

ARQUITECTURA GENETICA Y ADECUACION BIOLÓGICA DE LA OVIPOSICION AGREGADA EN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

GLADYS RUIZ-DUBREUIL¹

RESUMEN

Las hembras de *Drosophila* exhiben oviposición agregada. Para determinar si esta conducta está bajo control genético, se realizaron diferentes análisis, los cuales indicaron: que la oviposición agregada es una propiedad del genotipo; que posee una base poligénica aditiva, en que la mayoría de los genes que la determinan se encuentran en los cromosomas II y III; que hay genes con efectos de dominancia para alta intensidad de agregación y que existe además un significativo efecto materno. En relación al valor adaptativo de esta conducta, se pudo concluir que las hembras más gregarias poseerían un mayor valor adaptativo, puesto que poseen una mayor longevidad y fertilidad que las menos agregadas, incrementando así la probabilidad de transmitir esta característica a sus descendientes.

ABSTRACT

Drosophila females exhibit gregarious oviposition. Different analyses were designed to probe whether this behaviour is genetically determined. The results indicated: that aggregated oviposition is a property of the genotype; that this behaviour has an additive polygenic basis; that these genes are distributed over chromosomes II and III; that there are genes with dominant effects for high aggregation; and that a maternal effect is also present.

In relation to the components fitness correlated to oviposition, the *Drosophila*, showing more gregarious behaviour would have a superior fitness value fitness, as they present more longevity and fertility, thus increasing the probability of transmit this characteristic to the progeny.

INTRODUCCION

La agregación intraespecífica de huevos, larvas y adultos está suficientemente documentada en muchas especies de insectos que usan un recurso parche y efímero. Tales agregaciones se han considerado importantes por el rol que juegan en la biología de las especies, conduciendo a un aumento de la probabilidad de sobrevivencia del grupo y de cada uno de los que lo forman. Entre ellos se puede citar, la mejor explotación del recurso espacio y alimento, la

capacidad tampón frente a compuestos tóxicos, la protección frente a climas desfavorables o a depredadores, la facilitación social y la estimulación de apareamientos (Dowood y Strickberger 1969; Linsley y Gazuer 1972; Wratten 1974; Treisman 1975; Budnik y Brncic 1975; Gillet *et al.* 1979; Deneuborg *et al.*, 1990, Ives 1991 y Jaenike *et al.*, 1992).

Experimentos en laboratorio (del Solar y Palomino 1966, Atkinson 1983, Chess y Ringo 1985) y en terreno (Brncic y Valente 1978, Brncic 1988), han puesto en evidencia que la mayoría de las hembras del género *Drosophila* tienden a ovipositar en forma agregada. Estas hembras, colocan un huevo a la vez (Kambysellis *et al.* 1980) y prefieren hacerlo en áreas donde otras hembras han ovipositado previamente, formando así grupos de huevos con diferentes densidades.

¹Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia - Chile.

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

Existen numerosos estudios que han analizado los diferentes factores ambientales que afectan la expresión de este rasgo. Entre estos factores se mencionan las condiciones del sustrato (Takamura 1984, Ruiz *et al.* 1993), humedad (Sameoto y Muller 1966), densidad de hembras (Barker 1973), temperatura (Fogelman 1979), iluminación y fotoperíodo (Gruwez *et al.* 1972, Seiger y Khamus 1987) y sustancias químicas tales como etanol y metanol (Gelfand y MacDonald 1980).

Dada la importancia que tiene la oviposición agregada, en la viabilidad de la progenie (Carson 1971, Stamp 1980), al aumentar la probabilidad de sobrevivencia de sus descendientes y el hecho de que ésta se observe también en experimentos de laboratorio, donde las condiciones ambientales permanecen constantes y homogéneas, nos interesó conocer su base hereditaria y su implicancia en algunos componentes de la adecuación biológica; objetivo de esta contribución.

ANÁLISIS GENÉTICO

Teniendo presente que la selección permite el análisis genético conductual de un rasgo que presenta gran variabilidad fenotípica, el primer paso de este estudio fue realizar un experimento de selección divergente para alta y baja intensidad de agregación en la oviposición de *D. melanogaster*.

La respuesta fue bidireccional, asimétrica e irregularmente variable. Además la línea de alta intensidad de agregación tuvo una respuesta más rápida y fluctuante que la línea opuesta. En consecuencia, dado que fue posible cambiar la distribución de la expresión fenotípica a través de cruzamientos selectivos entre individuos que mostraban un mismo fenotipo, se pudo concluir que la oviposición agregada en *D. melanogaster* tiene una base hereditaria (Ruiz 1982, Ruiz y del Solar 1986).

El disponer de poblaciones con expresión fenotípica deseada, permite por otra parte realizar la hibridación de las líneas seleccionadas. Estos experimentos, se realizaron en dos generaciones diferentes (92 y 99) y permitieron inferir la intervención de varios loci en la gran variabilidad fenotípica existente entre los indi-

viduos altamente gregarios y no gregarios; además de revelar un efecto de dominancia para alta agregación de huevos (Ruiz y del Solar 1991).

Finalmente, los cruzamientos dialélicos, que consiste en cruzar una muestra fija de líneas endogámicas en todas las combinaciones posibles, permitió al cabo de sólo una generación subdividir la varianza genética del carácter en estudio. Además de inferir el tipo de selección natural que ha estado actuando sobre él (Broadhurst y Jinks 1986).

Las cepas seleccionadas para este análisis fueron: ojos Bar, alas taxi, alas dumpy y cuerpo negro, cuyas tasas de agregación evaluadas anteriormente (Ruiz 1992), resultaron ser estadísticamente diferentes.

El análisis de la matriz de las 16 F1 producidas al cruzar las cuatro cepas en todas sus combinaciones posibles, según metodología de Hayman (1954) y Crusio *et al.* (1984); permitieron confirmar la presencia y preponderancia de una varianza genética aditiva, como también de dominancia. Además se detectó un significativo efecto materno, posiblemente debido a elementos citoplasmáticos (Ruiz y del Solar 1993).

Caracteres estrechamente asociados con la adecuación biológica, generalmente muestran una significativa dominancia direccional (Bruehl 1964). Este hecho, sumado a la amplia variedad de factores abióticos que influyen en la selección para oviposición, es consistente con el punto de vista que la intensidad de agregación de huevos es una conducta de importancia ecológica para las hembras.

Los recursos explotados por *Drosophila* están divididos en parches pequeños, discretos y efímeros, tales como frutas, flores, hojas y hongos. Frecuentemente, en estos sitios coexisten un gran número de especies, cada una con una clara tendencia para ovipositar en forma agregada (Shorrocks 1977, Brncic 1987, Rosewell *et al.* 1990). Estas agregaciones pueden ayudar a las larvas en la explotación de los recursos o protección a los efectos tóxicos de infección y desecación de huevos únicos. En ciertas especies del grupo *Sophophora* y *Mesophragmatica*, existe una correlación positiva entre densidad de huevos y viabilidad huevo-adulto. Esta asociación

puede deberse a que cada larva elimina desechos y secreciones salivales en el sustrato, ayudando a la movilización del alimento (Budnik *et al.* 1971, Budnik y Brncic 1975).

Por otra parte, donde exista restricción de recursos, los fenotipos más gregarios gastarían menos energía en la búsqueda de sitios adecuados para la oviposición. Todas estas serían las posibles razones por la cual la selección natural ha llevado a que la conducta gregaria para la oviposición de *Drosophila* se deba a factores dominantes.

Recientemente, Ruiz y Kohler (1993) mediante marcadores cromosómicos, llegaron a determinar que los genes que influyen en esta conducta están distribuidos en los dos cromosomas autosómicos mayores de *Drosophila melanogaster*, cromosomas II y III.

Por otra parte, es importante mencionar que los diferentes niveles de oviposición agregada están asociados a diferencias entre el ordenamiento espacial que exhiben las hembras. Registros de la distribución de adultos hembras y machos cada una hora, durante un período de 12 horas, mostraron que las hembras de la línea de alta agregación para la oviposición tenían una distribución contagiosa. Por su parte, las hembras de la línea de baja tienden en la mayor parte del tiempo a distribuirse al azar, con evidencias ocasionales de agregación. En cambio los machos de ambas líneas se dispersan más bien al azar (Ruiz *et al.* 1993). Estos resultados estarían apoyando lo observado por Hofman (1987), quien detectó que las interacciones sociales de los machos de *D. melanogaster* involucran conductas de agresión y territorialismo, conduciendo a una sobredispersión de ellos.

ADECUACION BIOLOGICA

Si la oviposición agregada es lo más adecuado para *D. melanogaster*, cabe preguntarse, ¿qué pasa con los otros componentes de la adecuación biológica de las hembras que ovipositan muy agregadamente versus las que lo hacen más bien al azar?

Estudios del período de latencia, duración de la cópula, fecundidad y longevidad, muestran que las hembras más gregarias son más longevas (48 días en promedio vs. 40 días), y

a pesar de que su fecundidad (número de huevos ovipositados en toda su vida) es en promedio menor (66 huevos por hembra vs. 81), el porcentaje de organismos que llegan al estado adulto es significativamente superior: 96% vs 71% (Cárdenas *et al.* 1991).

Por otra parte, un análisis detallado de la velocidad de desarrollo, registrada cada 12 horas (Ruiz *et al.* 1992), mostró que los preadultos derivados de huevos muy agregados, tenían una velocidad de desarrollo promedio inferior que los de fenotipo opuesto (13 días vs. 12 días).

Estas correlaciones que se observan dentro de un mismo grupo de individuos de igual fenotipo, es posible que se deban a efectos pleiotrópicos de los genes que determinan alta o baja intensidad de agregación y/o simplemente efectos correlacionados a la selección. Pero independiente de su origen es evidente que las hembras que ovipositan más agregadamente, presentarían un valor adaptativo superior, puesto que su mayor longevidad y fertilidad le incrementa la probabilidad de transmitir sus características a sus descendientes.

Finalmente, conviene recordar que para que haya una respuesta evolutiva frente a la selección natural, debe existir variabilidad fenotípica dentro de la población, esta variación debe tener un componente genético y además debe haber una selección diferencial de acuerdo al fenotipo, todo lo cual ha quedado suficientemente demostrado en el presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por los proyectos FONDECYT 1930394 y RS 92-43 de la D.I.D. de la Universidad Austral de Chile.

REFERENCIAS

- ATKINSON, W.D. 1983. Gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster* is explained by surface texture. *Aust. J. Zool.*, 31:925-929.
- BARKER, J.S.F. 1973. Adult population density, fecundity and productivity in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Oecología*, 11:82-92.
- BRNCIC, D. 1987. Coexistencia de diferentes especies de *Drosophila* en frutos fermentados naturalmente. *Medio Ambiente*, 8(2):3-9.

- BRNCIC, D. y V. VALENTE. 1978. Dinamica das comunidades de *Drosophila* que se estabelecem en frutos silvestres no Rio Grande do Sul. *Ciencia y Tecnología* (Brasil), 30:1104-1111.
- BROADHURST, P.L. & J. JINKS. 1986. What genetical architecture can tell us about the natural selection of behavioral traits. En Van Abeelen, K.H.F. (ed) *The Genetics of Behaviour*, North-Holland Publ. Co. Amsterdam.
- BRUELL, J.H. 1964. Inheritance of behavioral and physiological characters of mice and the problem of heterosis. *Anim. Zool.* 4:125-138.
- BUDNIK, M. & D. BRNCIC. 1975. Effects of larval biotic residues on viability in four species of *Drosophila*. *Evolution* 29:777-780.
- BUDNIK, M.I.; D. BRNCIC & S. KOREF-SANTIBANEZ. 1971. The effect of crowding on chromosomal polymorphisms of *Drosophila pavani*. *Evolution*, 25:410-419.
- CARDENAS, H.; G. RUIZ & H. HOENIGSBERG. 1991. Indirect selection of adult fitness components in *Drosophila melanogaster*. *Evol. Biol.*, 5:133-159.
- CARSON, H.L. 1971. The ecology of *Drosophila* breeding sites. University of Hawaii. H.L. Lyon. Arboretum Lecture. Number Two, Hawaii.
- CRUSIO, W.; J.M. KERBUSH & H.F. van ABEELLEN. 1984. The replicated diallel cross. A generalised method of analysis. *Beh. Genet.* 14:81-104.
- CHESS, K. & J. RINGO. 1985. Oviposition site selection by *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Evolution*, 39: 869-877.
- DOWOOD, M & M. STRICKBERGER. 1969. The effects of larval interaction on viability in *Drosophila melanogaster*. III. Effects of biotic residues. *Genetics*, 63:213-220.
- DEL SOLAR, E. & H. PALOMINO. 1966. Choice of oviposition in *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.*, 100:127-133.
- DENEUBOURG, J., J. GREGOIRE & E. LE FORT. 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera:Scolytidae). *J. Insect. Beh.*, 3:169-182.
- FOGELMAN, J.C. 1979. Oviposition site preference for substrate temperature in *Drosophila melanogaster*. *Beh. Genet.*, 9:407-412.
- GELFAND, L. & J. McDONALD. 1980. Relationships between ADH activity and behavioral response to environmental alcohol in *Drosophila*. *Behav. Genet.*, 19:237-244.
- GILLET, S.; P. HOGARTH & J. NOBLE. 1979. The response of predators to varying densities of gregarious locust nymphs. *Anim. Beh.*, 27:592-596.
- GRUWEZ, G.; G. HOSTE; C. LINTS & F. LINTS. 1972. Oviposition rhythm in *Drosophila melanogaster* and its alteration by changes in the photoperiodicity. *Experientia*, 27:1414-1416.
- HAYMAN, B. 1954. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10:407-412.
- HOFMAN, A. 1987. A laboratory study of male territoriality in the sibling species *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Anim. Behav.*, 35:870-818.
- IVES, A. 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecol. Mon.*, 61:75-94.
- JAENIKE, J.; R. BARTELT; A. HUBERTY; S. THIBAUT & J. LIBLER. 1992. Aggregations in mycophagous *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): Candidate pheromones and field responses. *Ann. Entomol. Soc. Am* 85(6): 969-704.
- KAMBYSSELLIS, M.; T. STARMER; G. STARMER & W. HEED. 1980. Studies on oogenesis in natural population of *Drosophila* II. Significance of microclimatic changes on oogenesis of *D. mimica*. *Am. Nat.*, 115:67-911.
- LINSLEY, E. & M. GAZUER. 1972. Diurnal and seasonal behaviour patterns among adults of *Protoparva gloriosa* (Hymenoptera, Oxalidae) *Am. Mus. Novitates*, 2509:1-25.
- ROSEWEELE, J.; B. SHORROCKS & K. EDWARDS. 1990. Competition on a divided and ephemeral resource: Testing the assumptions. I. aggregation. *J. Anim. Ecol.*, 59:977-1001.
- RUIZ, G. 1982. Selección divergente para área de oviposición en *Drosophila melanogaster*, Meigen. Tesis Magister en Ciencias, Universidad Austral de Chile.
- RUIZ, G. 1992. Aggregation rates in laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. *Dros. Inf. Serv*; 70:142-143.
- RUIZ, G. & E. DEL SOLAR. 1986. Effect of selection on oviposition site preference in *Drosophila melanogaster*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 39:155-160.
- RUIZ, G. & E. DEL SOLAR. 1991. Genetic influences on gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster*. *Evol. Biol.*, 5:161-171.
- RUIZ, G. & E. DEL SOLAR. 1993. A diallel analysis of gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, 70:281-284.
- RUIZ, G. & N. KOHLER. 1994. Chromosomal analyses of gregarious oviposition by *Drosophila melanogaster*. *Beh. Genet.*, 24(2):(en prensa).
- RUIZ, G., H. CARDENAS & H. HOENIGSBERG. 1992. Genetic correlation under selection for high and low egg aggregation in components of fitness with multiple pleiotropy in *Drosophila melanogaster*. *Evol. Biol.*, 6:135-174.
- RUIZ, G.; BURNET & K. CONNOLLY. 1993. Behavioral correlates of selection for oviposition by *Drosophila melanogaster* females in a patchy environment. *Hereditas* (en prensa).
- SAMEOTO, D. & R. MULLER. 1966. Factors controlling the productivity in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Ecology*, 47:695-704.
- SEIGER, W., H. KHAMUS. 1987. A multifactorial behavioral study of coexisting *Drosophilid* species in nature. *Evolution* 41:209-217.
- SHORROCKS, B. 1977. An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* (Berlin), 26:335-345.
- STAMP, N. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their egg rather than deposit them singly? *Am. Nat.*, 115:367-380.
- TAKAMURA, T. 1984. Behavior genetic of choice of oviposition site in *Drosophila melanogaster*. IV. Differentiation of oviposition force in *melanogaster* species subgroup. *Jap. J. Genet.*, 59:71-81.

TREISMAN, M. 1975. Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion. *Anim. Beh.*, 23:779-800.

WRATTEN, S.D. 1974. Aggregation in the birch aphid *Euceraphis punctipennis* (Zett.) in relation to food quality. *J. Anim. Ecol.*, 43:779-800.