

ELECCION DEL SITIO DE OVIPOSICION EN *D. MELANO-
GASTER* Y *D. FUNEBRIS*. INFLUENCIA DEL TAMAÑO
RELATIVO DE LA POBLACION (*)

P O R

EDUARDO DEL SOLAR y RAUL GODOY (**)

R E S U M E N

Se estudió la conducta gregaria de *D. melanogaster* y *D. funebris* basado en la elección del sitio de oviposición de ambas especies en una situación experimental en la cual las dos especies coexisten en la misma caja de población y una de ellas es minoritaria, 1/16 del total.

D. melanogaster no es afectada ni por el aumento relativo del número de individuos ni por la coexistencia de otra especie; *D. funebris* en cambio reacciona ante esas dos variables aumentando su tasa relativa de agregación.

Gregarious behavior in *D. melanogaster* and *D. funebris* was studied by the method of choice of oviposition site by both species. On the experimental situation both species coexisted in the same population cage, but one was in minority, 1/16 of the total.

D. melanogaster was not affected neither by the relative increase of the number of individuals nor by the coexistence with another species; *D. funebris*, on the other hand, reacted to both variables by increasing its relative rate of aggregation.

(*) Este trabajo ha sido parcialmente financiado con fondos del proyecto 68-16 de la Comisión de Ayuda a la Investigación Científica de la Facultad de Medicina y la Comisión Central de Ayuda a la Investigación Científica de la Universidad de Chile.

(**) Departamento de Genética y Biología, Facultad de Medicina y Departamento de Biología, Facultad de Filosofía y Educación, Universidad de Chile.

INTRODUCCION

Estudios microgeográficos realizados en diferentes especies de *Drosophila* han revelado que los individuos de una población exhiben una distribución espacial no al azar; que se caracteriza por la formación de núcleos de alta densidad en algunos puntos del área. Esta agregación de las formas adultas ha sido interpretada como producto de la heterogeneidad del medio, en el cual los recursos alimenticios, áreas de descanso, reproducción y otras especificaciones del nicho varían a punto en la misma área o se modifican por ciclos diurnos o estacionales (Bedichek y col. 1966).

Una de las formas de gregarismo en especies del género *Drosophila*, *Locusta* y *Blaps* ha sido descrito en la elección del sitio de oviposición (del Solar, 1966; Kaufman, 1966 y Norris 1970). Cuando a un grupo de hembras se le ofrece un medio en el cual las áreas de postura son discretas y equivalentes en la composición de recursos alimenticios, muestran la tendencia a concentrar los huevos en sólo algunos de los sitios disponibles. Esta tendencia está bajo control genético ya que experimentos de selección han mostrado que es posible establecer líneas de alta y baja agregación (del Solar, 1968).

El número de individuos y la diversidad genética son factores importantes en la adecuación biológica de las poblaciones. Se ha puesto en evidencia que la longevidad, viabilidad, velocidad de desarrollo, actividad sexual y otros componentes son dependientes de la densidad. Por otra parte, cada uno de los componentes de la adecuación biológica exhiben un óptimo de densidad, pero que comparados entre sí corresponden a promedios diferentes del número de individuos (Lewontin, 1955; Bakker, 1961). Además la diversidad genética ha sido mostrada especialmente mediante estudios de mutantes en *D. melanogaster* y *D. pseudoobscura* (Weinbrot 1966) o por el análisis de las propiedades fisiológicas de los heterocariotipos en *D. pavani* (Brncic, Koref, 1964; Brncic y col. 1969; Budnik, Brncic y Koref 1971).

Estas dos categorías de evidencias experimentales sugieren que el modo de distribuir los huevos de las hembras de una especie correspondería a una estrategia que permite explotar los recursos alimenticios, proporcionar cierta protección contra variables ambientales por efecto de grupo y constituir un mecanismo que asegure la densidad óptima para la operación de los diferentes componentes de la adecuación biológica (Allee, 1951).

En el estudio de la conducta gregaria, se ha encontrado que cuando coexisten en la misma proporción hembras de *D. melanogaster* y *D. funebris* tienden a utilizar sitios diferentes de postura de huevos (Palomino y del Solar 1970). Esta observación sugiere que

la elección del área de oviposición es un sistema conductual especie específico.

El experimento que se describe a continuación tiene por objeto estudiar las modificaciones en la tasa de agregación de *D. melanogaster* y *D. funebris* en una situación en la cual ambas coexisten pero una de ellas es minoritaria con respecto a la otra.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizaron: una cepa de *D. melanogaster*, Oregon Rc y un linaje de *D. funebris* procedente de Valdivia, ambas especies han sido mantenidas por cultivo masivo en nuestro laboratorio durante más de 15 años.

En cada especie se formaron grupos de 25, 200 y 400 hembras previamente fecundadas de 4-5 días de edad en *D. melanogaster* y de 10-11 días en *D. funebris*. Estos grupos de individuos se organizaron en las siguientes series experimentales a) 25 Dm; b) 400 Dm; c) 200 Dm + 200 Df; d) 25 Dm + 400 Df; e) 400 Dm + 25 Df; f) 25 Df y g) 400 Df. Cada serie fue introducida en una caja de Población de acrílico transparente de $37 \times 37 \times 12$ cm con 25 tubos de cultivo numerados y dispuestos simétricamente. Cada tubo contenía 7 ml. de medio, el cual fue preparado simultáneamente para todas las series.

Cada 24 horas, durante cinco días, se cambiaron todos los tubos de la caja, sustituyéndolos por otros con medio recién preparado. En los tubos extraídos se registró el número de huevos y la posición del tubo en la caja de Población. Cada una de las ocho combinaciones se replicó ocho veces.

Las cajas de población se mantuvieron en una cámara de temperatura regulada a 25° C, con iluminación continua.

La posición relativa de los tubos en las cajas de población permitió analizar la influencia de este factor sobre la elección de las áreas de oviposición y el número relativo de huevos hizo posible estimar la agregación utilizando tres estadísticas: a) la proporción de tubos ocupados con huevos, b) la proporción de huevos contenidos en el tubo con el mayor número, sobre el total de huevos de la Caja, c) un índice de agregación definido como $100\sqrt{S^2} - X/X$.

RESULTADOS

Utilizando la posición de los tubos en las cajas de Población y considerando en cada caso el número de huevos que contiene cada tubo es posible ordenarlos en forma decreciente y estimar la distancia mínima que los separa. Cada hembra deposita un huevo a la vez.

La distancia que debe recorrer a la derecha o izquierda arriba o abajo para elegir un nuevo sitio se considera de un valor igual a 1, si la posición elegida corresponde a un tubo situado en la diagonal del punto de origen su distancia será $\sqrt{2}$. Con este criterio es posible minimizar la distancia entre todas las áreas que contienen huevos tomando como referencia el tubo que presenta el mayor número de huevos. La distancia promedio entre todos los tubos con huevos es de 2,65 unidades. La distancia promedio entre los 4 primeros tubos ordenados es de 2,64 unidades, en los diez primeros de 2,61 unidades y en la totalidad de tubos ocupados 2,68 unidades.

Estos resultados indican que, la posición relativa que ocupa el tubo preferido no ejerce influencia en la determinación de aquellos tubos que presentan huevos ni se producen gradientes o zonaciones en la caja de población. Además sugieren que la distancia mínima recorrida tiende a ser constante. Además, se realizó un test de homogeneidad con las frecuencias en que cada uno de los 25 tubos presenta huevos se obtuvo un valor de $X^2_{24} = 17,169$ ($P = 80-85$, $N = 120$). Un segundo test de frecuencia de sólo el tubo preferido da un valor $X^2_{24} = 21,205$ ($P = 70-75$, $N = 120$). Como resultado de estos análisis se puede concluir que: a) las hembras no discriminan con respecto a la posición de los tubos, b) no hay una asociación espacial entre los tubos que contienen mayor o menor número de huevos c) cualquiera de los 25 tubos pueden ser el tubo preferido y d) la posición del tubo preferido en la caja de población varía al azar.

El Cuadro N^o 1 resume las tres estadísticas utilizadas para medir agregación en cada especie separadamente.

En *D. melanogaster* el tamaño de la población no produce cambios en la agregación, con densidad 25 o 400 individuos por caja, exhiben la misma tasa de agregación, en cambio en *D. funebris* tiende a aumentar al aumentar la densidad. Además, la coexistencia de otra especie en la misma caja no afecta a *D. melanogaster*, en cambio *D. funebris* responde aumentando la tasa relativa de agregación. El comportamiento de ambas especies es diferente cuando se mide con el índice de agregación: $100\sqrt{S^2-X}/X$.

El promedio de tubos ocupados aumenta al crecer la densidad en *D. melanogaster* y la proporción de huevos en el tubo preferido disminuye ligeramente desde el 29% hasta el 25%. La coexistencia, sin embargo, no afecta en forma significativa en lo que respecta al promedio de áreas ocupadas ni a la proporción de huevos en el tubo preferido. En *D. funebris* se presenta la situación inversa, el promedio de tubos ocupados aumenta ligeramente al aumentar la densidad, pero la coexistencia con *D. melanogaster* la hace disminuir en forma notable en los casos en que la proporción de esta especie es menor o igual. Con respecto a la proporción de huevos en el tubo preferido,

todos los valores estimados en esta especie, se modifican por efecto de la densidad, coexistencia y proporción relativa de ambas especies.

Estos resultados muestran que la conducta gregaria en ambas especies es diferente en la situación estudiada.

En el Cuadro N° 2 se presenta los promedios de huevos por caja de población y una estimación de la fecundidad por individuo. En las dos especies muestran la tendencia a disminuir la fecundidad al aumentar la densidad. Sólo *D. funebris* parece tener una respuesta más acentuada al fenómeno de coexistencia con otra especie que con respecto a las variaciones de densidad.

El efecto de la densidad y la coexistencia de ambas especies pueden ser observadas en la Fig. N° 1. *D. melanogaster* ocupa el 84,8% del área disponible con 400 individuos; en cambio *D. funebris* alcanza sólo al 39,6%, con el mismo número de hembras. En el caso de coexistencia con una de las especies como minoritaria *D. melanogaster* utiliza el 28% del área disponible más un 27,1% como área común; en el caso de *D. funebris* sólo el 0,2% como áreas específicas más un 6,4% como área común.

Estos resultados, muestran una de las características biológicas de *D. melanogaster* que le permite ser una especie con una gran actividad colonizadora.

El Cuadro N° 3 muestra los resultados de un test de homogeneidad para la frecuencia de tubos ocupados por las dos especies en las diferentes situaciones experimentales. La comparación entre ambas no muestra diferencia significativa en *D. funebris* con respecto a *D. melanogaster*, excepción del caso 200 Dm + 200 Df.

Un análisis de la distribución de frecuencia de tubos ocupados por ambas especies de acuerdo a la posición que ocupa en las cajas de población permite distinguir dos categorías a) tubos del borde, los cuales tienen entre 2 y 6 vecinos y b) tubos del centro, que poseen ocho vecinos idénticos. Los resultados, están presentados en el Cuadro N° 4. Estas pruebas estadísticas ponen en evidencia que las modificaciones del comportamiento gregario no son producidas por una zonación de las áreas de postura de huevos sino probablemente por la oportunidad de encontrar tubos no utilizados u ocupados por huevos depositados previamente por hembras de la misma especie.

Un análisis final de los resultados fue hecho considerando la relación entre promedios y varianzas del número de huevos en las cajas de población. Estableciendo como referencia la distribución de Poisson. El Cuadro N° 5 muestra el coeficiente de correlación obtenido en cada una de las situaciones experimentales.

DISCUSION

La elección de las áreas de oviposición ha permitido poner en evidencia la conducta gregaria de las hembras en diferentes especies del género: *D. melanogaster*, *D. funebris*, *D. pseudoobscura* y *D. pavani* (del Solar y Palomino 1966; del Solar 1968, Godoy y del Solar 1971).

Sin embargo no se han hecho indicaciones sobre especificidad del comportamiento entre las especies estudiadas. El presente trabajo y otro anterior de Palomino y del Solar, 1971, indican que al coexistir *D. funebris* y *D. melanogaster* muestran la tendencia de mantener áreas de oviposición discreta para cada especie. Los resultados obtenidos en este experimento revelan que la respuesta obtenida por ambas especies en la situación experimental de coexistencia y tamaño relativo de la población son también distintas para cada especie.

D. melanogaster presenta un modelo de agregación independiente del tamaño relativo de la población como además la coexistencia con *D. funebris* no lo afecta, si bien hay un aumento promedio de la tasa de agregación, la varianza entre réplicas también aumenta en forma importante es decir las diferencias entre los promedios obtenidos en cada situación experimental no son significativamente distintos entre sí.

D. funebris en cambio responde al aumento del número de individuos y a la presencia de otra especie de manera opuesta. En ambos casos aumenta la tasa de agregación.

Las fuentes de la varianza son parcialmente explicados en términos de las diferencias entre tubos ocupados y no ocupados y entre tubos ocupados con diferente número de huevos. Ambas corresponderían a respuestas diferentes ante las condiciones del área, ya que la primera implica una elección entre áreas ocupadas y no ocupadas y la segunda un cierto grado de discriminación entre áreas ocupadas pero que difieren en el número de huevos depositados previamente.

D. melanogaster, tiende a utilizar áreas previamente usadas por otras hembras. Además la predictabilidad del tubo preferido, aumenta de acuerdo al número de huevos depositados previamente (del Solar y Palomino, 1966). El caso inverso se presenta en *D. pseudoobscura* especie en la cual las hembras no discriminan áreas ocupadas entre 1-10 hasta mayores de 100 huevos por tubos, en cambio presentan la tendencia a ocupar preferentemente áreas no ocupadas (del Solar, 1971; Godoy y del Solar, 1971).

Otro factor es la coexistencia de huevos de diferentes especies. Sin embargo, dada la fecundidad relativa de ambas especies estudiadas hace difícil la interpretación de los resultados en este caso ya que incluso en proporciones de 25 *D. melanogaster* + 400 *funnebris* el promedio de áreas ocupadas por *D. melanogaster* es del 55,6%: 27,1% de áreas comunes y 43,5 de *D. funnebris*. El caso inverso de 400 *D. melanogaster* y 25 *D. funnebris* da como resultado que el 88,6% es usada por *D. melanogaster* un 64% de tubos comunes y un 6,6 de *D. funnebris* sólo, es decir, la posibilidad de elección de áreas ocupadas, no ocupadas; y de ocupadas por la misma especie por parte de *D. funnebris* es pequeña ya que la otra especie tiende a ocupar todas las áreas disponibles.

Los resultados sugieren una explicación tentativa, desde el punto de vista del comportamiento, de algunas características poblacionales de ambas especies. *D. melanogaster* y *D. funnebris* son especies cosmopolitas cuya distribución geográfica en Chile presenta una extensa zona de sobreposición entre La Serena y Valdivia. *D. melanogaster* exhibe gran fecundidad, forma poblaciones grandes y presenta ciclos estacionales de alta dispersión. En cambio *D. funnebris* cuya reacción al aumento del número de individuos y a la presencia de otra especie es aumentar la tasa relativa de agregación es una especie poco fértil que forma poblaciones pequeñas.

Cuadro N° 1

ESTADISTICAS PARA AGREGACION

Población	T. ocup. x ± E.S.	T. Pref. x ± E.S.	C. Agreg. x ± E.S.
25 <i>Dm</i>	15.9 ± 1.4	0.29 ± 0.0001	151.6 ± 8.0
25 <i>Dm</i> + 400 <i>Df</i>	13.9 ± 1.1	0.28 ± 0.0001	181.4 ± 27.7
200 <i>Dm</i> + 200 <i>Df</i>	18.9 ± 1.2	0.32 ± 0.0001	182.8 ± 12.9
400 <i>Dm</i>	21.2 ± 0.5	0.25 ± 0.004	151.5 ± 7.4
400 <i>Dm</i> + 25 <i>Df</i>	22.2 ± 0.6	0.25 ± 0.0001	144.5 ± 7.9
25 <i>Df</i>	6.9 ± 0.9	0.32 ± 0.0016	154.7 ± 6.5
25 <i>Df</i> + 400 <i>Dm</i>	1.7 ± 0.0	0.77 ± 0.0001	299.7 ± 7.1
200 <i>Df</i> + 200 <i>Df</i>	5.1 ± 1.2	0.50 ± 0.0001	228.0 ± 12.4
400 <i>Df</i>	9.9 ± 0.7	0.45 ± 0.0001	263.9 ± 26.4
400 <i>Df</i> + 25 <i>Dm</i>	10.8 ± 1.3	0.50 ± 0.0001	263.8 ± 17.8

Cuadro N° 2

PROMEDIO DE HUEVOS POR CAJA Y POR INDIVIDUOS

Población	H. Caja x ± E.S.	H. ind. Día x ± E.S.
25 <i>Dm</i>	99.0 ± 12.4	3.960 + 0.501
25 <i>Dm</i> + 400 <i>Df</i>	68.1 ± 9.6	2.737 + 0.385
200 <i>Dm</i> + 200 <i>Df</i>	251.0 ± 62.6	1.255 + 0.001
400 <i>Dm</i> + 25 <i>Df</i>	439.2 ± 43.4	1.097 + 0.001
400 <i>Dm</i> + 25 <i>Df</i>	488.7 ± 57.4	1.217 + 0.001
25 <i>Df</i>	22.7 ± 7.6	0.910 + 0.001
25 <i>Df</i> + 400 <i>Dm</i>	3.5 ± 0.4	0.138 + 0.001
200 <i>Df</i> + 200 <i>Dm</i>	30.1 ± 8.8	0.149 + 0.001
400 <i>Df</i>	111.4 ± 28.4	0.317 + 0.001
400 <i>Df</i> + 25 <i>Dm</i>	140.7 ± 34.9	0.350 + 0.001

Cuadro N° 3

TEST DE HOMOGENEIDAD PARA FRECUENCIA DE TUBOS
OCUPADOS POR HUEVOS (X^2_{24})

	X^2	P
25 <i>funnebris</i>	16.5099	0.90-0.80
400 <i>funnebris</i>	14.3650	0.95-0.90
25 <i>melanogaster</i>	7.3437	0.995-0.999
400 <i>melanogaster</i>	4.8879	0.995-0.999
200 <i>funnebris</i> + 200 <i>melanog.</i>		
<i>funnebris</i>	27.2500	0.30-0.25
<i>melanogaster</i>	12.8506	0.975-0.95
400 <i>funnebris</i> + 25 <i>melanog.</i>		
<i>funnebris</i>	14.0445	0.95-0.90
<i>melanogaster</i>	9.6465	0.995-0.999
400 <i>melanogaster</i> + 25 <i>funnebris</i>		
<i>funnebris</i>	19.4836	0.80-0.75
<i>melanogaster</i>	3.2246	0.995-0.999

Cuadro N° 4

FRECUENCIA DE TUBOS OCUPADOS CON HUEVOS DE
D. MELANOGASTER Y *D. FUNEBRIS* EN DISTINTAS
 AREAS DE LAS CAJAS DE POBLACION

Número de individuos	<i>D. funebris</i>		<i>D. melanogaster</i>	
	Centro	Borde	Centro	Borde
25	11,00	10,81	25,88	25,31
400	16,66	15,93	32,77	34,56
400 + 25	15,44	18,87	21,11	23,18
25 + 400	2,11	2,06	36,33	36,31
200 + 200	9,22	7,68	28,11	32,05

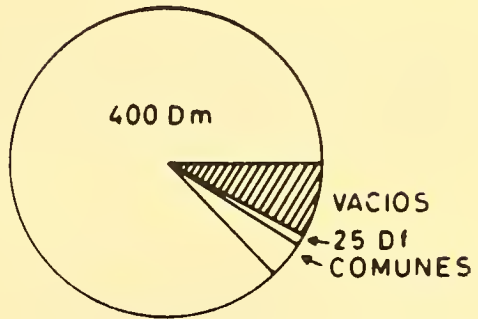
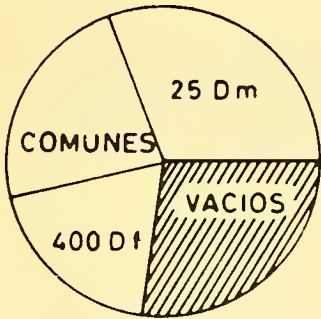
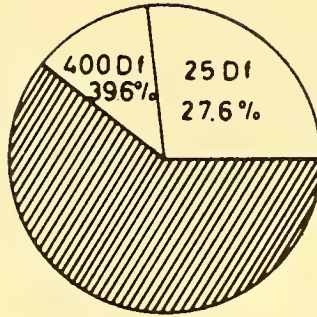
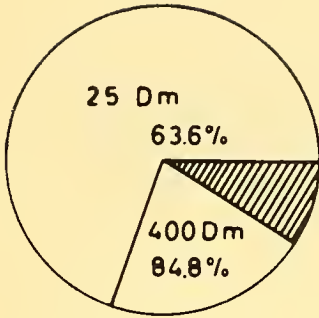
Cuadro N° 5

ECUACION DE REGRESION Y COEFICIENTES DE CORRELACION
 ENTRE PROMEDIO Y VARIANZAS DEL NUMERO DE HUEVOS
 DE *D. MELANOGASTER* Y *D. FUNEBRIS*

	Regresión	Correlación
25 Dm	$X = 2,69 + 0,023 Y$	0,7551
25 Dm + 400 Df	$X = 1,83 + 0,032 Y$	0,5423
400 Dm	$X = 17,20 + 0,00035 Y$	0,5867
400 Dm + 25 Df	$X = 12,71 + 0,0069 Y$	0,7875
200 Dm + 200 Df	$X = 4,14 + 0,0060 Y$	0,9498
25 Df	$X = 0,44 + 0,077 Y$	0,9348
25 Df + 400 Dm	$X = 0,067 + 0,1860 Y$	0,8284
400 Df	$X = 2,82 + 0,00715 Y$	0,7607
400 Df + 25 Dm	$X = 2,39 + 0,00938 Y$	0,8950
200 Df + 200 Dm	$X = 0,95 + 0,0098 Y$	0,7559

BIBLIOGRAFIA

- ALLEE, W. C.
1951 Cooperation among animals. H. Schumann Co. New York.
- BAKKER, K.
1961 An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *D. melanogaster*. Archs. Neerl. Zool 14: 200-281.
- BEDICHEK, PIPKIN S.; R. L. RODRIGUEZ and J. LEON
1966 Plant host Specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* Am. Nat. 100: 135-156.
- BRNCIC, D. and KOREF-SANTIBAÑEZ
1964 Mating activity of homo- and heterokaryotypes in *D. pavani*. Genetics 49: 585-591.
- BRNCIC, D., S. KOREF-SANTIBAÑEZ, M. BUDNIK and M. LAMBOROT
1969 Rate of development and inversion polymorphism in *D. pavani*. Genetics 61: 471-478.
- BUDNIC, M; D. BRNCIC y S. KOREF-SANTIBAÑEZ
1971 The effects of crowding on chromosomal polymorphism. Genetics (in press).
- SOLAR, E. del
1968 Selection for and against gregariousnes in the choice of oviposition sites by *Drosophila pseudoobscura*. Genetics: 58(2): 275-282.
1971 Elección del sitio de oviposición en *D. pseudoobscura* como un índice de gregarismo. Genética Ibérica. 23: 11-24.
- SOLAR E. del y H. PALOMINO
1966 Choice of oviposition in *Drosophila melanogaster* Am. Naturalist 127-134.
- GODOY, R. y E. del SOLAR
1971 Choice of oviposition sitest in *D. melanogaster* over 24, 48 and 72 hours. D.I.S.: 113.
- KAUFMANN T.
1966 Observation on some factors which influence aggregation by *Blaps sulcata* (coleoptera), tenebrionidae) Ann. Ent. Soc. Am. 59: 661-664.
- NORRIS MAUD, J.
1970 Aggregation response in ovipositing females of the desert Locust, with special reference to the chemical factor. J. Insect Physiol. 16: 1493-1515.
- PALOMINO, H. y E. del SOLAR
1971 Elección del sitio de oviposición en *Drosophila*. Coexistencia de *D. melanogaster* y *D. funebris*. Genética Ibérica. 23: 25-33.
- LEWONTIN, R. C.
1955 The effects of density and composition on viability in *D. melanogaster*. Evolution 9: 27-41.
- WEINBROT, R. D.
1966 Genotypic interaction among competing strains and species of *Drosophila*. Genetics; 53: 427-435.



DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS PROMEDIOS DE LOS HUEVOS DE D.FUNEBRIS Y D.MELANOGASTER EN LAS CAJAS DE POBLACION.