

DESARROLLO Y GENETICA DE PATRONES DE MOVIMIENTO EN LARVAS DEL GENERO *DROSOPHILA*

RAUL GODOY-HERRERA¹

RESUMEN

Este trabajo revisa patrones de dispersión de larvas de especies del género *Drosophila*. La forma como las larvas de *D. melanogaster*, de *D. simulans*, de *D. pavani*, de *D. gaucha* y de *D. hydei*, se trasladan de un lugar a otro son relativas a: i) los ambientes físicos donde ellas realizan sus actividades, ii) la edad o etapa del desarrollo que se estudie y iii) el genotipo de estos preadultos. Durante el desarrollo larval de *Drosophila* se producen cambios en la arquitectura del genotipo que controla conductas larvales. Estos cambios son responsables de alteraciones de los patrones de movimientos de esos preadultos. Se argumenta que cambios conductuales ligados al desarrollo larval, representan respuestas adaptativas de estos preadultos a los ambientes cambiantes y efímeros en que ellos viven.

ABSTRACT

Larval dispersal patterns of some *Drosophila* species are examined in this paper. The way in that larvae of *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. pavani*, *D. gaucha* and *D. hydei* move from one place to other depends on: i) physical characteristics of their breeding sites, ii) larval age and iii) larval genotype. As larval development proceeds some changes in the genetic architecture of the genotype controlling a variety of larval behaviors occur. Most of these changes are responsables of modifications in the larval movement patterns. It is argued that those larval behavioral changes of *Drosophila* are adaptive responses. They contribute to adjust the larvae to changing and ephemeral environments of their breeding sites.

INTRODUCCION

Muchas variables influyen en la conducta larval de *Drosophila*. Comparadas con los adultos, las larvas de *Drosophila* están restringidas severamente en sus movimientos por el tipo de sustratos en el cual se desarrollan (Godoy-Herrera *et al.*, 1989). Estos sustratos son de tamaño relativamente pequeño, constituidos por partes de vegetales y de frutos en descomposición (Brcic, 1987). Estos ambientes, esencialmente transitorios y efímeros, exhiben condiciones microecológicas que cambian

continuamente en el tiempo (Carson, 1971). Estas características de los sitios de crianza de muchas especies de *Drosophila* pueden limitar seriamente la eficiencia de las larvas para detectar y aprovechar recursos tales como alimento y espacio. Sin embargo, las larvas de éste género tienen patrones de conducta que les ayudan a sobreponerse a estas condiciones ambientales. Es así como ellas utilizan información del ambiente (por ejemplo diferencias de humedad, consistencia y textura de sustratos) para modificar adaptativamente su conducta (Godoy-Herrera *et al.*, 1989).

Una de las conductas más bizarras de las larvas de *Drosophila melanogaster* es excavar (Godoy-Herrera, 1977). La excavación del medio por las larvas de *Drosophila* es un mecanismo para dispersar y utilizar el alimento y el espacio. La conducta excavatoria es de im-

¹Depto. Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina Norte, Universidad de Chile, Casilla 70061, Santiago (7) - Chile.

(Recibido: 5 de mayo de 1994. Aceptado: 13 de julio de 1994)

portancia cuando el número de individuos por volumen es alto. Es así como en condiciones de alta densidad, las larvas de *D. melanogaster* responden excavando más profundamente en el alimento (Godoy-Herrera, 1977). Al final del período larval, estos preadultos buscan un lugar para pupar. En un sustrato seco (arena), las larvas excavan y penetran en él y como resultado la mayor parte de las pupas están enterradas en la arena. En un ambiente menos restrictivo (arena húmeda), la mayor parte de las larvas no excavan y una cantidad substancial de pupas de *D. melanogaster* se detectan en la superficie del sustrato (Godoy-Herrera *et al.*, 1989).

El propósito de la presente contribución es revisar la conducta de las larvas de *Drosophila*. En particular, se revisará la genética de conductas larvales de *Drosophila*. Los efectos de la edad larval sobre la conducta de estos preadultos son de particular interés, porque los cambios conductuales que causa el desarrollo larval están sintonizados con la ecología de éstos preadultos.

EXCAVACION Y DISPERSION DE LARVAS DE *DROSOPHILA*

Muy poco se conoce sobre patrones de dispersión larval en *Drosophila*. Es escasa la información sobre la contribución del genotipo a estas conductas; la mayor parte de los estudios de centran en la especie *D. melanogaster* (véase a Levine *et al.*, 1987). Debido a la naturaleza transitoria y cambiante de los sitios de crianza de muchas especies de *Drosophila*, las larvas están obligadas a ajustarse continuamente a nuevas condiciones ecológicas. Muy poco se comprende este proceso. Se debería esperar que las conductas responsables de la dispersión larval de *Drosophila* mostraran flexibilidad. En otras palabras, larvas de diferentes edades de *Drosophila* deberían estar dotadas de formas de conducta que las capacitaran para buscar y encontrar el ambiente en el cual se encuentren mejor ajustadas.

La excavación de sustratos es común para varias especies de *Drosophila*; Mc Coy (1962) ha informado que con excepción de *D. busckii*, larvas de *D. melanogaster*, *D. hydei*, *D.*

tripunctata y *D. quinaria*, excavan en frutos de tomates caídos en el suelo. Carton y Sokolowski (1992) encontraron que, en la naturaleza, un parásito himenóptero contribuye a mantener las frecuencias de larvas "vagabundas" y de larvas "quietas" de *D. melanogaster*.

Estos son dos psicomorfos larvales que difieren en actividad locomotora. Carton y David (1985) encontraron que larvas "quietas" permanecen en las capas superficiales de los sustratos donde se crían y son infectadas por parásitos himenopteros en mayor proporción que las larvas "vagabundas" que se introducen en el sustrato.

Así, la conducta excavatoria de *Drosophila* parece que está sometida permanentemente a presiones selectivas. Los factores ambientales que se cree actúan como agentes selectivos son: i) número de larvas de la misma y de otras especies de *Drosophila* (Godoy-Herrera, 1977; Levine *et al.*, 1987), ii) presencia de parásitos (Carton y David, 1985; Carton y Sokolowski, 1992) y iii) características físicas de los sustratos donde se crían esos preadultos (Godoy-Herrera *et al.*, 1989). Más investigaciones deberían identificar otros factores ambientales que influyen en la excavación larval.

GENETICA Y DESARROLLO DE LA CONDUCTA EXCAVATORIA.

Godoy-Herrera (1977) estudió el desarrollo de la excavación de sustratos por larvas de varias cepas de *D. melanogaster*. Este autor llenó tubos de vidrio de 2,5 x 10 cm con 4 ml de medio de Burdick (1954) mezclados con carbón vegetal pulverizado finamente (2 gm/100 ml de medio). Después de enfriado, éste medio se cubrió con 2 ml del mismo medio sin carbón. El espesor del medio sin carbón fue de 4 mm. Algunas larvas de *D. melanogaster* excavaban como se reveló por el hecho que su tracto digestivo contenía carbón (larvas excavadoras). Otras larvas permanecía sin teñirse presumiblemente porque no excavaron y consumieron alimento sin carbón de la superficie del medio de cultivo (larvas no excavadoras).

Godoy-Herrera (1986) encontró que la excavación del medio de cultivo aumenta con la

edad larval. Cruzamientos entre 4 cepas de *D. melanogaster* en todas las combinaciones posibles (cruces dialélicos), revelaron dominancia y heterosis para excavar. Un análisis biométrico realizado a las 72 y a las 108 horas de desarrollo larval, confirmó la dominancia para excavar y la presencia de genes aditivos. La dominancia para excavar y dispersar aumenta con la edad larval (Godoy-Herrera *et al.*, 1993). Estos hallazgos están en línea con los informados por Sewell *et al.* (1975) relativos a la conducta de la alimentación de larvas de *D. melanogaster*. Ellos encontraron que, en ésta especie, la tasa de alimentación es dependiente de la edad larval. La tasa máxima de ingesta de alimento ocurre al comienzo del tercer estado del desarrollo larval (72 horas de edad). Se esperaría que la excavación estuviera en paralelo con la tasa de alimentación ya que la excavación es un mecanismo para acceder a alimento todavía no consumido. Los datos aportados por Godoy-Herrera (1986) se ajustan a esta predicción.

Las larvas de las especies gemelas latinoamericanas *D. pavani* y *D. gaucha* también aumentan la excavación con el desarrollo (Godoy-Herrera, 1986). Después de las 132 horas de edad, las larvas de *D. pavani* penetran más de 4 mm en el sustrato (espesor del medio sin carbón), es decir el 100% de las larvas muestran carbón en su tracto digestivo. En contraste, después de las 132 horas de desarrollo larval, un 85% de las larvas de *D. pavani* muestran carbón en su estómago y un 15% de las larvas permanecen en la zona superior del sustrato hasta el final del período larval.

DESARROLLO DE OTRAS CONDUCTAS LARVALES

La conducta excavatoria de las larvas de *D. melanogaster* está compuesta por varios elementos: i) locomoción, ii) giros, iii) respuestas a la gravedad, iv) respuestas a la luz y v) respuestas a congéneres y/o a larvas de otras especies (revisión en Godoy-Herrera *et al.*, 1984, 1992, 1993 y Godoy-Herrera, 1993). Para otras especies de *Drosophila* los componentes de la excavación larval se conocen pobremente (Troncoso *et al.*, 1987).

La genética y el desarrollo de patrones larvales de movimiento de *D. melanogaster* y de su especie gemela *D. simulans*, los estudiaron Troncoso *et al.* (1987). Ellos encontraron que la locomoción larval aumenta con la edad, pero la tasa de cambios de dirección no se modifica sustancialmente entre las 24 y las 96 horas de edad larval. Como consecuencia, el patrón de movimiento de *Drosophila* tiende a ser más recto a medida que transcurre el desarrollo larval. Esta interacción entre los patrones de desarrollo de la locomoción y de giros probablemente contribuye a que las larvas construyan túneles rectos. Troncoso *et al.* (1987) también informan que la tasa de giros que realizan las larvas de *D. melanogaster* parece depender de un par de genes mayores que actúan aditivamente.

En un medio nutritivo, las larvas de *D. simulans* disminuyen la locomoción y realizan más giros que las de *D. melanogaster* (Troncoso *et al.*, 1987). Baker (1971) informa que las larvas de *D. simulans* prefieren para alimentarse las capas superiores del medio de cultivo, pero las larvas de *D. melanogaster* las encontró en el interior del sustrato. Hay una estrecha relación entre la tasa de excavación y el desarrollo de las conductas de locomoción y de giros y la forma con éstas dos conductas interactúan entre sí durante el período larval.

La sensibilidad para responder a la luz de las larvas de *D. melanogaster* también se modifica durante el desarrollo. Godoy-Herrera *et al.*, (1993) encontraron que los cambios en fotorespuesta a la luz blanca están ligados al desarrollo de éstas larvas y a cambios en la arquitectura del genotipo que controla ésta conducta. Entre las 24 y las 48 horas de edad las larvas prefieren para alimentarse ambientes oscuros, pero las larvas de 72 y más horas de desarrollo prefieren ambiente más iluminados. Un análisis biométrico demostró que la fotorespuesta de las larvas jóvenes depende de un genotipo constituido por genes aditivos, dominantes y epistáticos, pero la fotorespuesta de las larvas de 72 y más horas de edad, depende de genes epistáticos. Así, las diferencias fotoconductuales entre larvas jóvenes y maduras de *D. melanogaster*, parecen ser producto de cambios epigenéticos en los patrones de expresión génica.

CONCLUSIONES

La excavación la utilizan las larvas de *Drosophila* para dos funciones: i) mientras se alimentan y ii) durante la pupación. El genotipo que controla ésta conducta de las larvas de *D. melanogaster*, se caracteriza por aditividad y dominancia. Una complicación es que ésta arquitectura puede modificarse según avanza el desarrollo larval. La dominancia es típica de los caracteres importantes para la adecuación biológica. La dominancia asegura que un número máximo de genotipos expresen los fenotipos favorecidos por la selección. Una de las principales características de las conductas larvales de *Drosophila* es cambiar con el desarrollo. Muchos de éstos cambios reflejan cambios epigenéticos en los patrones de expresión génica. Ellos parecen representar adaptaciones a los ambientes a los cuales debe ajustarse la larva en diferentes períodos de su vida.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por los subsidios de FONDECYT 1275-91 y D.T.I. Universidad de Chile B-2309-9155.

Este trabajo está dedicado a Rosita Herrera Sepulveda y Raúl Godoy Osses.

LITERATURA CITADA

- BAKER, J.S.F. 1971. Ecological differences and competitive interaction between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Oecologia*, 8: 139-156.
- BRNCIC, D. 1987. Coexistencia de diferentes especies de *Drosophila* en frutas fermentadas naturalmente. *Medio Ambiente*, 8:3-9.
- BURDICK, A.B. 1954. New medium of reproductive quality stable at room temperature. *Drosoph. Inf. Serv.*, 28: 170.
- CARSON, H.L. 1971. The ecology of *Drosophila* breeding sites. Harold L. Lyon Arboretum Lecture N° 2, Univ. Hawaii, Honolulu.
- CARTON, Y. & J.R. DAVID. 1975. Relation between variability of digging behavior of *Drosophila* larvae and their susceptibility to a parasitic wasp. *Behav. Genet.*, 15:143-154.
- CARTON, Y. & M.B. SOKOLOWSKI. 1992. Interactions between searching strategies of *Drosophila* larvae. *Heredity*, 56:33-41.
- GODOY-HERRERA, R. 1977. Inter-and intrapopulation variation in digging in *Drosophila melanogaster* larvae. *Behav. Genet.*, 7:433-439.
- GODOY-HERRERA, R. 1986. The development and genetics of digging behavior in *Drosophila* larvae. *Heredity*, 56: 33-41.
- GODOY-HERRERA, R. 1993. A biometrical analysis of larval digging behavior in *Drosophila melanogaster*. *Behav. Genet.* (enviado a publicación).
- GODOY-HERRERA, R.; B. BURNET; K.J. CONNOLLY & J. COGART. 1984. The development of locomotor activity in *Drosophila melanogaster* larvae. *Heredity*, 52: 63-75.
- GODOY-HERRERA, R.; L. CIFUENTES; M.F. DIAS DE ARCAYA; M. FERNANDEZ; M. FUENTES; I. REYES; & C. VALDERRAMA. 1989. The behavior of *Drosophila melanogaster* larvae during pupation. *Anim. Behav.*, 37:820-829.
- GODOY-HERRERA, R.; M. ALARCON; H. CACERES; L. LOYOLA; I. NAVARRETE J.L. VEGA, 1992. The development of the photoresponse in *Drosophila melanogaster* larvae. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 65:91-101.
- GODOY-HERRERA, R.I; J. FIGUEROA & R. SANTANDER, 1993. A developmental and biometrical analysis of larval photoresponse of *Drosophila*. *Anim. Behav.* (en prensa).
- LEVINE, L., M. YATZ & R.F. ROCKWELL. 1987. Selection for larval vagility in *Drosophila melanogaster*. *Behavior*, 101:236242.
- Mc COY, C.E.. 1962. Population ecology of the common species of *Drosophila* in Indiana. *J. Econ. Ent.*, 55:978-985.
- SEWELL, D.; B. BURNET & K.J. CONNOLLY. 1975. Genetic analysis of larval feeding behavior in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.*, 24:163-173.