceae (Silva y Martins, 2004).

La mayor parte de la información que se tiene sobre las especies del género *Drosophila* asociadas a flores ha sido recogida en los trópicos. Un factor puede ser que en estas regiones el periodo de floración es largo y además existe una amplia diversidad de flora (Pipkin *et al.*, 1966). Estas moscas tienen características relacionadas a su hábitat particular, la adaptación de estas características es más conspicua en especies que muestran una extrema especificidad con el hospedero (Brcic, 1983). En los adultos hay rasgos comportamentales, morfológicos y bioquímicos relativos a la respuesta de las moscas a estímulos olfativos, visuales y táctiles inducidos por las flores que

permiten a los adultos alimentarse, aparearse y reproducirse en este sustrato (Wheeler, 1970). Además, el tiempo de desarrollo de los drosófilos de huevo a adulto puede ajustarse a la vida de las flores como un recurso nutricional y de sobrevivencia (Hunter, 1992).

Los estudios sobre la interacción entre drosófilas y flores son escasos. En Sudamérica existen algunos trabajos; sin embargo, en el Ecuador este es el primer trabajo referente a la interacción drosófila-flor.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio.-

El muestreo se realizó en el parque arqueológico Rumipamba ubicado en el Distrito Metropolitano de Quito, en la provincia de Pichincha. La altitud del parque está comprendida entre los 2885 a los 2930 m (78°30'04.8" W 00°10'49.9" S). Ecológicamente el área de estudio corresponde al Bosque Húmedo Montano Bajo (Cañadas, 1983). La temperatura media anual es de 15° C (mínima 9.7° C y máxima 22° C) y la humedad relativa media anual es del 70% (mínima 30% y máxima 97%) (INAMHI, 2009).

### Fase de campo.-

Para la captura de los especímenes se establecieron cuatro transectos de 50 m de longitud cada uno. En los dos primeros transectos, la recolección de drosófilas se hizo en todas las flores presentes, incluidas *Verbesina sodiroi* y *Pappobolus imbaburensis*; mientras que en el tercero y cuarto transecto se muestrearon únicamente en flores de las especies más abundantes en cada transecto. *P. imbaburensis* en el tercer transecto y *V. sodiroi* en el cuarto transecto. Se realizaron muestreos durante los meses de febrero, mayo, julio, septiembre y diciembre del 2009. La recolección de drosófilas se realizó de 6 a 8 de la mañana. Conjuntamente se tomaron datos de temperatura y humedad mediante un HOBO data logger

### Fase de laboratorio.-

La identificación de las especies de *Drosophila* se hizo mediante el análisis de la morfología externa

y de la genitalia. Los holotipos y paratipos de las especies nuevas descritas se montaron en seco y la genitalia se colocó en un microtubo con glicerol. Todos los individuos se depositaron en el Museo de Zoología, sección Invertebrados de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito (QCAZ-I).

Para los análisis estadísticos se efectuó una transformación logarítmica de los datos. Además no se tomaron en cuenta los datos del muestreo del mes de septiembre, ya que la poca abundancia de individuos capturados homogeniza los datos (Tabla 1). Se calculó el índice de similitud de Sørensen al tomar a cada planta hospedera (*V. sodiroi* y *P. imbaburensis*), como una unidad de muestreo. Se realizaron análisis multivariados; NMDS (Escalamiento Multidimensional No Métrico) con distancia euclidiana y SIMPER (Porcentaje de Similitud); para ello se utilizó el software estadístico ©PAST (Paleontological Statistics) versión 1.79 para Windows.

## RESULTADOS

### Diversidad del género *Drosophila*.

Se capturaron 413 drosófilas, pertenecientes a 10 especies del género *Drosophila*, distribuidas en cuatro grupos. Grupo *Drosophila onychophora*

con 406 individuos distribuidos en siete especies: *Drosophila arane* Hunter, 1992; *Drosophila margarita* Hunter, 1979; *Drosophila verbesinae* Figuero *et. al.*, 2012; *Drosophila pappobolusae* Figuero *et. al.*, 2012; *Drosophila sisapamba* Figuero *et. al.*, 2012; *Drosophila wayta* Figuero *et. al.*, 2012 y una especie no descrita, *Drosophila* 1 sp. nov. Grupo *Drosophila morelia* con cinco individuos de la especie *Drosophila ogradi* Vela y Rafael, 2004. Grupo *Drosophila guarani* con un individuo de la especie *Drosophila ecuatoriana* Vela y Rafael, 2004. Grupo *Drosophila tripunctata* con un individuo de *Drosophila ninarumi* Vela y Rafael, 2005.

La especie más representativa fue *D. verbesinae* con el 61,74% (255) del total de individuos, seguida por *D. pappobolusae* con el 27,6% (114), que además fue la única especie que se logró capturar a lo largo de todo el año de muestreo. *D. arane* fue la tercera especie con mayor abundancia con un total de 20 individuos, las otras 8 especies cuentan con cinco o menos individuos (Tabla 1).

De los cinco meses de muestreo, mayo fue el mes con mayor diversidad, se identificaron siete especies y febrero fue el mes con más abundancia donde se capturaron 196 individuos (Tabla 1).

**Tabla 1.** Especies del género *Drosophila* capturadas en el Parque Arqueológico Rumipamba, durante los meses de febrero, mayo, julio, septiembre y diciembre del 2009.

Grupo	Especie	Muestreos (meses)					Total
		feb	may	jul	sep	dic	
<i>D. onychophora</i>	<i>D. verbesinae</i>	106	47	69	0	33	255
	<i>D. pappobolusae</i>	65	20	23	4	2	114
	<i>D. sisapamba</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>D. wayta</i>	3	0	2	0	0	5
	<i>D. margarita</i>	4	1	1	0	0	6
	<i>D. arane</i>	17	2	1	0	0	20
	<i>Drosophila</i> 1 sp. nov.	0	1	0	0	0	1
<i>D. morelia</i>	<i>D. ogradi</i>	0	0	5	0	0	5
<i>D. guarani</i>	<i>D. ecuatoriana</i>	0	1	0	0	0	1
<i>D. tripunctata</i>	<i>D. ninarumi</i>	1	0	0	0	0	1
<b>Total de individuos</b>		196	77	101	4	35	<b>413</b>
<b>N° de especies</b>		6	7	6	1	2	<b>10</b>

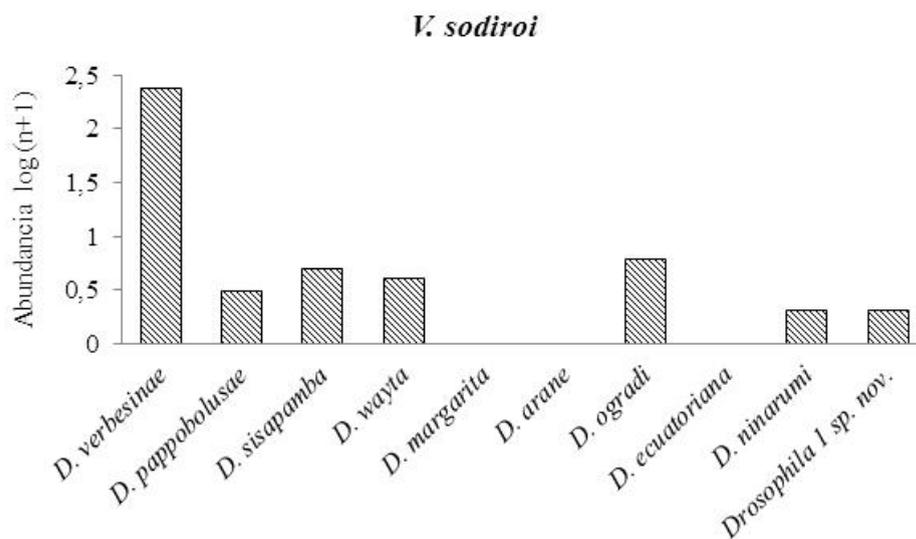
### Asociación del género *Drosophila* a una planta hospedera.-

En las flores de *Verbesina sodiroi*, se encontraron 254 individuos del género *Drosophila* ubicados dentro de siete especies, en estas flores la especie más abundante fue *D. verbesinae* con 238 individuos. En las flores de *Pappobolus imbaburensis* se encontraron 125 individuos

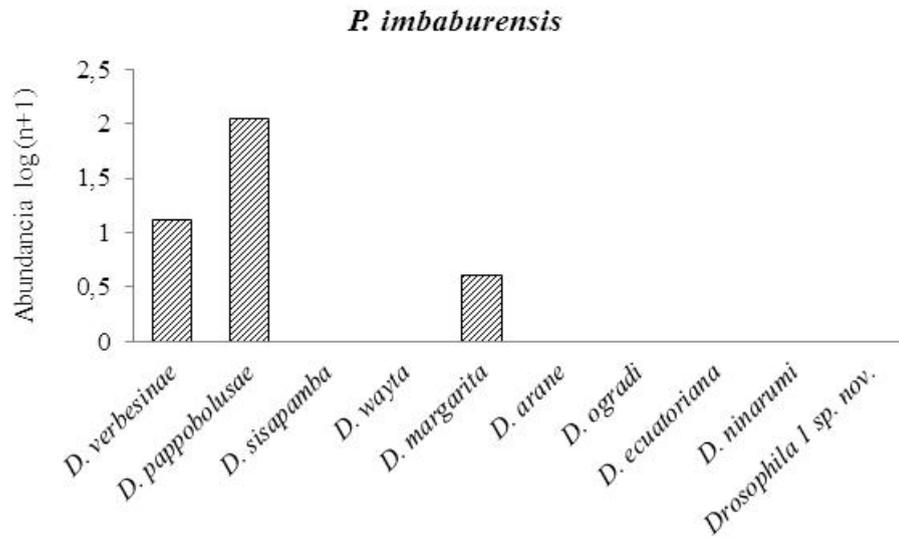
del género *Drosophila*, ubicadas dentro de tres especies; la especie más abundante fue *D. pappobolusae* con un total de 110 individuos. En las otras flores muestreadas se encontraron 34 individuos del género *Drosophila* dispuestos dentro de siete especies; la especie más abundante fue *Drosophila arane* con 20 individuos (Tabla 2 y Figuras 1a, 1b, 1c).

**Tabla 2.** Especies del género *Drosophila* capturadas en las flores de *Verbesina sodiroi*, *Pappobolus imbaburensis* y otras flores en el parque arqueológico Rumipamba.

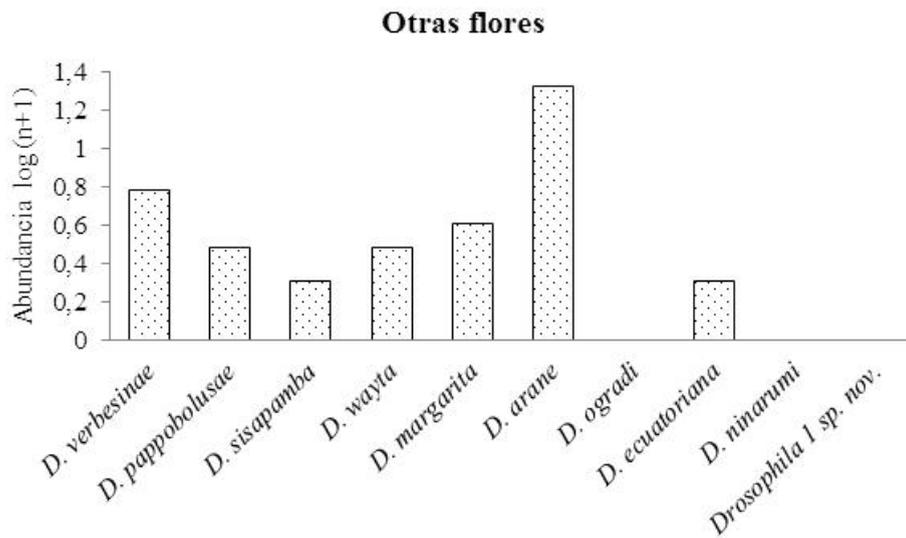
Especie	Planta			Total
	<i>V. sodiroi</i>	<i>P. imbaburensis</i>	Otras flores	
<i>D. verbesinae</i>	238	12	5	255
<i>D. pappobolusae</i>	2	110	2	114
<i>D. sisapamba</i>	4	0	1	5
<i>D. wayta</i>	3	0	2	5
<i>D. margarita</i>	0	3	3	6
<i>D. arane</i>	0	0	20	20
<i>D. ogradi</i>	5	0	0	5
<i>D. ecuatoriana</i>	0	0	1	1
<i>D. ninarumi</i>	1	0	0	1
<i>Drosophila</i> 1 sp. nov.	1	0	0	1
<b>Total de individuos</b>	<b>254</b>	<b>125</b>	<b>34</b>	<b>413</b>
<b>N° de especies</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>10</b>



**Figura 1a.** Abundancia de las especies del género *Drosophila* capturadas en *Verbesina sodiroi*.



**Figura 1b.** Abundancia de las especies del género *Drosophila* capturadas en *Pappobolus imbaburensis*.



**Figura 1c.** Abundancia de las especies del género *Drosophila* capturadas en otras flores.

Los resultados muestran que *D. verbesinae* tiene una preferencia hacia las flores de *V. sodiroi*; mientras que hacia las flores de *P. imbaburensis* tiene preferencia *D. pappobolusae*. Para corroborar estos datos, primero se calculó el índice de similitud de Sørensen al tomar a cada planta hospedera (*V. sodiroi* y *P. imbaburensis*), como una unidad de muestreo. El índice de similitud fue de 0.36. *Verbesina sodiroi* y *P. imbaburensis*, apenas hospedan dos especies de *Drosophila* en

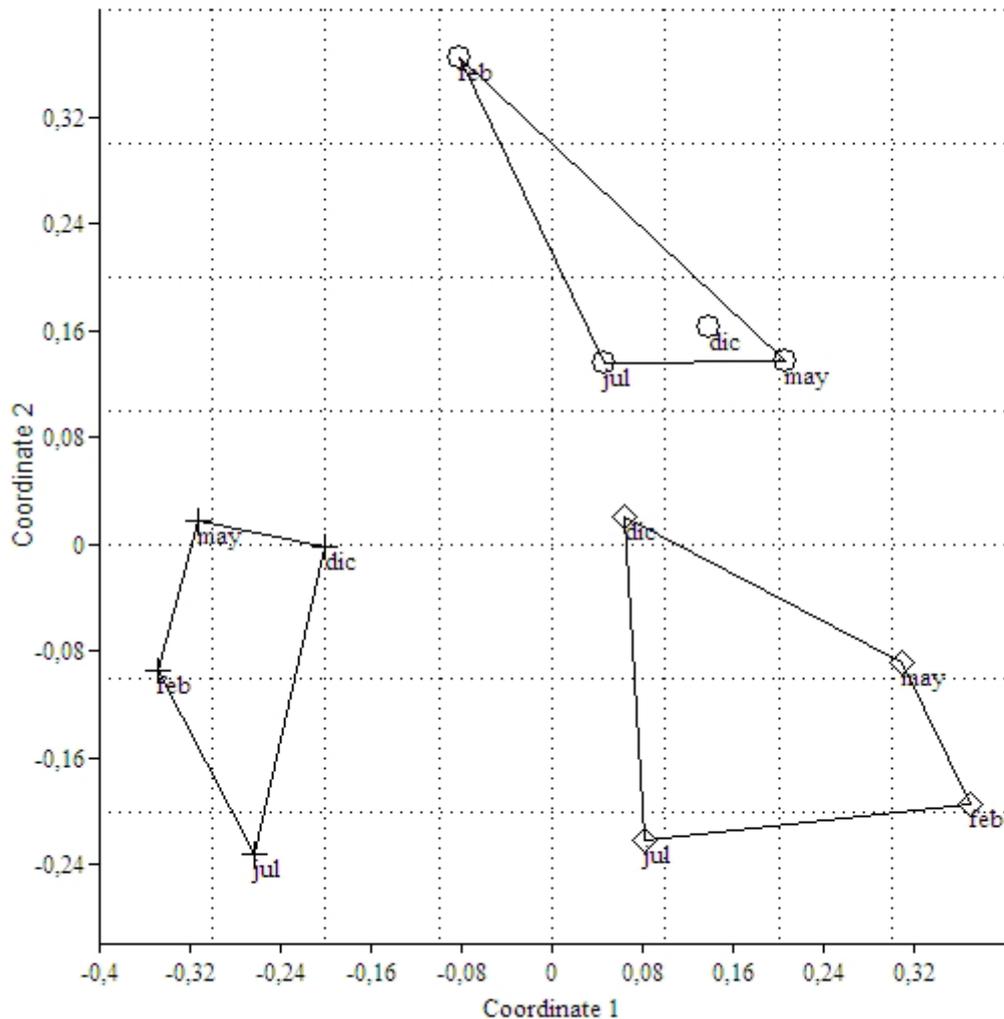
común, estas son *D. verbesinae* y *D. pappobolusae*, pero estas especies se encuentran en diferentes cantidades en cada especie de planta. El análisis NMDS reveló una clara separación entre *V. sodiroi*, *P. imbaburensis* y las otras flores durante los cinco meses de muestreo (Figura 2). Esto indicaría que no existen relaciones de similitud entre las muestras estudiadas, lo que sugiere que las especies de drosófilas capturadas muestran preferencia hacia una planta hospedera en

particular. El análisis SIMPER mostró la contribución que tienen las diferentes especies de *Drosophila* en la formación de los grupos. Las especies de *Drosophila* que contribuyen primordialmente en la formación de los grupos 1 y 2 (*V. sodiroi* y *P. imbaburensis*) son *D. pappobolusae* y *D. verbesinae*, con un porcentaje acumulativo de 74,4%. Entre los grupos 1 y 3 (*V.*

*sodiroi* y las otras flores) son *D. verbesinae* y *D. arane* con un porcentaje acumulativo de 66,47%. Finalmente entre los grupos 2 y 3 (*P. imbaburensis* y las otras flores) las especies que especialmente contribuyen son *D. pappobolusae*, *D. verbesinae* y *D. arane*, con un porcentaje acumulativo de 81,4% (Tabla 3).

**Tabla 3.** Análisis SIMPER que muestra la contribución de las distintas especies de *Drosophila* en la formación de grupos.

	Taxon	Contribution	Cumulative %	Abund. Prom. 1	Abund. Prom. 2
Grupo 1 y 2 ( <i>V. sodiroi</i> y <i>P. imbaburensis</i> ) Promedio disimilaridad 78,3	<i>D. verbesinae</i>	32,6	41,64	1,74	0,38
	<i>D. pappobolusae</i>	25,65	74,4	0,119	1,23
	<i>D. margarita</i>	4,971	80,75	0	0,226
	<i>D. wayta</i>	3,996	85,85	0,195	0
	<i>D. sisapamba</i>	3,951	90,9	0,175	0
	<i>D. ogradi</i>	3,699	95,62	0,195	0
	<i>D. ninarumi</i>	1,728	97,83	0,0753	0
	<i>Drosophila</i> 1 sp. nov.	1,702	100	0,0753	0
	<i>D. arane</i>	0	100	0	0
	<i>D. ecuatoriana</i>	0	100	0	0
Grupo 1 y 3 ( <i>V. sodiroi</i> y otras flores) Promedio de disimilaridad 85	<i>D. verbesinae</i>	45,32	53,32	1,74	0,25
	<i>D. arane</i>	11,18	66,47	0	0,508
	<i>D. sisapamba</i>	5,749	73,24	0,175	0,0753
	<i>D. wayta</i>	5,296	79,47	0,195	0,119
	<i>D. pappobolusae</i>	4,426	84,68	0,119	0,119
	<i>D. ogradi</i>	4,278	89,71	0,195	0
	<i>D. margarita</i>	2,729	92,92	0	0,151
	<i>D. ninarumi</i>	2,089	95,38	0,0753	0
	<i>Drosophila</i> 1 sp. nov.	2,048	97,79	0,0753	0
	<i>D. ecuatoriana</i>	1,881	100	0	0,0753
Grupo 2 y 3 ( <i>P. imbaburensis</i> y otras flores) Promedio de disimilaridad 83,9	<i>D. pappobolusae</i>	40,29	48,02	1,23	0,119
	<i>D. verbesinae</i>	14,46	65,25	0,38	0,25
	<i>D. arane</i>	13,55	81,4	0	0,508
	<i>D. margarita</i>	8,505	91,53	0,226	0,151
	<i>D. wayta</i>	2,494	94,51	0	0,119
	<i>D. sisapamba</i>	2,305	97,25	0	0,0753
	<i>D. ecuatoriana</i>	2,305	100	0	0,0753
	<i>D. ogradi</i>	0	100	0	0
	<i>Drosophila</i> 1 sp. nov.	0	100	0	0
	<i>D. ninarumi</i>	0	100	0	0



**Figura 2.** Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), de las flores de *V. sodiroi* (+), *P. imbaburensis* (◊) y las otras flores (○), durante los meses de muestreo.

## DISCUSIÓN

Las especies de *Drosophila* asociadas a flores han sido poco estudiadas, ya que la única manera de capturarlas es directamente de las flores; estas especies no son atraídas por cebos como la mayoría de drosófilas (Markow y O'Grady, 2006). Colectar a partir de sustratos naturales puede llevar mucho tiempo, la densidad de moscas puede ser baja, debido a que la temporada o los sustratos no sean los adecuados para las especies de interés (Markow y O'Grady, 2008). Las

colectas en el parque arqueológico Rumipamba, fueron efectuadas durante los meses de febrero, mayo, julio, septiembre y diciembre del 2009, con el fin de abarcar la mayor parte del año. La curva de acumulación de especies evidencia que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para coleccionar la mayor cantidad de especies.

La interacción de los factores bióticos y abióticos juega un papel importante en la composición de las comunidades. El país por su ubicación geográfica, presenta dos estaciones, la húmeda

y la seca; además de dos periodos de lluvia, los mismos que en la Sierra van de octubre a diciembre y de febrero a mayo (Sierra *et al.*, 1999). La alternancia de las estaciones favorece el desarrollo de las plantas y por consiguiente el hábitat necesario para algunos organismos (Hunter, 1979), tales como las especies del género *Drosophila*. En febrero mes frío y húmedo se encontró la mayor cantidad de *Drosophila* (197 individuos). Mientras que en septiembre, mes caliente y seco se capturó la menor cantidad (cuatro individuos). Esta baja densidad también se debió a que en el año 2009, se presentó uno de los veranos más intensos de los últimos 20 años (INAMHI, 2009). Además hubo presencia de incendios dentro del parque, lo cual influyó directamente en el decaimiento de la cantidad de drosófilas. Según Markow y O'Grady (2006), en las regiones tropicales y templadas, las especies pueden ser activas todo el año o principalmente durante la estación húmeda; esto podría explicar la gran cantidad de individuos del género *Drosophila* capturados en el mes de febrero del 2009.

Las flores constituyen una fuente de carbohidratos, en la cual bacterias y levaduras pueden desarrollarse, particularmente en el caso de flores caídas y fermentadas, esta sería la razón por la cual se pueden capturar drosófilas cosmopolitas en flores marchitas. La situación es diferente en moscas que utilizan flores como sitio exclusivo de desarrollo y reproducción (Brncic, 1983).

Varias especies de la familia Drosophilidae han sido observadas que viven en una variedad de flores de diferentes géneros de plantas. Algunas de estas especies son polífagas, ellas utilizan también otros sustratos para alimentarse y reproducirse y las flores representan un recurso secundario. En algunos casos el microambiente de las flores es el preferido, pero no el exclusivo. En otros casos las flores constituyen el sitio exclusivo el cual se encuentran todos los estadios del ciclo de vida. Los géneros *Laccodrosophila*, *Zapriothrica* (Wheeler, 1970); el subgénero *Phloridosa* de *Drosophila* (Sturtevant, 1921) y el grupo *D. flavopilosa* de *Drosophila*, son buenos ejemplos de especies exclusivas de flores (Brncic, 1983).

Estudios anteriores muestran que las especies del grupo *onychophora*, tienen preferencia de hospedero y están relacionadas con la familia Asteraceae (Hunter, 1992, 1988 y 1979). Este trabajo demuestra que dos especies de *Drosophila* del grupo *D. onychophora* están relacionadas con flores de la familia Asteraceae. Los resultados están respaldados por muestreos realizados simultáneamente y en años anteriores en el parque Rumipamba con trampas de banano y levadura, donde nunca se capturaron a ninguna de las dos especies (*D. verbesinae* y *D. pappobolusae*).

Las especies del género *Drosophila* asociadas a flores son agentes polinizadores de gran importancia; las flores han desarrollado características para ser atractivas a los insectos por estímulos visuales y olfatorios, como producto de un proceso coevolutivo (Silva y Martins, 2004). Tanto *V. sodiroi* como *P. imbaburensis* presentan flores muy llamativas y favorecen la presencia de los insectos y particularmente de las especies del género *Drosophila*, que se hacen presente solo de 06:00h a 08:00h. El nivel de especialización de los insectos en relación con diferentes especies de plantas depende no solo con las características intrínsecas de las plantas, sino también del comportamiento, la fisiología y las características ecológicas de los insectos (Vasconcellos-Neto, 1991). Las interacciones planta-insecto juegan un rol trascendental en la ecología de las comunidades y en el funcionamiento del ecosistema (Manrique, 2005).

El término biodiversidad nos recuerda que ningún organismo vive en aislamiento. Las múltiples maneras en que los millones de organismos interactúan entre sí en la tierra, contribuyen al balance del ecosistema global y a la sobrevivencia del planeta (Dangles y Nowicki, 2009). Este trabajo nos permite comprender la interacción que existe entre las especies del género *Drosophila* y sus plantas hospederas, dejan abierta la posibilidad para realizar futuros estudios en otras flores. Además muestra que el género *Drosophila* es un importante modelo para estudiar la interrelación entre la ecología y la evolución y es un aporte al conocimiento de la diversidad del género *Drosophila* en el Ecuador.

## AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por financiar los proyectos N° E29050 y N° E29181. Al Ministerio de Ambiente por emitir la autorización de investigación científica N° 008-09 IC-FAU-DNB/MA. Al Antropólogo Gustavo Espíndola, de la Dirección Cultural del Banco Central del Ecuador, por permitir el acceso al Parque Arqueológico Rumipamba. A la Licenciada María Dolores Proaño por la ayuda con la traducción del resumen. A la Licenciada Gabriela Pozo, al Licenciado Diego Céspedes y al personal del laboratorio de Genética Evolutiva de la PUCE. A Idea Wild por la donación de materiales.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brcic D. 1983. Ecology of flower-breeding *Drosophila*. En: Ashburner MA, Carson HL y Thompson JN. (eds) *The genetics and biology of Drosophila*, 3: 333–382. Academic Press. London y New York.
- Cañadas L. 1983. Mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. MAG-PRONAREG. Quito.
- Dangles O y Nowicki F. 2009. *Biota Maxima*. Imprenta Mariscal. IRD, PUCE. Quito.
- Hunter AS. 1992. Flower-breeding *Drosophila* of Bogota, Colombia: New species (Diptera: Drosophilidae). *Pan-Pacific Entomologist* 68: 192–199.
- Hunter AS. 1988. High Altitude Flower-Breeding *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Pan-Pacific Entomologist* 64(4): 299–312.
- Hunter AS. 1979. New Anthophilic *Drosophila* of Colombia. *Annals of the Entomological Society of America* 72: 372–383.
- INAMHI. 2009. Análisis climatológico de la ciudad de Quito. *Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología*. Quito.
- Manrique A. 2005. La polinización entomófila y su importancia para la agricultura. FONIAP Divulga. *Gerencia de Valoración y Comercialización Tecnológica* 47.
- Markow TA y O'Grady P. 2008. Reproductive ecology of *Drosophila*. *Functional Ecology* 22: 747–759.
- Markow TA y O'Grady P. 2006. *Drosophila. A guide to species identification and use*. Elsevier Inc. London.
- Pipkin S, Rodríguez R y León J. 1966. Plant host specificity among flower-feeding neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *American Naturalist* 100: 135–156.
- Santos R y Vilela CR. 2005. Sitios de desenvolvimiento larval de Drosofilídeos (Diptera) neotropicales: IV. Flores de *Sesaea brasiliensis* e *Cestrum* ssp. (Solanaceae) coletadas nas plantas e no solo. *Revista Brasileira de Entomologia* 49(4): 544–551.
- Sierra R. (Ed.). 1999. *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito.
- Silva A y Martins M. 2004. A new anthophilic species of *Drosophila* Fallén belonging to the bromeliae group of species (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 435–437.
- Sturtevant AH. 1921. Genetic studies on *Drosophila simulans*. II. Sex-linked group of genes. *Genetics* 6(1): 43–64.
- Vasconcellos-Neto J. 1991. Interactions between Ithomiine butterflies and Solanaceae: Feeding and reproductive strategies. En: Price P, Lewinsohn T, Fernandes G y Benson W. (Eds.). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley. New York.

- Vela D y Rafael V. 2004. Dos nuevas especies del grupo *flavopilosa*, género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en el bosque Pasochoa. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas* **26**: 33–39.
- Vilela CR Y Bächli G. 1990. Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Bulletin de la Société Entomologique Suisse* **63**: 1–332.
- Wheeler MR. 1970. 79. Family Drosophilidae. *A Catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States*, **79**: 1–65.