

PARTICION DEL ESPACIO ENTRE *D. MELANOGASTER* Y *D. FUNEBRIS* (DIPTERA, DROSOPHILIDAE)

EDUARDO DEL SOLAR, JOSE NAVARRO Y GLADYS RUIZ

Instituto de Ecología y Evolución
Universidad Austral de Chile
Casilla 567 — Valdivia

RESUMEN

Se estudiaron los cambios en las tasas de agregación que exhiben *D. funebris* y *D. melanogaster* cuando coexisten en un sistema cerrado.

Además, se observó la influencia de la temperatura, la movilidad general y la respuesta geotáctica en 48 individuos por especie, formando grupos de machos, hembras y mixtos.

Los resultados sugieren que la conducta gregaria es un rasgo especie específico por la tendencia de los individuos a formar grupos con animales de su misma especie.

ABSTRACT

Changes on the aggregation rates of *D. funebris* and *D. melanogaster* was studied in a closed system. It was observed, the influence of temperature, the general movility and the geotactic response of 48 individual of each species forming groups of males, females and mixed groups.

The results obtained suggest that gregarious behavior is a species — specific trait because each species tend to form homospecific groups.

INTRODUCCION

El ordenamiento espacial, no al azar, que exhiben grupos de machos, hembras y mixtos de *Drosophila melanogaster* y de *Drosophila funebris* ha permitido definir operacionalmente una forma de expresión de la conducta gregaria en adultos de estas dos especies por la formación de grupos de distinto tamaño en áreas discretas.

Comparaciones realizadas entre ambas especies a 10° C y 20° C de temperatura han mostrado que difieren por las tasas de agregación (del Solar y Navarro, 1975; Navarro y del Solar, 1975).

(*) Este trabajo ha sido parcialmente financiado con el Proyecto S-80-41. Universidad Austral de Chile.

En experimentos anteriores se ha puesto en evidencia que cuando coexisten hembras de estas dos especies, cada una tiende a ovipositar en áreas separadas (Palomino y del Solar, 1971).

Uno de los objetivos de este trabajo es mostrar si estos resultados pueden ser explicados por la segregación espacial de cada especie y además estudiar las modificaciones conductuales que experimentan ambas especies cuando coexisten en un sistema cerrado.

MATERIALES Y METODOS

La descripción del aparato y los procedimientos utilizados, se encuentran detallados en Navarro y del Solar y del Solar y Navarro, 1975 Op. cit.

En una esfera de vidrio de 4 ml. de capacidad, subdividida en 48 áreas de igual superficie se introdujeron sin anestesia 48 machos de *D. melanogaster* y 48 machos de *D. funebris*. Después de un período de reposo, habitualmente de 10 minutos o menos, se registró el número de individuos por cada área y por especie. El mismo registro se realizó 10 minutos más tarde.

El mismo procedimiento se utilizó con grupos de hembras, machos y con grupos mixtos de machos y hembras. Los registros se hicieron con dos temperaturas 10° C y 20° C y con iluminación homogénea. En cada grupo se hicieron cinco repeticiones.

RESULTADOS

Los cuadros N° 1 y 2 muestran los resultados obtenidos de un análisis de la distribución espacial de los grupos de machos, hembras y mixtos de cada especie, independientemente con dos tiempos de observación 10 y 20 minutos y a dos temperaturas 10° C y 20° C, probadas en comparación con una distribución de Poisson.

La significación de la distribución observada y teórica (Poisson) se analizó con la prueba de ji cuadrado. En todos los casos se encontró una probabilidad menor que 1% siendo lo más frecuente menor que 1‰. Es necesario señalar que en esta comparación se excluyó los grupos mayores de siete individuos, los cuales ocurren con baja frecuencia como puede observarse en los cuadros.

El cuadro N° 3 muestra la comparación de los índices de agregación promedio para ambas especies juntas a 10° C y 20° C de temperatura en los 10 y 20 minutos de observación. En todos los casos se encuentran diferencias significativas de las tasas de agregación con respecto a la temperatura. En los grupos de sexo separado la agregación disminuye al bajar la temperatura. En cambio, ocurre lo inverso en los grupos mixtos de machos y hembras juntos.

En el cuadro N° 4 pueden observarse los índices de agregación promedio obtenidos para cada especie en experimentos separados (del Solar y Navarro, 1975 y Navarro y del Solar, 1975), y los estimados para cada especie cuando están coexistiendo. Conviene notar el cambio de comportamiento que exhiben *D. melanogaster* y *D. funebris* en las temperaturas de 10° C y 20° C cuando se las observa juntas y separadas

CUADRO Nº 1

D. MELANOGÁSTER: NUMERO DE MACHOS, HEMBRAS Y GRUPOS MIXTOS POR AREA (CLASE) DESPUES DE 10 MINUTOS Y 20 MINUTOS DE OBSERVACION A 109 C Y 209 C DE TEMPERATURA VERSUS LOS VALORES ESPERADOS CON UNA DISTRIBUCION DE POISSON.

Clase	$\delta + \text{♀}$ 109 C		$\delta + \text{♀}$ 209 C		δ 109 C		δ 209 C		♀ 109 C		♀ 209 C		Teórico
	10'	20'	10'	20'	10'	20'	10'	20'	10'	20'	10'	20'	
0	128	129	142	147	117	125	127	132	109	123	143	144	88.3
1	45	49	36	28	50	41	52	51	54	55	43	39	88.3
2	34	27	14	39	38	38	30	28	34	30	22	27	44.2
3	19	21	9	16	28	25	16	14	22	18	19	17	14.7
4	7	6	6	9	6	6	9	9	6	6	6	5	3.7
5	5	5	1	3	-	2	4	2	3	5	3	3	0.7
6	1	2	-	2	1	1	-	3	1	2	-	2	0.12
7	-	-	-	1	-	1	-	1	1	-	1	2	0.017
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	0.00218
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0.00024
10	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.00001
X ²	79.20	102.93	88.03	182.34	46.72	116.78	61.87	179.29	97.11	90.20	188.20	188.93	

CUADRO Nº 2

D. FUNEBRIS: NUMERO DE MACHOS, HEMBRAS Y GRUPOS MIXTOS POR AREA (CLASE) DESPUES DE 10 Y 20 MINUTOS DE OBSERVACION A 10º C Y 20º C DE TEMPERATURA VERSUS LOS VALORES ESPERADOS CON UNA DISTRIBUCION DE POISSON.

Clase	♂ + ♀ 10º C		♂ + ♀ 20º C		♂ 10º C		♂ 20º C		♀ 10º C		♀ 20º C		Teórico
	10'	20'	10'	20'	10'	20'	10'	20'	10'	20'	10'	20'	
0	112	115	116	119	113	113	141	133	104	104	128	115	88.3
1	68	65	58	61	61	61	40	51	71	70	52	65	88.3
2	34	35	39	32	32	36	25	24	36	36	35	29	44.2
3	13	12	17	14	22	21	16	15	20	23	16	22	14.7
4	7	5	4	9	10	5	12	8	9	6	5	6	3.7
5	3	3	2	3	1	1	4	6	—	1	5	3	0.7
6	1	5	2	1	1	3	1	1	—	—	1	—	0.12
7	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	0.017
8	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	0.00218
9	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000243
χ²	78.49	96.24	51.94	44.11	47.07	96.81	106.95	330.85	17.20	21.97	68.12	32.06	

D. melanogaster aumenta su tasa de agregación al bajar la temperatura, lo inverso ocurre en *D. funebris*, cuando se observan cada especie separadamente. En cambio cuando coexisten *D. melanogaster* exhibe una respuesta opuesta, es decir, su agregación disminuye al bajar la temperatura y *D. funebris* muestra un comportamiento errático con respecto a este factor.

CUADRO N° 3

COMPARACION DE LOS INDICES DE AGREGACION, PROMEDIO PARA AMBAS ESPECIES JUNTAS ENTRE 20° C Y 10° C DE TEMPERATURA PARA GRUPOS DE MACHOS, HEMBRAS Y MIXTOS A LOS 10 Y 20 MINUTOS DE OBSERVACION

Grupo de	Tiempo	T E M P E R A T U R A		t	P
		20° C	10° C		
Machos	10'	133.9 ± 0.77	77.5 ± 0.56	42.4	> 0.001
	20'	138.9 ± 0.79	88.3 ± 0.60	35.8	> 0.001
	10'	170.4 ± 0.88	75.5 ± 0.56	65.9	> 0.001
Hembras	20'	184.1 ± 0.96	69.1 ± 0.54	77.7	> 0.001
	10'	47.6 ± 0.49	80.2 ± 0.57	30.7	> 0.001
	20'	64.8 ± 0.53	76.2 ± 0.56	10.4	> 0.001
Mixtos					

El cuadro N° 5 muestra la composición de las áreas en la esfera, divididas en tres categorías: áreas vacías, áreas con un individuo y áreas con grupos. Se observa los totales de las cinco réplicas por sexo y temperaturas. Los resultados sugieren la misma tendencia general hacia una mayor agregación encontrada en las especies separadas, (Navarro y del Solar Op. cit.); como se demuestra por el aumento en el número de áreas vacías y la disminución de las áreas con un individuo y las áreas con grupos al comparar los números totales por clases a 10° C y 20° C de temperatura.

El cuadro N° 6, es un intento para mostrar la segregación inter específica que pudiera producirse en los dos tiempos de observación con 10° C y 20° C de temperatura. Los valores observados fueron comparados con las frecuencias teóricas que debieran encontrarse al azar para el total de áreas con cada una de las especies separadas o con ambas a la vez. La significación de las diferencias se estimó por ji cuadrado, encontrándose valores altamente significativos en todos los casos.

El cuadro N° 7 muestra una estimación de la movilidad general. Cada una de las 48 áreas de la esfera fué registrada dos veces a los 10 y 20 minutos. Por comparación del número de moscas por área entre el primer y segundo recuento se obtuvo una medida relativa de la movilidad, considerando para cada área la "ganancia" si se agregaban más in-

CUADRO Nº 4

COMPARACION DE LOS INDICES DE AGREGACION, PROMEDIO ENTRE

LAS ESPECIES SOLAS Y COEXISTIENDO. (*)

Especie	MACHOS				HEMBRAS				MIXTOS			
	20° 10'	109 10'	209 20'	109 20'	109 20'	209 10'	109 10'	209 20'	109 20'	209 10'	109 10'	209 20'
<i>D. melanogaster</i>	73.1	104.3	74.1	128.9	93.5	113.1	89.0	140.5	67.0	96.6	70.9	125.3
<i>D. funebris</i>	111.0	73.0	111.0	72.5	81.7	50.9	91.7	52.4	82.3	80.8	89.4	81.2
<i>D. melanogaster</i> *	83.2	66.8	100.0	84.9	114.1	80.4	116.5	99.3	94.1	88.2	103.6	106.7
<i>D. funebris</i> *	107.9	71.4	106.6	74.0	83.9	50.8	68.4	112.4	85.8	84.4	91.0	87.9

dividuos o la "pérdida" si uno o más animales se desplazaban a otra área vecina. Los resultados revelan que un 60% de los individuos cambian de posición. De este promedio es necesario distinguir las diferencias entre las dos especies. *D. funebris* exhibe una movilidad mayor que *D. melanogaster* en las dos temperaturas. *D. funebris* aumenta su movilidad al bajar la temperatura de 66% a 74% a 20° C y 10° C respectivamente; en cambio *D. melanogaster* disminuye su movilidad de 53% a 39% a 20° C y 10° C.

CUADRO Nº 5

NUMERO Y PORCENTAJES DE AREAS VACIAS, CON UN INDIVIDUO O GRUPOS OBSERVADOS A 10° C Y 20° DE TEMPERATURA SEPARADOS POR SEXO

Grupo de	Temperaturas	Areas vacías		Un individuo		Más de uno	
		N	%	N	%	N	%
Machos	10° C	135	28.1	99	20.6	246	51.2
	20° C	191	39.7	88	18.3	201	41.8
Hembras	10° C	113	23.5	121	25.2	246	51.2
	20° C	177	36.8	96	20.0	207	43.1
Mixtos	10° C	139	28.9	112	23.3	229	47.7
	20° C	152	31.6	90	18.7	238	49.5

CUADRO Nº 6

NUMERO DE INDIVIDUOS POR ESPECIE Y POR AREA, OBSERVADOS EN TIEMPOS Y TEMPERATURAS DISTINTAS.

Temperatura y tiempo de Observación	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. funebris</i>	Ambas especies	X ²
10° C 10'	141	178	213	26.267*
10° C 20'	134	179	208	28.981*
20° C 10'	120	151	184	20.857
20° C 20'	114	170	182	35.750

* P 0.001

El cuadro Nº 8 es complementario con lo anterior y constituye una medida relativa de la orientación geotáctica de los animales. Subdividiendo la esfera en tres sectores sobrepuestos de 16 áreas cada uno, es posible establecer la dirección que tiene la movilidad de las moscas.

CUADRO Nº 7
MOVILIDAD GENERAL Y POR ESPECIES EN EL COMPLEJO
D. MELANOGASTER MAS *D. FUNEBRIS*.

Temp.	Composición del grupo	<i>D. melanogaster</i>						<i>D. funebris</i>						Totales	
		pérdida	ganancia	total	%	pérdida	ganancia	total	%	N	%	N	%	N	%
20°C	♂ Dm + Df	80	59	139	57.91	74	82	156	65.00	295	61.45				
	♀ Dm + Df	62	60	126	50.83	79	81	160	66.66	282	58.75				
	♂ + ♀ Dm + Df	66	60	126	52.50	85	79	164	68.33	290	60.41				
10°C	♂ Dm + Df	61	55	116	48.33	103	91	194	80.83	310	64.58				
	♀ Dm + Df	73	65	138	57.50	82	86	167	69.58	305	63.54				
	♂ + ♀ Dm + Df	39	33	72	13.75	92	80	172	71.66	244	50.83				

CUADRO Nº 8
DISTRIBUCION VERTICAL DEL COMPLEJO *D. MELANOGASTER* Y *D. FUNEBRIS*.

Temperatura	Tiempo	Superior			Medio			Inferior		
		<i>D. melanogaster</i>	<i>D. funebris</i>	%	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. funebris</i>	%	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. funebris</i>	%
20°C	10'	162	145	59.4	58	64	23.8	20	31	12.0
20°C	20'	170	144	60.1	49	66	20.4	22	29	11.6
10°C	10'	138	75	31.2	83	102	34.5	19	63	26.3
10°C	20'	150	104	43.3	75	79	31.2	15	57	23.7

Puede observarse que ambas especies exhiben una respuesta geotáctica negativa. Además la respuesta en *D. melanogaster* es comparativamente mayor que en *D. funebris* en las dos temperaturas observadas.

DISCUSION

La conducta gregaria que exhiben diferentes especies de *Drosophila*, se expresa en diversas formas Vgr. la elección del sitio de oviposición, por formación de grupos en la actividad dispersiva o en la distribución espacial que muestran los adultos. En experimentos previos se ha evidenciado que cuando coexisten las especies, *D. funebris* y *D. melanogaster* tienden a ovipositar en áreas separadas, manteniendo cada una de ellas una tasa de agregación distinta y constante para un tamaño poblacional determinado. (Palomino y del Solar, 1971). Estos resultados sugieren que la agregación sería un rasgo conductual especie-específico (Klopfer, 1969).

El análisis de los resultados que se presentan en los cuadros 1 al 5 muestran diferentes procedimientos estadísticos, destinados a evidenciar la distribución gregaria de cada especie. Las tasas de agregación y los cambios de conducta que experimentan por encontrarse juntas.

Con esta información previa se ha intentado mostrar que en la distribución espacial de los animales también es posible inferir el carácter especie-específico de esta conducta. Considerando que cada especie mantiene una tasa de agregación característica se puede mostrar que la frecuencia de las áreas con sólo *D. melanogaster* y *D. funebris* y aquellas con las dos especies juntas, no es al azar. Las diferencias que se encuentran entre las frecuencias teóricas obtenidas por expansión binomial y las observadas en el total de las áreas, revelan ser altamente significativas por la prueba de ji cuadrado, indicando que efectivamente cada especie tiende a formar grupos separados.

El tamaño efectivo de los grupos, varía ampliamente desde 2 a 9 individuos por área, con promedios que varían entre 3.0 a 4.0 individuos por área, dependiendo de la especie y la temperatura.

La actividad sexual registrada en los grupos mixtos también varían de acuerdo a la especie y temperatura en *D. melanogaster* a 10° C, se observaron sólo 3 parejas en cópula (1.2%). En cambio en *D. funebris* no se encontró ninguna. A 20° C, se registraron 65 parejas en *D. melanogaster* (27%) y 15 parejas en *D. funebris* (6.3%). Es interesante señalar que las parejas en cópula no tienen una incidencia mayor en el tamaño de los grupos, ya que habitualmente se observan separadas de los otros individuos. Lo cual sugiere que una de las funciones del grupo es facilitar el encuentro; pero las actividades de cortejo y cópula son interferidos por la presencia de los otros miembros del grupo. (del Solar, 1964).

Las dos observaciones anteriores referidas al tamaño de los grupos y la actividad sexual, dejan como explicación aparente que la función de la conducta gregaria en los adultos sería facilitar el encuentro entre los individuos de sexo separado y los mecanismos de selección sexual que allí se apliquen (Pianka, 1974).

BIBLIOGRAFIA

- Del Solar, E., 1964. Effects of crowding on sexual activity in *D. melanogaster*. D.I.S. 39: 114-115.
- Del Solar, E. y J. Navarro, 1975. Distribución espacial de *D. funebris*. Bol. Biol. Concepción. 49: 239-245.
- Navarro, J. y E. del Solar, 1975. Pattern of spatial distribution in *D. melanogaster*. Behavior Genetics. 5: 9-16.
- Palomino, H. y E. Del Solar, 1971. Elección del sitio de oviposición en *Drosophila*. Coexistencia de *D. melanogaster* y *D. funebris*. Gen. Ibérica. 23: 25-33.
- Klopfer, Peter, H., 1962. Behavioral Aspects of Ecology. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. N. Jersey, USA.
- Pianka, Eric R., 1974. Evolutionary Ecology. Harper and Row Publishers. New York, USA.