

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS Y FARMACEUTICAS

ESTUDIOS GENETICO-ETOLOGICOS Y EVOLUTIVOS DE LA CONDUCTA
EXCAVATORIA DE *DROSOPHILA* (DIPTERA, *DROSOPHILIDAE*).

RAUL GODOY HERRERA

- 1 9 8 1 -

UCH-FC
DOC-B
6589

ESTUDIOS GENETICO-ETOLOGICOS Y
EVOLUTIVOS DE LA CONDUCTA
EXCAVATORIA DE *DROSOPHILA*
(DIPTERA, *DROSOPHILIDAE*)

Tesis
entregada a la
Facultad de Ciencias Básicas y Farmaceuticas
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Doctor en Ciencias con Mención en Biología

por

RAUL GODOY HERRERA

Director de Tesis: Dr. Danko Brncic Juricic
Facultad de Medicina
Universidad de Chile

1981

GENETIC-ETHOLOGICAL AND EVOLUTIONARY STUDIES ON
DIGGING BEHAVIOUR OF *DROSOPHILA*
(DIPTERA, DROSOPHILIDAE)

AN ABSTRACT

of a dissertation submitted to the Faculty of Basic Sciences
and Farmaceutics of the University of Chile in partial ful-
fillment of the requirements for the degree of Doctor en Cien-
cias con Mención en Biología

by

RAUL GODOY HERRERA

Dissertation supervisor : Dr. Danko Brncic Juricic

1 9 8 1

FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS Y FARMACEUTICAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO

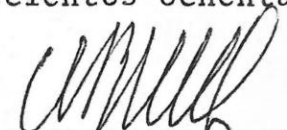
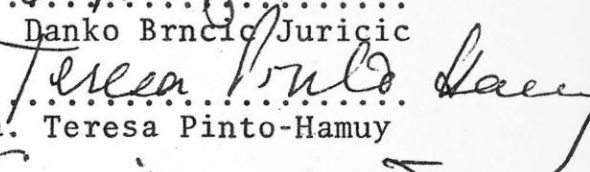
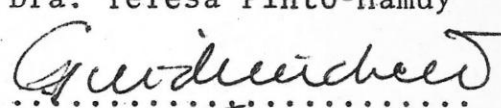
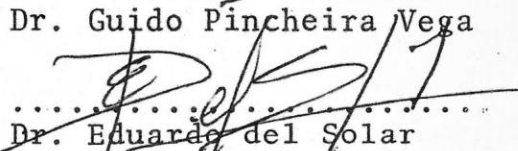
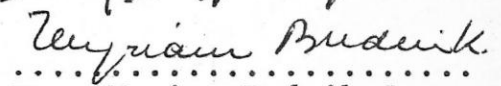
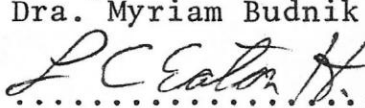
Se informa a la Comisión de Doctorado de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

RAUL GODOY HERRERA

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de Tesis para el Grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología en el Examen de Defensa de Tesis rendido el Martes cinco de Enero de mil novecientos ochenta y dos (5 -I- 1982).

Director de Tesis

Comisión Informante de Tesis


.....
Dr. Danko Brncic Juricic

.....
Dra. Teresa Pinto-Hamuy

.....
Dr. Guido Pincheira Vega

.....
Dr. Eduardo del Solar

.....
Dra. Myriam Budnik S.

.....
Dr. Lafayette Eaton Henderson

A mis padres Raúl y Rosa

A mi esposa Alejandra

A mis hijos Raúl Alejandro y

Pablo Luis

AGRADECIMIENTOS

Agradezco los valiosos comentarios del Profesor Danko Brncic. Estoy en deuda con el Profesor Kevin J. Connolly y con el Dr. Barrie Burnet de los Departamentos de Psicología y de Genética de la Universidad de Sheffield, Inglaterra; me he beneficiado enormemente con los comentarios, críticas y conversaciones informales sostenidas con ambos.

Por la fuerza de las circunstancias, tuve que pasar largos meses separado de mi familia. Sin el sostenido apoyo moral de mi esposa Alejandra, esta Tesis probablemente no habría sido escrita.

Agradezco también a mis colegas del Departamento de Biología Celular y Genética de la Facultad de Medicina de esta Universidad y a mis colegas del Programa de Genética por su constante estímulo.

Finalmente, agradezco al Servicio de Desarrollo Científico, Artístico y de Cooperación Internacional de la Universidad de Chile y a la Oficina de Postgrado de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, por su apoyo financiero.

INDICE DE MATERIAS

	Pág.
A. PAGINAS PRELIMINARES	
Página de Título en Español	i
Página de Título en Inglés	ii
Informe de Aprobación	
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Indice de Materias	v
Lista de Tablas	xi
Lista de Figuras	xvii
Resumen en Español	xxii
Resumen en Inglés	xxvi
B. PAGINAS DE TEXTO	
INTRODUCCION	
1. Conducta y Ecología Larval de <i>Drosophila</i>	1
2. Objetivos del presente Estudio	9
3. Genética de las Conductas Larval y Adulta de <i>Drosophila</i>	12

INDICE DE MATERIAS (CONT.)

	Pág.
4. Excavación de sustratos por las Larvas de <i>Drosophila</i> .	16

MATERIALES Y METODOS

1. Material Biológico.	20
2. Recolección de Huevos.	21
3. Recolección de Machos y de Hembras Vírgenes.	23
4. Medio de Cultivo.	24
5. Tipos de tubos utilizados.	25
6. Experimentos con cuatro tipos de medio de cultivo: A, B, C y D.	26
7. Efecto del tiempo sobre la conducta excavatoria de las larvas de <i>Drosophila</i> .	29
8. Efectos de algunos factores ambientales sobre la conducta excavatoria.	
8.1. Condiciones de iluminación.	30
8.2. Orientación con respecto a la gravedad.	31
8.3. Densidad larval.	32

INDICE DE MATERIAS (CONT.)

	Pág.
9. Selección para excavar y para no excavar.	32
10. Cambios conductuales provocados por la selección para excavar y para no excavar.	
10.1. Actividad locomotora y fotoconducta larval.	34
10.2. Forma de reptación.	36
11. Otras diferencias entre las líneas seleccionadas y la población base.	37
12. Cruzamientos dialélicos.	38
13. Cruzamientos entre las cepas <i>vestigial</i> (no excavadora) y Oregon R-C (excavadora).	40

RESULTADOS

1. Experimentos con cuatro tipos de medio de cultivo: A, B, C y D.	42
2. Efecto del tiempo sobre las conductas excavatoria de las larvas de <i>Drosophila</i> .	42
3. Condiciones de iluminación.	48
4. Orientación con respecto a la gravedad.	48
5. Densidad larval.	52

INDICE DE MATERIAS (CONT.)

	Pág.
6. Selección para excavar y para no excavar.	
6.1. Selección para no excavar.	52
6.2. Selección para excavar.	59
7. Conducta de las larvas seleccionadas para excavar y para no excavar	
7.1. Actividad locomotora.	67
7.2. Orientación con respecto a la luz.	67
7.3. Forma de reptación.	72
8. Otras diferencias introducidas por la <u>selección</u> para excavar y para no excavar.	
8.1. Fertilidad y supervivencia larval.	77
8.2. Velocidad de desarrollo y fecundidad.	77
8.3. Selección del sitio de pupación.	83
8.4. Cortejo.	87
9. Cruzamientos dialélicos.	
9.1. Variaciones interpoblacionales.	92
9.2. Hibridaciones entre las cepas Oregon R-C, <i>taxi</i> , <i>yellow</i> y <i>vestigial</i> .	92
9.3. Análisis de varianzas y de <u>covarianzas</u> .	96
9.4. Componentes de la varianza fenotípica.	107

INDICE DE MATERIAS (CONT.)

	Pág.
10. Cruzamiento entre las cepas <i>vestigial</i> (no excavadora) y Oregon R-C (excavadora).	112
10.1 Genética de la frecuencia de <u>cam</u> bios de dirección	114
10.2 Genética de la fotoconducta larval	119

DISCUSION

1. Experimentos con cuatro tipos de medio de cultivo: A, B, C y D	122
2. Diferencias interespecíficas en <u>capaci</u> dad para excavar.	122
3. Condiciones de iluminación.	125
4. Orientación con respecto a la gravedad.	126
5. Densidad larval.	127
6. Selección para excavar y para no excavar.	128
6.1. Selección para no excavar.	129
6.2. Selección para excavar.	131
7. Conducta de las larvas seleccionadas para excavar y para no excavar.	133

INDICE DE MATERIAS (CONT.)

	Pág.
7.1. Actividad locomotora	133
7.2. Forma de reptación.	135
8. Otras diferencias introducidas por la <u>se</u> lección para excavar y para no excavar.	137
9. Cruzamientos dialélicos.	139
10.. Cruzamientos entre las cepas <i>vestigial</i> (no excavadora) y Oregon R-C (excavadora).	143
11. Comentario final.	144
 LISTA DE REFERENCIAS	 151

LISTA DE TABLAS

	Pág.
1. La conducta excavatoria larval de la cepa Oregon R-C de <i>D. melanogaster</i> .	43
2. La conducta excavatoria larval de la cepa "La Serena" de <i>D. pavani</i> .	46
3. La conducta excavatoria larval de la cepa "Tainhas" de <i>D. gaucha</i> .	47
4. Efectos del tiempo y de las condiciones de iluminación sobre la conducta excavatoria de las larvas Oregon R-C de <i>D. melanogaster</i> .	49
5. Efectos del tiempo y de las condiciones de iluminación sobre la conducta excavatoria de las larvas <i>vestigial</i> de <i>D. melanogaster</i> .	50
6. Efectos del tiempo y de la gravedad sobre la conducta excavatoria de las larvas de la cepa Oregon R-C de <i>D. melanogaster</i> .	51

LISTA DE TABLAS (CONT.)

Pág.

7. Efecto de la densidad de preadultos sobre la conducta excavatoria de las larvas Oregon R-C de *D. melanogaster*. 53
8. Selección para baja conducta excavatoria de las larvas de *D. melanogaster*. 54
9. Relajamiento de la selección para baja conducta excavatoria de las larvas de *D. melanogaster*. 58
10. Comparación de los porcentajes de larvas teñidas antes y después del relajamiento de la selección en la línea seleccionada para baja conducta excavatoria. 60
11. Selección para alta conducta excavatoria de las larvas de *D. melanogaster*. 63
12. Actividad locomotora de las larvas de la población original y de la F₂₀ de las líneas de alta y baja conducta excavatoria. 68

LISTA DE TABLAS (CONT.)

Pág.

13. Actividad locomotora de las larvas de la población original y de las líneas de alta y baja excavación (F_{20}) sobre las zonas más y menos iluminadas de una placa con agar. 71
14. Frecuencia de ángulos y sus porcentajes, realizados por las larvas de la población original y de las líneas de alta y baja excavación (F_{20}). 73
15. Promedios de los cambios de dirección efectuados por las larvas de la población base y de las líneas de alta y baja excavación (F_{20}). 74
16. Fertilidad de las hembras de las líneas excavadora y no excavadora y de la población base. 78
17. Número de pupas a las 108 horas de desarrollo en las líneas excavadora y no excavadora y en la población base. 81

LISTA DE TABLAS (CONT.)

Pág.

18. Fecundidad de las hembras de la población base y de las líneas excavadora y no excavadora. 84
19. Efecto de la selección para excavar y no excavar sobre la elección del sitio de pu pación. 88
20. Número y tiempo promedio de iniciación de cópulas entre los adultos de la población base y entre los imagos de cada una de las líneas seleccionadas. 89
21. Preferencias de apareamiento entre las mos cas de la población base y las de la línea no excavadora 91
22. Tabla de cruzamientos dialélicos entre las cepas A, B, C y D. 94
23. Promedios de larvas teñidas en las F_1 ori ginadas al cruzar las cepas Oregon R-C, ta xi, *yellow* y *vestigial* en todas las combi naciones posibles (84 horas de edad). 105

LISTA DE TABLAS (CONT.)

Pág.

24. Promedios de larvas teñidas en las proge-
nies originadas al cruzar las cepas Ore-
gon R-C, *taxi*, *yellow* y *vestigial* en to-
das las combinaciones posibles (108 horas
de edad). 106
25. Varianza paterna (V_{OLO}), covarianza padre
hijo (W_r), varianza de las F_1 (V_r), varian-
za total (V_{OL1}) y diferencia entre los pro-
medios paterno (m_{LO}) y F_1 (m_{L1}). 108
26. Análisis de la varianza y niveles de sig-
nificación de los componentes de la varian-
za derivados de los datos de la Tabla 25. 109
27. Estimación de los componentes de la varian-
ción fenotípica de la conducta excavatoria
en un cruce dialélico de 4 x 4. 111

LISTA DE TABLAS (CONT.)

	Pág.
28. Promedios y varianzas de distancia recorrida sobre la zona iluminada de una placa de vidrio con agar, de las larvas de las cepas <i>vestigial</i> y Oregon R-C, de la F_1 , de la F_2 y de los retrocruces.	113
29. Promedios y varianzas del número de cambios de dirección de las larvas de las cepas <i>vestigial</i> y Oregon R-C, de las F_1 , de la F_2 y de los retrocruces.	115
30. Análisis biométrico del número de cambios de dirección de las larvas de <i>D. melanogaster</i> .	116

LISTA DE FIGURAS

Pág.

1. Esquema de los tubos de vidrio utilizados en el presente estudio, mostrando 4 tipos diferentes de medio de cultivo. 27
2. Efecto de la edad sobre la conducta excavatoria de *D. melanogaster*, de *D. pavani* y de *D. gaucha*. 44
3. El progreso de la selección para no excavar. 57
4. Respuesta a la selección para no excavar versus el diferencial acumulado de selección. 62
5. El progreso de la selección para excavar. 64
6. Comparación de la conducta excavatoria a lo largo del desarrollo larval. Población base, línea excavadora (F_{12} y F_{20}) y línea no excavadora (F_{12} y F_{20}). 66

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

Pág.

7. Patrones de reptación sobre una placa de vidrio con agar: (a) cepa Oregon R-C, (b) cepa *vestigial*, (c) y (d) híbridos entre esas cepas, (e) larvas de la línea excavadora, (f) larvas de la línea no excavadora. 70
8. Diferencias entre las líneas seleccionadas y la población original, respecto al número de vueltas efectuadas durante la reptación larval. 76
9. Número de larvas que logran llegar al estado de pupa en las líneas seleccionadas para excavar y no excavar y en la población base. 79
10. Velocidad de desarrollo huevo-adulto de las líneas excavadora y no excavadora y de la población base. 82

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

	Pág.
11. Elección del sitio de pupación de las larvas de las líneas excavadora y no excavadora.	86
12. La conducta excavatoria de las larvas de las cepas Oregon R-C, <i>taxi</i> , <i>yellow</i> y <i>vestigial</i> .	93
13. La conducta excavatoria de las larvas de las cepas <i>vestigial</i> y <i>yellow</i> (cepas no excavadoras) y de sus híbridos.	95
14. La conducta excavatoria de las larvas Oregon R-C (cepa excavadora) y <i>vestigial</i> (cepa no excavadora) y de sus híbridos.	97
15. La conducta excavatoria de las larvas <i>taxi</i> (cepa excavadora) y <i>vestigial</i> (cepa no excavadora) y de sus híbridos.	98
16. La conducta excavatoria de las larvas <i>yellow</i> (cepa no excavadora) y Oregon R-C (cepa excavadora) y de sus híbridos.	99

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

	Pág.
17. La conducta excavatoria de las larvas <i>yellow</i> (cepa no excavadora) y <i>taxi</i> (cepa <u>excavadora</u>) y de sus híbridos.	100
18. La conducta excavatoria de las larvas <i>taxi</i> (cepa <u>excavadora</u>) y Oregon R-C (cepa <u>excavadora</u>) y de sus híbridos.	101
19. Análisis de regresión (V_r , W_r) de las F_1 obtenidas al cruzar las cepas Oregon R-C, <i>taxi</i> , <i>yellow</i> y <i>vestigial</i> (84 horas de edad).	103
20. Análisis de regresión (V_r , W_r) de las F_1 obtenidas al cruzar las cepas Oregon R-C, <i>taxi</i> , <i>yellow</i> y <i>vestigial</i> (108 horas de edad).	103
21. Distribución de frecuencias del número de cambios de dirección durante la reptación larval, en las cepas <i>vestigial</i> y Oregon R-C (parentales), en la F_1 y en los <u>retrocruces</u> .	118

LISTA DE FIGURAS (CONT.)

Pág.

22. Distribución de frecuencias de larvas versus el porcentaje de reptación sobre la zona iluminada de una placa con agar. Se muestran las cepas *vestigial* y Oregon R-C (parentales), la F_1 y los retrocruces correspondientes.

121

RESUMEN

Se estudió genética y conductualmente la excavación del sustrato por las larvas de *Drosophila*, para entender como ellas utilizan el espacio y explotan la comida ofrecida por sus sitios de crianza.

La conducta excavatoria se estudió dividiendo el medio nutritivo en dos zonas, una inferior con carbón y una superior sin carbón. A diferentes edades larvales, se registró el número de larvas que habían ingerido alimento con carbón.

Se estudiaron también la actividad locomotora, fotoconducta y formas de reptación de las larvas de *Drosophila melanogaster*, para conocer y discutir como las larvas de esa especie penetran en el sustrato. Se manipularon las condiciones de iluminación y densidad larval, además de estudiar el efecto de la gravedad sobre la excavación del medio nutritivo, como una forma de precisar que factores ambientales pueden modificar la conducta excavatoria.

Las conductas excavatorias de las larvas de *Drosophila melanogaster*, de *Drosophila pavani* y de *Drosophila gaucha*, difiere

ren marcadamente. Las larvas de cuatro cepas de *D. melanogaster*, muestran diferencias intra e interpoblacionales en excavación. Estos hallazgos indican que mucha de la variación fenotípica de esa conducta es de origen genético.

La luz o la oscuridad, la gravedad y la densidad larval, modifican la excavación del sustrato por las larvas de *D. melanogaster*. El efecto de las condiciones de iluminación, depende del genotipo individual.

La respuesta a la selección para alta y baja excavación en las larvas de *D. melanogaster*, indica un control poligenético. La respuesta para no excavar, sugiere que hay genes mayores y menores. La heredabilidad para no excavar, es de un 20 por ciento. Se argumenta que la débil respuesta para excavar, se debería a genes dominantes y a que la selección natural favorecería la excavación del sustrato.

Comparadas con las larvas de la población base y las de la línea excavadora, aquellas seleccionadas para no excavar tienen: 1. una movilidad menor, 2. un desplazamiento más rectilíneo, 3. una tendencia a pupar distanciadas del sustrato y 4. un período de desarrollo más corto. En contraste, las larvas excavadoras sólo difieren de las de la población base en: 1. una movilidad mayor y 2. una tendencia a pupar más cerca del sustrato.?

Los adultos de las líneas de alta y de baja excavación, se aparearon precozmente comparados con los de la población base. Las moscas de la línea *no excavadora* y las de la población base, mostraron rudimentos de aislamiento etológico. La fertilidad fue menor en las hembras originadas de larvas *no excavadoras*. La selección para alta y baja excavación, modificó sustancialmente el acervo de genes de la población seleccionada.

Estudiando la organización genética de la conducta excavatoria, se encontró que genes dominantes controlan fenotipos excavadores y recesivos *no excavadores*. Las larvas originadas al cruzar cepas *excavadoras* con *no excavadoras*, son excavadoras. Aquellas originadas al cruzar cepas *no excavadoras*, exhiben vigor híbrido para excavar. La genética de la conducta excavatoria es comparable con la de los rasgos asociados con la adecuación biológica.

Los genes dominantes y recesivos que controlan la excavación, se expresan precozmente, perdiendo importancia al final del período larval. Los genes aditivos que controlan esa conducta, tienden a expresarse al final de esa etapa. Estos hallazgos sugieren la presencia de un fino control genético de la excavación, dependiente del desarrollo de las larvas.

La fotoconducta de las larvas de *D. melanogaster*, esta controlada por un par de genes con relaciones de dominancia-recesividad. Alejarse de la luz es dominante sobre acercarse. Otra conducta larval, la frecuencia de cambios de dirección al trasladarse de un punto a otro, está controlada por un par de genes aditivos. Ambas conductas estarían envueltas en la dispersión de las larvas en el sustrato, influenciando la selección del lugar donde ellas se alimentaran.

ABSTRACT

The digging into culture medium by *Drosophila* larvae was studied genetically and behaviourally to learn how larvae use space and food.

Digging behaviour was studied by dividing the culture medium into a lower zone with charcoal and an upper zone without charcoal. Starting at 60 hours, the number of larvae with charcoal in their digestive tracts was recorded through the whole larval period. Other larval behaviours were also studied to elucidate the behavioural bases of digging, and certain environmental and biological variables were manipulated to determine the nature of populational variation in digging.

Under similar experimental conditions, the larval digging behaviours of *Drosophila melanogaster*, *Drosophila pavani* and *Drosophila gaucha* differ sharply. Larvae of four strains of *D. melanogaster* exhibit inter- and intrapopulational variation in digging. Thus, an important proportion of phenotypic variance seems to be genetic in origin.

Light conditions, gravity, and larval density are able to modify the larval digging behaviour of *D. melanogaster*.

The effect of light and darkness on digging depend upon the genotype.

The larval digging behaviour of *D. melanogaster* appears to be under polygenic control, as shown by selective responses for high and low digging. Do nondigging seems to be under control of some few genes with large effects and some genes with small effects. The heritability for low digging is about 20 per cent. The comparatively weak response for high digging activity would indicate genes with dominant effects. It is argued that natural selection might have favoured digging into substrates.

Larvae of the nondigger line compared with those of the base population and the digger line show: 1) a lower locomotor activity, 2) a straighter displacement, 3) a tendency to pupate away from surface of the culture medium, and 4) a shorter larval developmental period. Larvae of the digger line compared with those of the original non-selected population show: 1) a higher locomotor activity, and 2) a tendency to pupate near the surface of the culture medium.

Adult flies of the lines selected for high and low digging behaviour copulate precociously compared to those of the base population. Between adult flies of the nondigger line and those of the base population there are rudiments of ethological isolation. The fertility of the nondigger line is lower than that of the digger line and of the base population. Selecting for high and low digging activity produced substantial changes in genetic pool of these lines.

The genetic organization of the larval digging of *D. melanogaster* shows appreciable allelic-gene interaction. Larvae produced by crossing between digger and nondigger strains are digger. Those larvae originated by crossing between nondigger strains exhibit hybrid vigour for digging. The genetics of digging resembles that of traits associated with biological fitness.

The genetic control digging appears to change during larval development at 84 hours, allelic interaction was considerably higher than at 108 hours. By contrast, additive gene interaction was lower at 84 hours than 108 hours.

The larval photobehaviour of *D. melanogaster* seems to be controlled by a pair of alleles with dominance. Crawling away from the light would be dominant over crawling towards the light. Another component of larval behaviour, changes in direction during crawling, also shows a simple genetic base. A pair of alleles exhibiting an additive relationship appears to control the turning behaviour. These two traits may be involved in the larval dispersal pattern of *D. melano**gaster* into substrates, and in turn, may influence selection of specific places where larvae are going to consume food.

INTRODUCCION

1. CONDUCTA Y ECOLOGIA LARVAL DE *DROSOPHILA*

Las especies de *Drosophila* (*Diptera*, *Drosophilidae*) son insectos Holometábolos, caracterizados por períodos de vida contrastantes como son los de huevo, de larva, de pupa y de imago. Por varias razones, estos insectos ofrecen numerosas ventajas para estudiar genéticamente sus formas de conducta, en particular las innatas¹. Primero, la larva está adaptada para vivir en un ambiente semiacuático, mientras el adulto vive en un medio aéreo (7, 8). Un análisis genético podría revelar en que extensión aquellos genes comprometidos con ciertas for

¹Innato es utilizado en esta Tesis en el sentido de Lorenz (1) y de Tinbergen (2), o sea, un rasgo conductual se considera innato cuando el individuo que lo exhibe no lo ha aprendido de otros. La prueba clásica consiste en examinar la conducta en estudio en individuos criados aislados y en aquellos criados en compañía de congéneres. Si la forma de conducta en ambos grupos no ha cambiado significativamente, se dice que ella es "innata" (3). La naturaleza genética de la conducta se establece sobre la base de experimentos genéticos. Estos consideran las diferencias individuales (variabilidad) respecto a una cierta conducta, como la materia prima a analizar. Las variaciones entre individuos son, a veces, debidas casi enteramente a genes o a factores ambientales. Un rasgo es denominado "hereditario" si la mayor parte de la variación dentro de una población está asociada con diferencias entre ciertos genes. Un rasgo "no hereditario" o "adquirido" tiene una parte pequeña o bien ninguna variación discernible, que pueda asociarse con variaciones genéticas. Una discusión de estos conceptos se encuentra en las referencias (4), (5) y (6).

mas de conductas de los adultos, también lo están con conductas larvales (o vice versa). Así, estudios genético-conductuales podrían ayudar a comprender el fenómeno de la metamorfosis (9, 10).

Segundo, las moscas de *Drosophila* exhiben variadas formas de conductas, la mayoría dirigidas hacia objetivos precisos, reflejando su naturaleza adaptativa. Esto proporciona una base para estudiar la evolución de la conducta, analizando comportamientos tales como el cortejo previo a la cópula desarrollado por los machos frente a sus hembras, la selección de sitios donde ovipositar, donde descansar y donde comer (11, 12, 13, 14).

Tercero, varias especies de *Drosophila* muestran numerosas mutaciones que afectan a distintos rasgos morfológicos (15). Esto es un punto de partida para conocer como esos genes podrían modificar algunas formas de conductas de las larvas y/o de los adultos (16). Por último, el desarrollo embrionario de *Drosophila melanogaster* se ha estudiado detalladamente (17, 18). Consecuentemente, esta especie es ideal para analizar los procesos de desarrollo que ligan genes específicos con algunas conductas y entender como variaciones genéticas se relacionan con cambios conductuales (19, 20, 21).

Comparada con el adulto, la larva tiene una movilidad baja lo cual requiere que los recursos, tales como comida, estén con centrados en un espacio relativamente pequeño y con la suficiente persistencia temporal que permita que este estado del desarrollo se complete.

La larva de *Drosophila* es una forma de vida donde el consumo de comida es máximo (22). Una de las conductas más notables que ellas exhiben es la ingestión continua de comida (23). Es to sugiere que la competencia por este recurso podría ser ma yor durante el estado larval, debido a su más intensa utilización.

Para comprender con mayor profundidad la estructura genética, la ecología y la evolución de *Drosophila* sería de interés relacionar algunas formas de conductas de las larvas con la manera como éstas utilizan el espacio y explotan la comida ofrecida por sus sitios de crianza. Carson (24) ha señalado que la ecología de *Drosophila* se relaciona estrechamente con el estudio de la ecología del estado larval.

Las larvas de varias especies de *Drosophila* se crían en los mismos sitios y consumen un alimento similar. Baumberger (25) estableció que *D. melanogaster* se alimenta de levaduras; Wagner (26, 27) encontró que las larvas de *Drosophila aldrichi*

y de *Drosophila mulleri* coexisten en *Opuntia lindheimeri* y se alimentan de las levaduras que crecen en los frutos de esa planta. Carson (13) y Carson y Stalker (28), informaron que las larvas de *Drosophila pseudoobscura*, de *Drosophila persimilis*, de *Drosophila californica* y de *Drosophila victoria* coexisten en los exudados de savia de *Quercus kelloggii*, mientras aquellas de *Drosophila robusta*, de *Drosophila putrida* y de *Drosophila tripunctata* se crían en hongos en descomposición.

Kimura (29) encontró también que las larvas de varias especies del grupo *immigrans* de *Drosophila*, coexisten en las mismas especies de hongos. Pipkin (30) y Pipkin, Rodríguez y León (31) establecieron que en Panamá las larvas de varias especies de ese género, como por ejemplo las de *Drosophila tropicalis* y *Drosophila cardinoides*, coexisten en los frutos caídos de *Andira inermis*. Algo similar ocurre con varias especies brasileñas de *Drosophila*, o sea, las larvas coexisten en los mismos frutos caídos sobre el suelo (Brncic y Valente (32)).

Las larvas de algunas especies cosmopolitas tales como *D. melanogaster*, *Drosophila simulans*, *D. busckii*, *Drosophila immigrans* y *Drosophila hydei* también pueden coexistir en los mismos lugares de crianza (33, 34, 35). Por otra parte, es co-

nocido el hecho que algunas especies de *Drosophila* no coexisten con otras durante la etapa larval. En Chile las larvas de *Drosophila flavopilosa* se desarrollan solamente en las flores de *Cestrum parqui* (36); aquellas de *Drosophila silvarentis* en los exudados de savia de *Mysporum sandwicensis* y las de su especie gemela, *Drosophila heedi*, en las hojas en descomposición de esa planta (37).

Varios autores han estudiado las interacciones ecológicas que ocurren durante la etapa larval de *Drosophila*. Ellas pueden afectar a la composición genética de la población. Poblaciones experimentales de *D. pseudoobscura*, establecidas con moscas portadoras de diferentes inversiones en el tercer cromosoma y alimentadas con diferentes especies de levaduras o de bacterias, variaban los valores adaptativos relativos de cada genotipo según los microorganismos consumidos por las larvas (38). Resultados similares se constataron en *Drosophila willistoni*, aunque en este caso las moscas provenían de los frutos utilizados como sitios de crianza (39).

Kambysellis y Heed (40), han sugerido que el número de huevos ovipositados por las hembras de varias especies de *Drosophila* de Hawái, representa una respuesta adaptativa a la textura, a la abundancia y al contenido nutricional de los sus-

tratos donde se crían las larvas. Robertson (41) encontró que la producción de huevos por las hembras de *Drosophila*, esta asociada con la calidad y la cantidad de alimento ingerido por las larvas. Este mismo autor estableció que en *Drosophila*, el tamaño de los adultos, la longitud del período larval y la tasa de crecimiento de estas últimas, dependen entre otros factores del genotipo, de la calidad del alimento ingerido por las larvas y de la interacción entre estas variables (42, 43, 44).

Otro hecho bien establecido es que el número de larvas en relación con la cantidad de comida, afecta la composición genética y el tamaño de las poblaciones de *Drosophila*. Lewontin (45) y Lewontin y Matsuo (46), encontraron que en *D. melanogaster* y en *D. busckii* la viabilidad de los diferentes genotipos, coexistiendo en los mismos frascos de crianza, era dependiente de la densidad larval y de la producción de cada constitución genética.

Weisbrot (47), Dawood y Strickberger (48, 49), también demostraron que cambios en la viabilidad de diferentes genotipos de *D. melanogaster* y de *D. pseudoobscura*, estaban asociados con la densidad larval y con la presencia de otros genotipos. Estos autores sugieren que los factores causales que afectan la viabilidad larval, serían los productos de desecho que las larvas de los diferentes genotipos excretan al medio. A con

clusiones similares han llegado Brncic y Budnik (50, 51) estudiando especies como *Drosophila pavani*, *D. willistoni*, *Drosophila gaucha* y *D. simulans*.

Varios de los investigadores arriba mencionados, han sugerido también que la conducta de las larvas en el medio de cultivo podría explicar sus hallazgos. Un ejemplo serían las galerías que las larvas excavan en el sustrato, las que podrían facilitar la dispersión de congéneres o ayudar a la difusión de las excretas larvales, evitando su concentración en algunos sectores del sustrato. Dada la ausencia de estudios sistemáticos sobre la conducta de las larvas de *Drosophila*, estas sugerencias son necesariamente especulativas.

Comparados con los estudios sobre preferencias alimentarias de los adultos de *Drosophila*, aquellos relacionados con los hábitos alimentarios de las larvas son escasos. Además de los trabajos de Wagner (26, 27), existe el de Lindzay (52) quien encontró que las larvas de *D. pseudoobscura* y de *D. persimilis* discriminan entre diferentes especies de levaduras. Cooper (53) confirmó los resultados anteriores y concluyó que las larvas de *D. pseudoobscura* y de *D. persimilis* tienden a consumir aquellas levaduras que les aportan todos sus requerimientos nutritivos para completar su desarrollo y que confrontadas a elegir entre varios tipos de esos microorganismos -

mos, exhibieron preferencias similares. Estos hallazgos contrastan con aquellos relativos a los adultos. Varios autores han encontrado que los imagos de varias especies de *Drosophila* que coexisten en la naturaleza, tienden a consumir diferentes especies de levaduras (54, 55, 56, 57, 58).

Los estudios citados en los párrafos anteriores, indican que las larvas de varias especies de *Drosophila* coexisten en sus lugares naturales de crianza, que durante la etapa larval pueden originarse interacciones ecológicas que alteran la estructura genética de sus poblaciones y que las larvas de algunas de esas especies se alimentan de las mismas levaduras, aunque son capaces de discriminar entre diferentes tipos de levaduras. Por otra parte, es bien conocido que si dos o más especies viven en un ambiente no diversificado, una termina por desplazar a la(s) otra(s), pero que si dos o más especies coexisten deben ocupar distintos nichos ecológicos (Principio de Gause (59)). La coexistencia en los mismos sustratos de las larvas de varias especies de *Drosophila*, puede parecer contradictorio con ese principio, pero existe la posibilidad que las larvas de diferentes especies utilicen diferentes partes del mismo sustrato. Así, creemos que un estudio genético de algunas formas de conductas larvales, podría ayudar a entender la ecología de los sitios de crianza de *Droso*phila.

2. OBJETIVOS DEL PRESENTE ESTUDIO

Desde el punto de vista ecológico, se puede describir dos fenómenos en la vida de larva de *Drosophila*: 1. *alimentación*, típico de las larvas de primer y segundo estado (16, 18) y 2. *selección de un lugar donde pupar*, conducta típica de las larvas de tercer estado (23, 35). Este estudio se concentra sobre el período de alimentación, aunque en ciertos experimentos se examinará también la conducta de pupación.

Por otra parte, las formas de conductas de las larvas de *Drosophila*, deberían reflejar como ellas han resuelto el problema de sobrevivir en los sustratos donde se crían, los cuales son elegidos por las hembras al oviponer. Esta conducta femenina esta bjo control genético (12, 60) y de ciertos factores ambientales (61, 62, 63, 64).

En esta Tesis proponemos que las formas de conductas de las larvas de *Drosophila* estarían dirigidas primariamente hacia dos objetivos: 1. *búsqueda e ingestión de comida* y 2. *la utilización óptima del espacio disponible en sus sitios de crianza*.

La tasa de ingestión de comida; la búsqueda, reconocimiento y asociación con congéneres (o, inversamente, el reconocimiento y alejamiento de larvas congénéricas); la fototaxis;

la geotaxis; las conductas respecto a sustancias asociadas con la fermentación como son el ácido acético y el etanol, podrían influir en la tasa de dispersión y en la forma como se distribuyen las larvas de diferentes cepas, o de diferentes especies de *Drosophila*, en los sustratos donde se alimentan, a fin de evitar competir por espacio y por comida.

Sostenemos también que las diferencias individuales en conductas larvales de *Drosophila*, obedecen a causas genéticas y ambientales. Consecuentemente, los principios mendelianos de la herencia pueden explicar la correlación estadística de rasgos conductuales entre larvas de diferentes generaciones. A si mismo, los procesos evolutivos que intentan explicar la a daptación de las especies a sus ambientes y la formación de nuevas, son suficientes para explicar la evolución de muchas de las conductas exhibidas por las larvas de *Drosophila*.

La excavación del sustrato por las larvas de *Drosophila*, es la forma de conducta utilizada por estos individuos para penetrar en él. Diferencias intra e interespecíficas en actividad excavatoria podrían reflejarse en la forma como se dis tribuyen grupos de larvas en el sustrato. La conducta excavatoria podría ser un mecanismo adaptativo que disminuyera la competencia intra e interespecífica por espacio y por comida.

Específicamente, la presente Tesis se propone estudiar genética y conductualmente la excavación del medio nutritivo por las larvas de algunas especies de *Drosophila*, como una forma de conocer algunos de los factores causales que regulan la microdistribución de estos individuos en sus sitios de crianza. Un estudio de esta naturaleza, ayudaría a comprender como las larvas de *Drosophila* utilizan el espacio y explotan la comida ofrecida por un microambiente que no ha sido elegido directamente por ellas.

Por varias razones es de interés un estudio genético de la conducta excavatoria. Primero, la excavación del sustrato es un comportamiento común en la familia *Drosophilidae*. Larvas de *Scaptomyza* y de *Drosophila* que el autor ha observado en diferentes frutos caídos sobre el suelo, como también en condiciones de laboratorio, excavan activamente (véase la sección (4) de la presente Introducción). Un estudio de las conductas excavatorias de las larvas de varias especies de esa familia, unido a un análisis genético, contribuiría a establecer los modelos de transmisión hereditaria de esa conducta y a realizar inferencias sobre su evolución.

Segundo, las larvas de *Drosophila* se distribuyen estratificadamente en el medio nutritivo; se ofrece la oportunidad para

asociar individuos que se alimentan en la superficie o en las capas profundas del sustrato con diferencias genéticas. Se podrían aplicar la teoría y una serie de conceptos de la Genética Cuantitativa, para conocer la organización del genotipo que subyace a la variación en excavación.

Tercero, los rasgos de importancia para la adecuación biológica exhiben un componente genético aditivo pequeño comparado con el no aditivo (dominante y epistático) (67, 68). Si la conducta excavatoria es importante para la eficacia biológica, debería estar controlada principalmente por genes con efectos dominantes y/o epistáticos. Los resultados de un estudio genético de ese comportamiento podrían contrastarse con esa predicción.

Cuarto, un análisis genético podría establecer el número de genes que controlan la conducta excavatoria y puede ayudar a saber si dos o más conductas larvales están ligadas por un factor causal común. Esto es importante para conocer la organización de la conducta en el individuo (69).

3. GENETICA DE LAS CONDUCTAS LARVALES Y ADULTAS DE *DROSOPHILA*

En el género *Drosophila*, hay varias conductas de los adultos

que exhiben variación intra e interpoblacional. Hirsch (70) Hirsch y Boudreau (71) y Hirsch y Erlenmeyer-Kimling (72), en contraron que en *D. melanogaster* la orientación de los adultos respecto a la luz y a la gravedad, muestran variaciones de una naturaleza poligénica. En *D. pseudoobscura* se ha demostrado que los genes responsables de esas mismas características, son mantenidos en la población por selección estabilizante (73). Algunos de los rasgos envueltos en la conducta sexual también muestran una naturaleza poligénica (74, 75, 76, 77).

En otros casos, puede ser suficiente una mutación para producir cambios conductuales en los adultos. Algunas mutaciones neurológicas, en *D. melanogaster*, responsables del sacudimiento de las patas después de la eterización y otras conductas desplegadas durante el cortejo precopulatorio de los machos, parecen tener una herencia mendeliana simple (78, 79, 80, 81, 82).

La mayoría de los estudios sobre la genética de la conducta de *Drosophila* se refieren a los adultos (74, 80) y, en general, poca atención se ha dado a las larvas. Sewell (83) y Sewell et al. (23), establecieron que la tasa de alimentación de las larvas de *D. melanogaster* es relativa a la edad. Es-

ta conducta está controlada por genes ubicados en los tres cromosomas principales (84). Las larvas con una tasa de alimentación alta parecen tener aumentado el nivel de noradrenalina comparado con el de dopamina, una situación opuesta parece ocurrir con las larvas que se alimentan lentamente (85).

Entre cepas de laboratorio de *D. melanogaster*, de *D. simu-*
lans y de *D. willistoni*, hay diferencias respecto a la selección del sitio de pupación (86, 87, 88). La densidad larval y la temperatura también afectan la selección del sitio de pupación por las larvas de *D. melanogaster* (89). En *D. willis*
toni se ha constatado que esa conducta depende de la humedad relativa y de un solo locus principal, cuyos alelos alternativos exhiben relaciones de dominancia y de recesividad (90). Por otra parte, Parson (91, 92) encontró que las larvas de 24 horas de edad de *D. melanogaster* son atraídas por ácido acético etil acetato, ácido láctico y etanol y que habían diferencias genéticas importantes para la respuesta a estas sustancias.

Los estudios citados en la presente sección, indican que las larvas de *Drosophila* tienen una diversidad de formas de conductas, comparables en número con las exhibidas por los adultos. A diferencia de muchos de los adultos, las conductas

larvales de *Drosophila* se pueden asociar claramente con la utilización de la comida y de otros recursos. El análisis genético de conductas larvales, podría considerarse una vía directa para comprender como utilizan el ambiente las poblaciounes naturales de estos Dípteros (93).

4. EXCAVACION DE SUSTRATOS POR LAS LARVAS DE *DROSOPHILA*

MacCoy (94) ha observado que las larvas de *Drosophila affinis* de *Drosophila quinaria*, de *Drosophila putrida*, de *D. robusta*, de *D. tripunctata* y de *D. heydei*, excavan en los frutos del tomate, sumergiéndose en ellos y que las larvas de *D. busckii* se alimentan en la superficie de esos frutos. Algo similar ha sido observado por el autor de esta Tesis en diferentes frutos en avanzado estado de maduración, o sea, las larvas de *D. immigrans*, de *D. simulans*, de *D. melanogaster* y de *Scaptomyza*, excavan activamente.

McKenzie y McKechnie (95) encontraron que en restos de uvas en fermentación, las larvas de *D. melanogaster* se ubican a una profundidad de 10 cm, mientras en la superficie se colectaban larvas de *D. simulans*. En condiciones de laboratorio, Sameoto y Miller (96) demostraron que las larvas de *D. melanogaster* excavan el medio de cultivo hasta una profundidad de 20 mm. Harnly (97) encontró que la productividad de *D. melanogaster* se incrementaba de acuerdo con la profundidad del sustrato; profundidades superiores a 22 mm no incrementaban el número de moscas. Barker (98) informó que las larvas de *D. melanogaster* tienden a comer en los bordes del sustrato, mientras las de *D. simulans* lo hacen en el centro. Esta tendencia se acentuaba

cuando grupos de larvas de esas especies, coexistían en los mismos frascos de crianza.

La actividad larval en el sustrato puede afectar también, por si misma, el número de individuos que llegan a adultos. Chiang y Hodson (99), Sameoto y Miller (86, 96) y Moth y Barker (100), encontraron que aumentos en la densidad larval de *D. melanogaster* o de *D. simulans*, incrementaban el número de huevos y de pupas que las larvas enterraban en el sustrato, como un efecto secundario de la incesante actividad desplegada por estos individuos mientras excavan y se alimentan.

La excavación del medio nutritivo por las larvas de *Drosophila*, incluye *traslación* a través del sustrato, *ingestión de alimento* y *cambios de dirección* durante la *traslación*. Al efectuarse estos últimos, la porción posterior de la larva sirve como un punto de apoyo, mientras una onda peristáltica recorre su cuerpo, contrayéndolo y realizando un giro a la derecha o a la izquierda, según se contraen en forma más acentuada los músculos del costado respectivo de cada larva.

Durante la *traslación* se utilizan las mandíbulas larvales como un soporte. Estas estructuras se abren lateralmente, apoyándose en el sustrato. A continuación, una onda peristáltica recorre cada segmento larval contrayendo el cuerpo hacia

adelante. Una vez que este movimiento es completado, la larva extiende su cuerpo apoyándose en la porción posterior de él. Al efectuarse esta última acción, las mandíbulas cogen una cierta cantidad de alimento que luego es succionado por la larva.

Las larvas de *D. melanogaster* parecen formar agregaciones al excavar, pero evitando un contacto directo entre ellas. Al extraer cuidadosamente una larva del interior del medio de cultivo y al continuar explorando en el mismo sitio, con frecuencia se detectan otras ubicadas más profundamente en el sustrato. Esta observación sugiere que varias larvas podrían participar en la excavación de galerías en el medio nutritivo. Como una consecuencia de este fenómeno, el sustrato en un comienzo sólido, tiende a adquirir una consistencia semi-líquida.

Las larvas de *Drosophila pavani* y de *Drosophila gaucha* dos especies gemelas del grupo *mesophragmatica* (101), parecen construir individualmente galerías en el sustrato. En cultivos de laboratorio, las larvas de 24 a 48 horas de edad de estas dos especies se presentan juntas en la superficie del sustrato. Al extraer las larvas de mayor edad del interior del medio nutritivo, rara vez se detectan otras en el mismo sitio. A menos que la densidad larval sea alta, el medio de cultivo

no se licúa y por el contrario, tiende a permanecer sólido. Sin embargo, no puede descartarse que algunas larvas puedan utilizar las galerías construídas por otros congéneres, para consumir el alimento a mayores profundidades. Esto podría ocurrir en situaciones de alta densidad larval.

MATERIALES Y METODOS

1. MATERIAL BIOLÓGICO.

Se utilizaron las siguientes especies de *Drosophila*:

1.1. *Drosophila melanogaster* Meigen 1830 (101). De esta especie se utilizaron las cepas:

1.1.1. Oregon R-C. Seleccionada por Bridges en 1938 de la cepa Oregon R. La cepa original contenía un alelo parecido a *ebony*, pero las moscas de la cepa Oregon R-C exhiben un color de cuerpo más claro que los individuos Oregon R (15).

1.1.2. *Vestigial* (vg). Es una mutación que impide el desarrollo normal de las alas.

1.1.3. *Yellow* (y). El color del cuerpo del adulto es amarillo. Las mandíbulas de la larva son amarillo-café claro distinguiéndose de las mandíbulas café oscuro de las larvas silvestres.

1.1.4. *Taxi* (tx). Las alas de los adultos se apartan en 75 grados del eje del cuerpo; a menudo son onduladas y algo más

estrechas que las de los individuos silvestres.

Para mayores detalles sobre éstas y otras cepas de *D. melanogaster* consúltese el libro de Lindsley y Grell (15).

1.2. *Drosophila pavani* Brncic 1957; se utilizó la cepa "La Serena", colectada en la región del mismo nombre (Chile) en 1955 (101).

1.3. *Drosophila gaucha* Jaeger y Salzano 1954 (102). Se utilizó la cepa "Tainhas", colectada en el Estado de Río Grande do Sul (Brasil) (101).

D. pavani y *D. gaucha*, son especies gemelas y junto con otras 6, todas morfológicamente similares, constituyen el grupo *mesophragmatica* (101).

Todas estas especies y cepas se mantienen en el Departamento de Biología Celular y Genética de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile.

2. RECOLECCION DE HUEVOS.

Grupos de aproximadamente 50 hembras de *D. melanogaster* ya fecundadas y de 3 a 4 días de edad, se colocaron en botellas de crianza sin medio de cultivo por 3 a 4 horas. Este tratamien

to estimula la oviposición posterior de las hembras. Después de ese período sin alimento, se introdujo en cada una de las botellas una cucharilla plástica conteniendo medio nutritivo. Previamente, se había esparcido una o dos gotas de ácido acético sobre la superficie del medio de cultivo contenido por cada cucharilla. Esta sustancia también estimula la oviposición de *D. melanogaster* (47).

Las hembras se dejaron oviponiendo por 3 a 4 horas. Los huevos ovipositados en las cucharillas, se recolectaron con una aguja de acero de las utilizadas para disectar. Esta aguja se esterilizó antes de recoger cada huevo para evitar contaminaciones de los cultivos por hongos y/o por bacterias. Los huevos así recolectados, se dejaron sobre la superficie del sustrato contenido en los tubos adicionados con medio con carbón en la región inferior, a la densidad apropiada según cada uno de los experimentos relatados en las secciones de más abajo.

Al depositar los huevos sobre la superficie del medio nutritivo, se puso especial cuidado de no romperla o dejar marcas en ella con la aguja. Las larvas de 24 horas de edad se desplazan activamente sobre la superficie del sustrato y si encuentran roturas o marcas en ella, suelen concentrarse alrededor e intentar excavar. Esto podría haber introducido

un error adicional en la computación del porcentaje de larvas teñidas (véase la sección (5) del presente Capítulo).

El procedimiento para recolectar huevos de *D. pavani* y de *D. gaucha*, fue exactamente igual al descrito para *D. melanogaster*, pero las hembras tenían entre 10 a 12 días de edad.

3. RECOLECCION DE MACHOS Y DE HEMBRAS VIRGENES.

En varios de los experimentos efectuados en la presente Tesis, se necesitó obtener machos y hembras vírgenes de *D. melanogaster*. Las botellas de crianza, mantenidas en la cámara de cultivo a 24°C, conteniendo las cepas apropiadas y en las cuales se había iniciado la eclosión de los imagos, se limpiaron cada mañana de todos los adultos nacidos en la noche anterior, durante cuatro días consecutivos.

Una vez que las botellas estaban sin esos adultos no vírgenes, se introdujeron nuevamente a la cámara de cultivo y se dejaron por 4 a 5 horas. Los adultos emergidos al cabo de este período, se recolectaron, se anestesiaron con éter y sexaron. Cada uno de los sexos se colocaron en tubos separados conteniendo medio nutritivo. Este procedimiento permitió un nuevo chequeo de las hembras vírgenes. La presencia de huevos o de larvas en algunos de los tubos con hem-

bras presuntamente vírgenes, determinaba la exclusión de ese grupo de individuos de los cruzamientos posteriores. Cuando los adultos tenían 2 a 3 días de edad, se aparearon con los machos y hembras apropiados, según cada experimento (véanse las secciones (9), (12) y (13) del presente Capítulo y la sección (8) del Capítulo de Resultados.

Excepto los estudios de la actividad locomotora y de las formas de reptación larval, realizados a temperatura de laboratorio, el resto de los experimentos descritos en este Capítulo se realizaron a $24 \pm 1^\circ\text{C}$ y con iluminación constante a menos que otra cosa se diga expresamente.

Los promedios de larvas teñidas con carbón, anotados en las Tablas correspondientes del Capítulo de Resultados, son el promedio aritmético de las proporciones de larvas teñidas por tubo de cada serie experimental.

4. MEDIO DE CULTIVO.

El medio de cultivo utilizado en el presente estudio se prepara rutinariamente para la crianza de diferentes especies de *Drosophila*. Detalles sobre las concentraciones de cada componente, las clases de sales minerales y la forma de preparar este medio de cultivo, se encuentran en la referencia (101).

5. TIPOS DE TUBOS UTILIZADOS.

Se utilizaron tubos de vidrio de 2,5 x 10 cm. Cada tubo se adicionó con 4 ml de medio de cultivo para la crianza de *Drosophila*, mezclado con carbón vegetal finamente pulverizado a la concentración de 2 gr de carbón por cada 100 ml de medio de cultivo. Después de enfriado, este alimento se cubrió con 2 ml del mismo medio, pero sin carbón. Sobre la superficie del alimento, una vez enfriado, se sembraron los huevos de las diferentes especies y cepas empleadas y en números variables según las condiciones experimentales descritas más abajo. En el momento en que los huevos se sembraron, el medio con carbón tenía un espesor de 11 mm y el sin carbón un grosor de 4 mm.

El tipo de sustrato utilizado (con carbón/sin carbón), permite distinguir dos clases de larvas eclosionadas de los huevos sembrados: a) "*larvas excavadoras*", o sea, aquellas que profundizan en el medio, revelado por la presencia de carbón en sus tractos digestivos, b) aquellas que no excavan el medio, distinguidas de la categoría anterior porque sus tractos digestivos son transparentes, sin vestigios de carbón. Estas larvas presumiblemente se alimentan en las capas superficiales del medio nutritivo y se han denominado en es

ta Tesis como "*larvas no excavadoras*".

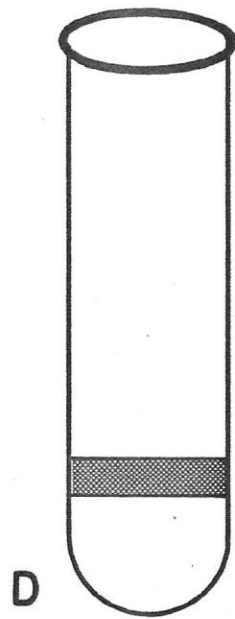
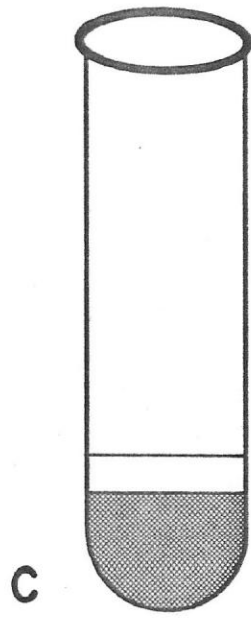
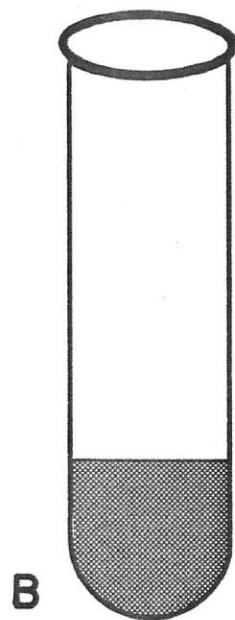
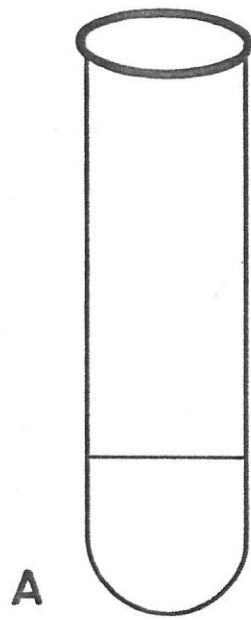
6. EXPERIMENTOS CON CUATRO TIPOS DE MEDIO DE CULTIVO: A, B, C y D.

Para descartar cualquiera posibilidad que el color negro del tracto digestivo de las *larvas excavadoras* pudiera deberse a otras causas independientes de la ingestión de medio con carbón, se diseñó un experimento en el cual las larvas se desarrollaban en cuatro tipos diferentes en medio de cultivo (Figura 1).

Los tubos denominados A, contenían 6 ml de medio de cultivo sin carbón. Los del tipo B, contenían 6 ml de medio con carbón. Los tubos del tipo C, tenían 4 ml de medio con carbón en la región inferior y se cubrieron con 2 ml de medio sin carbón. Finalmente, los tubos del tipo D, contenían 4 ml de medio sin carbón en la parte inferior y 2 ml de medio con carbón en la parte superior.

Series de 10 tubos de cada uno de los 4 tipos descritos (A, B, C, D), se sembraron, cada tubo, con 30 huevos de la cepa Oregon R-C de *D. melanogaster*. A las 108 horas de sembrados los huevos, se anotaron en cada tubo las larvas teñidas y no teñidas con carbón.

Figura 1: Esquema de los tubos de vidrio utilizados en el presente estudio, mostrando 4 tipos diferentes de medio de cultivo. En negro, medio de cultivo adicionado con carbón (véase Materiales y Métodos).



7. EFECTO DEL TIEMPO SOBRE LA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS DE *DRÖSOPHILA*.

Seis series de 20 tubos cada una, similares a los tubos del tipo C utilizados en los experimentos descritos en la sección (5) del presente Capítulo, se sembraron, cada tubo, con 30 huevos de la cepa Oregon R-C de *D. melanogaster* y se dejaron con iluminación permanente. Una vez que los huevos habían eclosionado, se anotaron las larvas teñidas y sin teñir a las 60, 72, 84, 96, 108 y 120 horas de desarrollo; más allá de este último período casi el 100 por ciento de las larvas de esa cepa ya han pupado (17). Observaciones previas mostraron que las larvas de una edad inferior a 60 horas, rara vez logran romper la superficie del sustrato y excavar hasta el medio nutritivo con carbón.

Las conductas excavatorias de las larvas de la cepa "La Serena" de *D. pavani* y de la cepa "Tainhas" de *D. gaucha*, se estudiaron durante los mismos intervalos de tiempo señalados en el párrafo anterior, pero continuados por 132, 144, 156, 168, 180 y 192 horas de desarrollo. En estas últimas especies, el período larval es más prolongado que en el de *D. melanogaster* (103). Las series experimentales fueron 12 para cada una de esas dos especies; cada serie de 20 tubos

y en cada uno de estos se sembraron 30 huevos.

8. EFECTOS DE ALGUNOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA CONDUCTA EXCAVATORIA.

Estos experimentos se diseñaron para conocer algunos de los factores ambientales que pueden modificar la excavación del sustrato por las larvas de *D. melanogaster*.

8.1. CONDICIONES DE ILUMINACION.

Las condiciones de iluminación modifican la fotoconducta de las larvas de algunos *Dípteros* (104, 105), pero no sabemos si esto depende del genotipo individual. Los presentes experimentos se diseñaron para investigar los efectos de las condiciones de iluminación y del genotipo sobre la conducta excavatoria.

Seis series de 15 tubos como los del tipo C descritos en la sección (6) del presente Capítulo, se sembraron, cada uno, con 30 huevos de la cepa Oregon R-C y se dejaron con una luz permanente. Después de la eclosión de estos huevos, se anotaron las larvas teñidas y no teñidas con carbón cada 12 horas, entre las 60 y las 120 horas de desarrollo.

Otras seis series de 15 tubos, también sembrados cada uno con 30 huevos de la cepa Oregon R-C, se dejaron en la oscuridad y el número de larvas teñidas y no teñidas con carbón, se registró en cada uno de los períodos de tiempo indicados en el párrafo anterior.

En condiciones semejantes a las descritas, se estudió el efecto de las condiciones de iluminación sobre la conducta excavatoria de las larvas *vestigial* de *D. melanogaster*.

8.2. ORIENTACION CON RESPECTO A LA GRAVEDAD.

Considerando algunos estudios sobre la genética de la geotaxis de los adultos de *Drosophila* (69, 70, 72), pareció razonable explorar si la existencia de larvas de *D. melano**gaster* en diferentes estratos del medio nutritivo, podría ser el resultado de diferencias individuales respecto a la orientación a la gravedad.

Seis series, cada una formada por 20 tubos similares a los utilizados en el experimento descrito en la sección anterior, se sembraron, cada uno, con 30 huevos de la cepa Oregon R-C de *D. melanogaster*. Cada 12 horas, entre las 60 y las 120 horas de desarrollo, se registraron las larvas teñidas y no teñidas con carbón.

Otras seis series de esos mismos tubos, cada uno con 30 huevos, se invirtieron, es decir con la región basal conteniendo el medio de cultivo hacia arriba y el número de larvas teñidas y sin teñir se anotaron en los mismos períodos de tiempo que en el experimento anterior.

8.3. DENSIDAD LARVAL.

Variaciones en la densidad larval podrían reflejarse en la proporción de larvas con y sin carbón en el tracto digestivo.

Series de 15 tubos, como los descritos en la sección anterior, se sembraron cada uno con 1, 10, 20, 30, 40, 50 y 60 huevos, hasta completar 7 series de 15. Estos se controlaron a las 108 horas de sembrados los huevos, contabilizando el número de larvas teñidas y no teñidas con carbón

9. SELECCION PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR.

Experimentos previos realizados por el autor de esta Tesis y por Ravennelle (106), habían indicado que a las 60 horas de desarrollo entre un 3 a un 5 por ciento de las larvas Oregon R-C se tiñen con carbón y que a las 108 horas de desarrollo alrededor de un 5 a un 15 por ciento de las larvas no se tiñen.

Dos series de 20 tubos conteniendo medio nutritivo con carbón en la región inferior, como aquellos ya descritos en las secciones anteriores, se sembraron cada uno con 30 huevos de la cepa Oregon R-C de *D. melanogaster*. La línea "excavadora" se obtuvo seleccionando en cada generación 30 larvas que contengan carbón en el tracto digestivo, a las 60 horas. Ellas se transfirieron a tubos conteniendo medio de cultivo sin carbón. Los adultos que emergieron se aparearon entre sí para originar la siguiente generación.

La línea "no excavadora", se obtuvo seleccionando 30 larvas que a la edad de 108 horas no tenían carbón en sus tractos digestivos. Cada 5 generaciones, 40 tubos con carbón en la región inferior, se sembraron con 30 huevos de la población original no seleccionada. A las 60 horas de desarrollo, en 20 de esos tubos, se contó el número de larvas teñidas y no teñidas. Estas larvas constituyeron los controles de la línea "excavadora". En los 20 tubos restantes, el número de larvas teñidas y no teñidas se registró al cabo de 108 horas. Ellas constituyeron los controles para las larvas de la línea "no excavadora".

A partir de la generación F_{21} de selección para no excavar, el esquema se modificó. Las moscas se mantuvieron en botellas de cultivo corriente, pero cada dos generaciones se sembraron en tubos con medio adicionado con carbón en la parte inferior. A

partir de 15 larvas sin teñir extraídas de ellos, se restablecieron los cultivos masivos. Este procedimiento se mantuvo - hasta la generación F_{62} . En cada una de las generaciones de selección, se contabilizó el número de larvas teñidas con carbón.

La estimación de la selección aplicada, se obtuvo calculando el diferencial de selección. Este es el valor fenotípico de los individuos seleccionados como padres, expresado como una desviación del valor fenotípico poblacional. Este corresponde al valor fenotípico promedio de todos los individuos en la generación anterior, antes que la selección se haya aplicado (116).

10. CAMBIOS CONDUCTUALES PROVOCADOS POR LA SELECCION PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR.

10.1. ACTIVIDAD LOCOMOTORA Y FOTOCONDUCTA LARVAL.

Una placa de vidrio de 7,5 x 14,5 cm, se cubrió con una capa de agar de 3 mm de espesor al 2 por ciento. Una vez enfriado el agar, larvas de 108 horas de edad se depositaron de a una sobre la zona central de esa placa con agar. Después de un periodo de ambientación de cada individuo, fluctuando entre 30 y 60 sec, considerado terminado cuando la larva comenzaba a des

plazarse activamente sobre el agar, se dibujó durante 3 min la trayectoria de cada individuo. Para este propósito, se a copló una cámara lúcida a un microscopio Wild M5.

Al costado izquierdo de la placa con agar, se ubicó un porta lámpara con una ampolleta de 40 watts, a una distancia de 40 cm. Cada dibujo de la trayectoria de cada larva, se dividió por una línea paralela al plano del foco de luz. Esta línea cruzó por el punto en que se comenzó a dibujar la trayectoria de cada larva (marcado por una x en cada uno de los dibujos de la Figura 7). Esa línea definió dos superficies. Una cercana al foco de luz ("hacia la luz") y otra más alejada ("alejarse de la luz"). El porcentaje del recorrido total realizado en cada una de esas superficies, proporcionó una es timación de la fotoconducta larval.

La actividad locomotora individual, se obtuvo a partir de la distancia total recorrida por cada una de las larvas probadas, dentro de un período de 3 min, independiente del plano en el cual ocurrió. Cada una de las trayectorias se midió con un curvímeter de marca Hoffritz. Este instrumento se des plazó sobre la línea dibujada con cámara lúcida, representando la trayectoria de cada una de las larvas. Las unidades de longitud marcadas por este curvímeter, se convirtieron a cen tímetros, realizando las transformaciones apropiadas.

10.2. FORMA DE REPTACION.

Dibujando las trayectorias de los diferentes grupos de larvas se observó que la forma de reptar de cada grupo parecía diferir, especialmente cuando las larvas alteraban la dirección de su desplazamiento.

Sobre el agar, las larvas de *D. melanogaster* de una edad de 108 horas, alteran la dirección de su desplazamiento, reptando lateralmente o girando en 180 grados. Las formas que adquieren estos giros, recuerdan a la de un huevo, de una pera y de un cigarro. Los cambios de dirección parecen "construirse" sobre tres movimientos: *hacia adelante, hacia un costado y hacia atrás*. Aquellos en forma de un cigarro, tienen un desplazamiento lateral mínimo en comparación con los en forma de un huevo o de una pera. Los giros se caracterizan porque el movimiento hacia atrás se continúa, casi siempre, en un desplazamiento rectilíneo. En contraste, los cambios de dirección cuyo resultado neto es un desplazamiento lateral, generalmente tienen un movimiento hacia atrás corto seguido por un movimiento lateral prolongado.

En cada uno de los cambios de dirección, representados en los dibujos de las trayectorias larvales, se trazaron secantes re

lativas a cada uno de los movimientos básicos (hacia adelante, lateral y hacia atrás). La secante correspondiente al desplazamiento lateral, cortaba a las otras dos describiendo un cierto ángulo. Estos se midieron con un instrumento apropiado de la Compañía C. Thru, Ruler, U.S.A. Cuando los cambios de dirección adoptaban la forma de un cigarro, se trazaron dos secantes representando los movimientos hacia adelante y hacia atrás. El ángulo descrito por estas secantes al cortarse, se midió con el instrumento ya anotado más arriba.

Complementando las mediciones de ángulos, se contó también el número de veces que cada una de las larvas probadas alteraba la dirección de su desplazamiento, dentro de un período de tres minutos.

Las larvas estudiadas en las secciones (10.1) y (10.2), provienen de la población original no seleccionada (la cepa Oregón R-C) y de la generación F_{20} de las líneas excavadora y no excavadora. La población base se utilizó como un control para los otros dos grupos.

11. OTRAS DIFERENCIAS ENTRE LAS LINEAS SELECCIONADAS Y LA POBLACIÓN BASE.

El objetivo de estos experimentos es conocer si la selección

para excavar y para no excavar, también había modificado rasgos asociados con la adecuación biológica, como son la fertilidad de las hembras de las líneas seleccionadas, la velocidad de apareamiento, las preferencias en la elección del macho, la selección del sitio de pupación y la fecundidad.

Los experimentos correspondientes se describen junto a los resultados, en la sección (9) de ese Capítulo.

12. CRUZAMIENTOS DIALELICOS.

Las cepas utilizadas se describen en la sección (1.1) del presente Capítulo. Ellas son la Oregon R-C, la *vestigial* (*vg*), la *yellow* (*y*) y la *taxi* (*tx*). La conducta excavatoria de las larvas de cada una de estas cepas se estudió entre las 60 y las 120 horas de desarrollo, anotando el número de larvas teñidas y sin teñir cada 12 horas. En cada uno de estos períodos, se controlaban series de 20 tubos conteniendo medio adicionado con carbón en la zona inferior, cada tubo se sembró con 30 huevos de la cepa correspondiente.

En las mismas condiciones experimentales se estudió la excavación del sustrato por las larvas de la generación F_1 , obtenidas al cruzar moscas vírgenes de las 4 cepas indicadas en el párrafo anterior, en todas las combinaciones posibles.

Los resultados obtenidos se analizaron según el modelo aditivo dominante propuesto por Hayman (107, 108) y por Jinks (109). Estos autores extienden el análisis genético de rasgos que varían en forma continua, de los cruces entre dos líneas consanguíneas a cruces entre varias líneas consanguíneas.

En la presente Tesis no se realizó ningún esfuerzo para constatar el grado de consanguinidad de las cepas utilizadas, pero dadas las diferencias marcadas en la capacidad para excavar de las larvas de las cepas Oregon R-C, *taxi*, *yellow* y *vestigial* (véase en el capítulo de Resultados la sección (9)), pareció razonable la aplicación del método biométrico señalado en el párrafo anterior. Este se funda en el análisis de los promedios, las varianzas y las covarianzas² del rasgo en estudio, calculadas a partir de las generaciones F_1 y de las cepas parentales.

La varianza de cada una de las F_1 , obtenidas al cruzar cada una de las cepas parentales con las restantes, se computó a partir de los promedios

² El grado de semejanza entre generaciones o entre grupos de una generación, puede expresarse como un componente de la varianza que estime la cantidad de variación que es común a los miembros de esas generaciones o grupos, por ejemplo, entre padres e hijos. Este parámetro se denomina covarianza y como es una fracción de la varianza fenotípica total, está constituida por un componente genético y por uno ambiental (para detalles véase la referencia (116)).

de larvas teñidas de cada uno de los cruces recíprocos. Esta varianza se denomina (V_r). La covarianza (W_r), se computó a partir de los promedios de larvas teñidas de las líneas parentales (ubicados en la diagonal de la Tabla 22) y de los promedios recíprocos ponderados de las F_1 . Además, se estimó la varianza total de todas la F_1 , (V_{OL1}), y también la varianza de los padres, (V_{OLO}) (para mayores detalles estadísticos consultense las referencias (110), (111), (112) y (113)).

Otras características del procedimiento de Hayman (111) para el análisis de la varianza de tablas dialélicas, se proporcionan en la sección (9.3) del capítulo de Resultados. Esto se consideró necesario para una mejor comprensión de nuestros hallazgos.

13. CRUZAMIENTOS ENTRE LAS CEPAS VESTIGIAL (NO EXCAVADORA) Y OREGON R-C (EXCAVADORA).

Se analizó genéticamente la fotoconducta larval porque se encontró que las condiciones de iluminación modificaban la microdistribución de las larvas de ambas cepas en el medio nutritivo (véase la sección (3) del capítulo de Resultados).

El estudio genético de la frecuencia de cambios de dirección, se basa en los resultados del proceso selectivo para no exca

var. Uno de sus efectos fue introducir cambios en la forma en que reptan las larvas *no excavadoras* (véase la subsección (7.3) del capítulo de Resultados).

La disección genética de esas dos conductas, se basa en la obtención de las generaciones F_1 , F_2 y en los retrocruces de la F_1 con cada uno de los padres (las cepas *vestigial* y *Oregón R-C*). Los datos se registraron de acuerdo con el procedimiento detallado en la sección (10) del presente Capítulo.

La fotoconducta larval se estimó como el porcentaje de desplazamiento total de cada larva, efectuado hacia la luz (véase la sección (10) del presente Capítulo para detalles). La frecuencia de cambios de dirección se obtuvo contando el número de veces que, en un tiempo de tres minutos, cambiaban de dirección las larvas de las cepas parentales, de la F_1 , de la F_2 y de los retrocruces.

Una vez obtenidos los datos, se estimaron los componentes ambiental y genético, subdividiendo éste último en componentes aditivo, dominante y epistático, según el método descrito por Mather (113). Utilizando los promedios de las cepas parentales, de las F_1 de las F_2 y de los retrocruces, se estimó también el número de "factores efectivos" que segregan y que resumen la mayor parte de la varianza genética (113, 114).

RESULTADOS

1. EXPERIMENTOS CON CUATRO TIPOS DE MEDIO DE CULTIVO. A, B,
C Y D

Después de 108 horas de desarrollo, el 100 por ciento de las larvas criadas en tubos con medio sin carbón, presentan el tracto digestivo transparente. En los tubos denominados B, y en los de tipo D, todas las larvas tienen carbón en el tracto digestivo. En los tubos C, alrededor de un 85 por ciento de las larvas han ingerido medio con carbón y el 15 por ciento restante exhibe el tracto digestivo sin vestigios de ese producto (véase la Figura 1).

2. EFECTO DEL TIEMPO SOBRE LAS CONDUCTA EXCAVATORIAS DE LAS
LARVAS DE *DROSOPHILA*

La Tabla 1 y la Figura 2, resumen el efecto de la edad sobre la excavación del sustrato por las larvas Oregon R-C de *D. me*lanogaster. A las 60 horas de desarrollo un 7,6 por ciento de la población dispersa a la parte inferior del medio de cultivo. Durante el desarrollo posterior, las larvas penetran

TABLA 1

LA CONDUCTA EXCAVATORIA LARVAL DE LA CEPA OREGON R-C DE D. melanogaster^a

	Tiempo de desarrollo (horas)					
	60	72	84	96	108	120
Larvas sin teñir	235	340	205	30	17	10
Larvas teñidas	25	85	216	376	457	429
Porcentaje de larvas teñidas	7.58	21.25	53.11	91.78	96.78	98.82
Varianza de larvas teñidas	7.37	2.22	6.13	0.89	0.21	0.12

^aLa conducta excavatoria de las larvas en el medio de cultivo se midió para diferentes intervalos de tiempo.

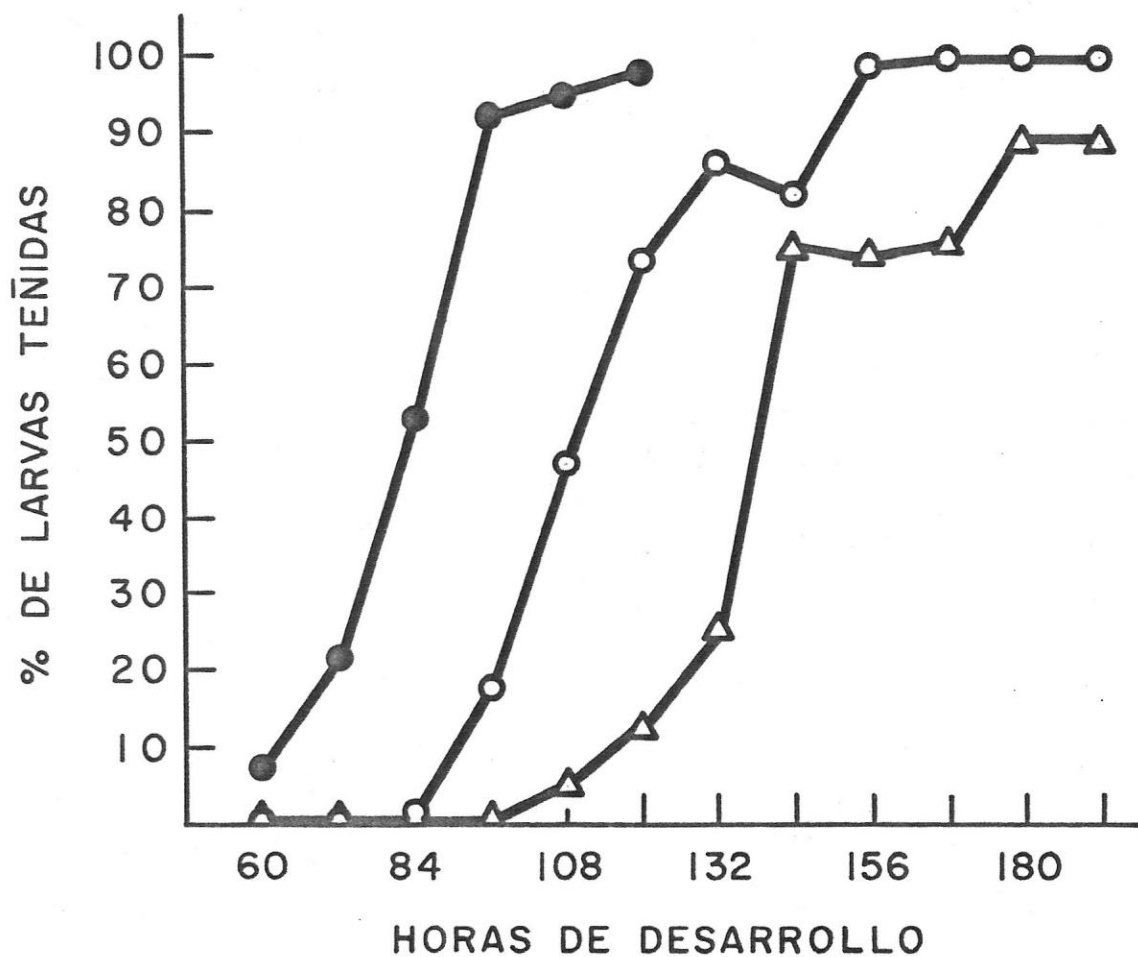


Figura 2: Efecto de la edad larval sobre la conducta excavatoria de *D. melanogaster* ● , de *D. pavana* ○ y de *D. gaucha* △

hasta las zonas más profundas del sustrato con una rapidez variable, dependiendo del tiempo que permanecen en el medio de cultivo. Alrededor de un 8 por ciento de las larvas no ingieren medio con carbón durante todo el período larval (60 a 120 horas).

La Figura 2 y la Tabla 2 muestran el efecto del tiempo sobre la conducta excavatoria de las larvas de la cepa "La Serena" de *D. pavani*. A las 60 horas de desarrollo el 100 por ciento de las larvas presentan los tractos digestivos sin carbón. A las 72 horas de sembrados los huevos, un 0,01 por ciento de las larvas emergidas de ellos han llegado a la zona con carbón. Este porcentaje se incrementa en función del tiempo hasta alcanzar a un 100 por ciento a las 168 horas de edad.

La Tabla 3 y la Figura 2 muestran que durante las primeras 96 horas de desarrollo, las larvas de la cepa "Tainhas" de *D. gaucha* permanecen en las capas superiores del sustrato. A mayores tiempos de desarrollo, excavan el medio de cultivo hasta alcanzar la zona con carbón. A las 192 horas, un 91 por ciento de las larvas han ingerido medio con carbón.

TABLA 2

LA CONDUCTA EXCAVATORIA LARVAL DE LA CEPA "LA SERENA" DE D. pavani^a

	Tiempo de desarrollo (horas)											
	60	72	84	96	108	120	132	144	156	168	180	192
Larvas sin teñir	184	247	385	355	152	79	71	50	9	-	-	-
Larvas teñidas	-	3	6	95	146	264	355	290	411	396	330	359
Porcentaje de larvas teñidas	-	0.01	1.8	18.80	48.15	74.78	87.42	86.42	97.53	100.00	100.00	100.00
Varianza de larvas teñidas	-	2.39	3.95	2.22	4.95	6.82	3.22	2.01	0.28	-	-	-

^aLa conducta excavatoria de las larvas en el medio de cultivo se midió para diferentes intervalos de tiempo.

TABLA 3

LA CONDUCTA EXCAVATORIA LARVAL DE LA CEPA "TAINHAS", DE
D.gaucho.^a

	Tiempo de desarrollo (horas)											
	60	72	84	96	108	120	132	144	156	168	180	192
Larvas sin teñir	366	380	377	336	376	292	200	79	76	23	22	25
Larvas teñidas	-	-	-	-	15	46	102	242	212	292	176	253
Porcentaje de larvas teñidas	-	-	-	-	5.52	13.20	35.03	75.37	75.12	89.83	89.11	91.00
Varianza de larvas teñidas	-	-	-	-	1.31	4.62	7.60	3.92	9.74	1.74	1.63	1.23

^aLa conducta excavatoria de las larvas en el medio de cultivo se midió para diferentes intervalos de tiempo.

3. CONDICIONES DE ILUMINACION

La Tabla 4 resume el efecto del tiempo y el efecto de la con dición luz/oscuridad sobre la distribución de las larvas Ore gon R-C de *D. melanogaster* en el medio de cultivo. En la os curidad y después de las 72 horas de desarrollo, las larvas excavan en mayor proporción que con una iluminación constante. El análisis estadístico (prueba de x^2) de los dos grupos de larvas, indica que las diferencias en actividad excavatoria son significativas (84 a 120 horas de edad).

La Tabla 5 muestra los efectos del tiempo y de las condicio- X
nes de iluminación sobre la distribución en el sustrato de ^
las larvas de la mutante *vestigial* de *D. melanogaster*. Las larvas criadas en la oscuridad penetran hasta la zona con car bón en una proporción sustancialmente mayor que cuando se de sarrollan con una luz permanente.

4. ORIENTACION CON RESPECTO A LA GRAVEDAD

La Tabla 6 ilustra el efecto de la orientación con respecto a la gravedad sobre la distribución en el medio de cultivo de las larvas Oregon R-C de *D. melanogaster*. Con excepción de las larvas de 60 y de 84 horas de edad, hay marcadas diferenen

TABLA 4

EFFECTOS DEL TIEMPO Y DE LAS CONDICIONES DE ILUMINACION SOBRE LA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS OREGON R-C DE D. melanogaster

	Tiempo de desarrollo (horas)					
	60	72	84	96	108	120
<u>Iluminación</u>						
Larvas sin teñir	340	310	241	61	66	48
Larvas teñidas	5	77	107	320	274	270
Porcentaje de larvas teñidas	1.75	22.01	30.97	83.75	71.02	83.48
Varianza de larvas teñidas	0.30	7.89	6.70	1.06	17.91	1.61
<u>Oscuridad</u>						
Larvas sin teñir	415	366	231	73	33	19
Larvas teñidas	3	73	198	397	419	455
Porcentaje de larvas teñidas	0.73	15.55	46.37	84.32	92.58	95.58
Varianza de larvas teñidas	0.03	1.62	5.66	1.00	0.17	0.14
Prueba de x^2 (df=1)	1.24	0.04	26.54	8.04	29.80	46.60
	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p<0.05	p<0.05	p<0.05

TABLA 5

EFFECTOS DEL TIEMPO Y DE LAS CONDICIONES DE ILUMINACION SOBRE LA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS VESTIGIAL DE D. melanogaster.

	Tiempo de desarrollo (horas)					
	60	72	84	96	108	120
<u>Iluminación</u>						
Larvas sin teñir	494	495	427	485	490	321
Larvas teñidas	-	7	17	17	24	116
Porcentaje de larvas teñidas	-	1.25	4.68	3.41	4.98	25.37
Varianza de larvas teñidas	-	0.31	1.64	1.76	0.71	6.71
<u>Oscuridad</u>						
Larvas sin teñir	212	184	120	29	7	19
Larvas teñidas	1	27	59	143	157	92
Porcentaje de larvas teñidas	0.81	13.93	68.64	85.74	96.32	83.67
Varianza de larvas teñidas	0.03	3.06	4.10	2.20	0.28	2.10
Prueba de x^2 (df=1)	-	0.6	22.10	45.14	96.48	2.54
		p<0.05	p<0.05	p<0.05	p<0.05	p>0.05

TABLA 6

EFFECTOS DEL TIEMPO Y DE LA GRAVEDAD SOBRE LA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS DE LA CEPA OREGON R-C DE D. melanogaster

	Tiempo de desarrollo (horas)					
	60	72	84	96	108	120
<u>Tubos "boca arriba"</u>						
Larvas sin teñir	340	310	241	61	66	48
Larvas teñidas	5	77	107	320	274	270
Porcentaje de larvas teñidas	1.75	22.01	30.97	83.75	71.02	83.48
Varianza de larvas teñidas	0.30	7.89	6.70	1.06	17.91	1.61
<u>Tubos "boca abajo"</u>						
Larvas sin teñir	288	194	287	50	6	6
Larvas teñidas	13	110	128	187	52	52
Porcentaje de larvas teñidas	3.28	32.39	30.95	81.20	93.42	90.27
Varianza de larvas teñidas	0.41	4.82	3.66	5.62	1.21	1.99
Prueba de x^2 (df=1)	2.04	5.46	0.44	23.60	148.40	137.60
	p>0.05	p<0.05	p>0.05	p<0.05	p<0.05	p<0.05

cias en la excavación del sustrato entre las larvas criadas en los tubos "boca arriba" y aquellas criadas en los tubos "boca abajo". El análisis estadístico de estas diferencias (prueba de x^2), indica que ellas son significativas.

5. DENSIDAD LARVAL

La Tabla 7 muestra el efecto de la densidad de larvas sobre la conducta excavatoria, medida a las 108 horas de edad. Un aumento en la densidad poblacional incrementa la proporción de larvas teñidas. Sin embargo, a pesar del aumento en el número de larvas, una fracción de la población siempre permanece en la superficie.

La Tabla 7 también muestra cuando hay una larva por tubo. Aproximadamente el 50 por ciento de las larvas excavan hasta alcanzar el medio nutritivo con carbón; el otro 50 por ciento permanece en las capas superficiales del sustrato.

6. SELECCION PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR

6.1. SELECCION PARA NO EXCAVAR

La Tabla 8 muestra los promedios y las varianzas de larvas

TABLA 7 .

EFFECTO DE LA DENSIDAD DE PREADULTOS SOBRE LA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS OREGON R-c DE D. melonogaster.^a

Número de huevos	Larvas sin teñir	Larvas teñidas	Porcentaje de larvas teñidas	Varianza de larvas teñidas
1	7	8	53.33	-
10	67	53	46.11	30.84
20	77	159	68.45	3.28
30	66	274	71.02	17.91
40	19	452	95.97	0.83
50	59	545	89.60	2.85
60	75	618	88.82	1.19

^aLas larvas anotadas habían permanecido en el medio de cultivo por 108 horas.

TABLA 8
SELECCION PARA BAJA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS
DE D.melanogaster.^a

Generación	Larvas sin teñir	Larvas teñidas	Porcentaje de larvas teñidas	Varianza de larvas teñidas
Padres	17	457	96.32	0.20
1	46	423	90.54	0.51
2	139	377	73.60	2.32
3	124	326	70.20	2.93
4	270	281	50.41	4.53
5	217	254	57.79	5.72
6	281	191	42.29	10.41
7	102	389	75.64	2.25
8	140	362	73.14	2.58
9	205	268	56.17	3.98
10	108	323	75.23	4.04
11	242	249	51.88	3.23
12	213	294	58.32	2.87
13	274	126	38.59	8.64
14	282	192	38.54	3.44
15	172	103	44.33	7.95
16	324	207	39.75	2.58
17	194	254	56.96	4.54
18	115	168	50.03	5.94
19	276	186	40.24	4.89
20	314	192	37.61	2.85
21	282	201	41.59	0.95

^aLas larvas anotadas habían permanecido en el medio de cultivo por 108 horas.

teñidas, estimadas al seleccionar para no excavar. El progreso de este proceso esta representado gráficamente en la Figura 3. A las 108 horas de desarrollo, un 96 por ciento de las larvas de la población original no seleccionada se tiñen con carbón. Después de 21 generaciones de selección, un 41 por ciento de las larvas presentan carbón en el tracto digestivo.

Durante las primeras 6 generaciones la selección es más efectiva que en las siguientes, llegando al 42 por ciento en la sexta. La séptima mostró un porcentaje de 75 por ciento. En las siguientes 6 generaciones ese porcentaje disminuye hasta alcanzar un 38 por ciento en la generación F_{13} . Las 7 generaciones siguientes no muestran mayor progreso y la selección tiende a estabilizarse.

Durante las primeras 6 generaciones las varianzas aumentan desde 0,20 (población original no seleccionada) a 10,41 (F_6). En las siguientes 15, fluctúan entre 8,64 (F_{13}) y 0,95 (F_{21}).

La Tabla 9 y la Figura 3 (generaciones F_{23} a F_{62}) muestran los resultados del relajamiento de la selección. Este resulta en una pérdida de las diferencias alcanzadas previamente. La convergencia con la población original no seleccionada no es total y entre las generaciones F_{47} y F_{62} el porcentaje de larvas teñidas fluctúa entre un 80 a u 85 por ciento.

Figura 3: El progreso de la selección para no excavar (círculos negros). Los porcentajes de larvas teñidas en la población base se muestran con círculos sin llenar.

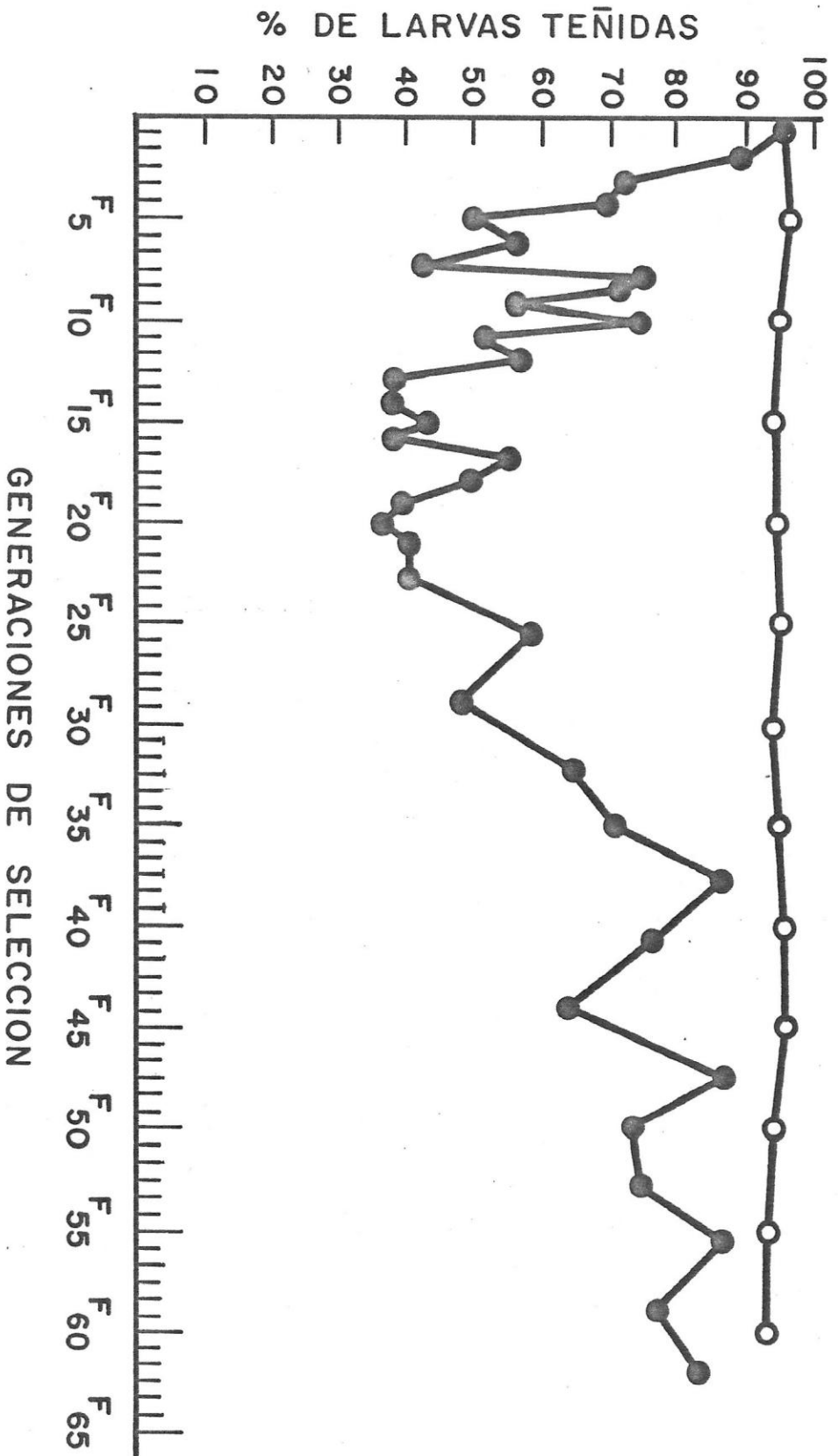


TABLA 9

RELAJAMIENTO DE LA SELECCION PARA BAJA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS DE D.melanogaster.^a

Generación	Larvas sin teñir	Larvas teñidas	Porcentaje de larvas teñidas	Varianza de larvas teñidas
23	282	201	41.59	0.95
26	175	269	58.99	5.03
29	233	224	48.93	0.85
32	170	321	65.38	2.53
35	128	285	71.13	4.18
38	52	344	87.92	1.43
41	70	255	77.81	1.18
44	163	281	64.66	9.39
47	41	253	88.45	1.89
50	91	264	74.41	4.84
53	99	288	75.23	4.35
56	43	330	87.78	3.12
59	75	311	78.23	6.26
62	55	293	83.75	1.03

^aLas larvas anotadas habían permanecido en el medio de cultivo por 108 horas.

La Tabla 10 compara los porcentajes de larvas teñidas antes y después del relajamiento de la selección, con respecto a la población original no seleccionada. Se observa que las diferencias alcanzadas previamente tienden a perderse. Las diferencias entre la población seleccionada y la población original disminuyen a la mitad una vez que el proceso selectivo se relaja.

La Figura 4 muestra la respuesta a la selección para no excavar, medida por el porcentaje de larvas teñidas a lo largo de 20 generaciones, versus el diferencial de selección acumulado, es decir, la diferencia entre el promedio poblacional y el promedio de los individuos seleccionados como progenitores, tal como lo recomienda Falconer (116). Este gráfico permite determinar la llamada heredabilidad realizada, computada como la razón promedio de la respuesta a la selección en una serie de generaciones. La pendiente de regresión es igual a 0,2020 y su error tipo es igual a ± 0.093 . La heredabilidad realizada (h^2) para la línea de baja conducta excavatoria es aproximadamente de un 20 por ciento.

6.2. SELECCION PARA EXCAVAR

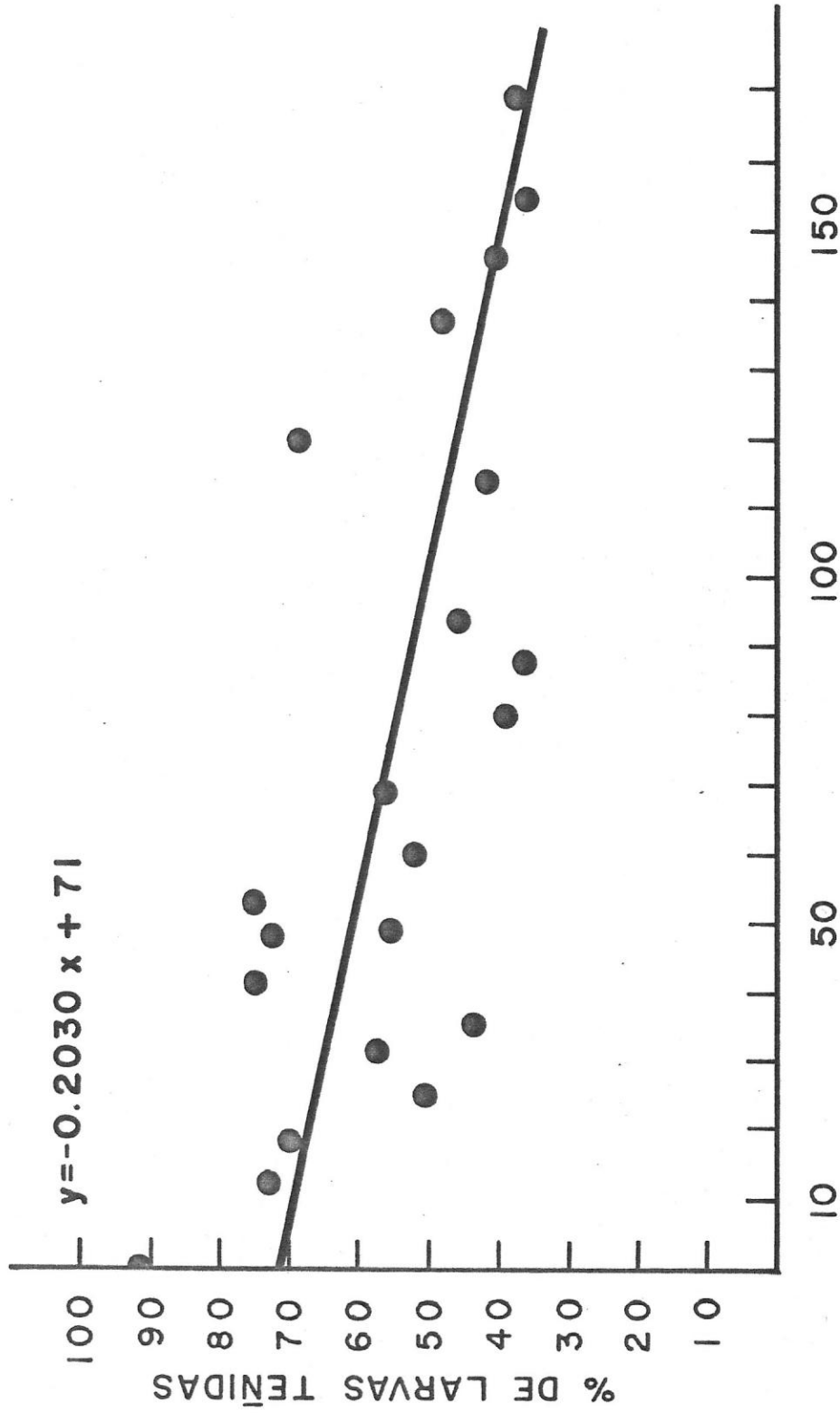
La Tabla 11 y la Figura 5 muestran los resultados de la selec

TABLA 10

COMPARACION DE LOS PORCENTAJES DE LARVAS TEÑIDAS ANTES Y DESPUES DEL RELAJAMIENTO DE LA SELECCION, EN LA LINEA SELECCIONADA PARA BAJA CONDUCTA EXCAVATORIA.

Generación	Porcentaje de larvas teñidas	Diferencia respecto a la población original.
Padres	96.32	-
Antes de relajar la selección		
5	57.79	38.53
10	75.23	21.09
15	44.23	51.99
20	37.61	58.71
Promedio	53.54	42.58
Despues de relajar la selección		
23	41.59	54.73
38	87.92	8.40
53	75.23	21.09
62	83.75	12.57
Promedio	72.12	24.20

Figura 4: Respuesta a la selección para no excavar versus el diferencial acumulado de selección.



DIFERENCIAL ACUMULADO DE SELECCION

TABLA 11
SELECCION PARA ALTA CONDUCTA EXCAVATORIA DE LAS LARVAS
DE D.melanogaster.^a

Generación	Larvas sin teñir	Larvas teñidas	Porcentaje de larvas teñidas	Varianza de larvas teñidas
Padres	340	19	3.70	0,51
1	291	126	31.73	1.76
2	315	66	27.16	5.33
3	329	36	16.01	5.64
4	376	93	20.62	1.80
5	359	144	29.92	2.24
6	397	86	19.73	2.45
7	273	161	35.57	3.13
8	365	90	19.36	3.62
9	182	194	54.42	4.71
10	327	64	15.33	1.78
11	426	66	15.12	6.56
12	310	44	13.77	2.28
13	407	39	9.27	1.30
14	326	54	15.13	1.43
15	399	24	5.03	1.34
16	345	73	15.48	2.26
17	367	24	5.94	1.55
18	270	162	37.50	4.42
19	353	83	25.04	2.81
20	345	58	15.67	4.60
21	406	20	4.68	0.53

^aLas larvas seleccionadas tenían 60 horas de edad.

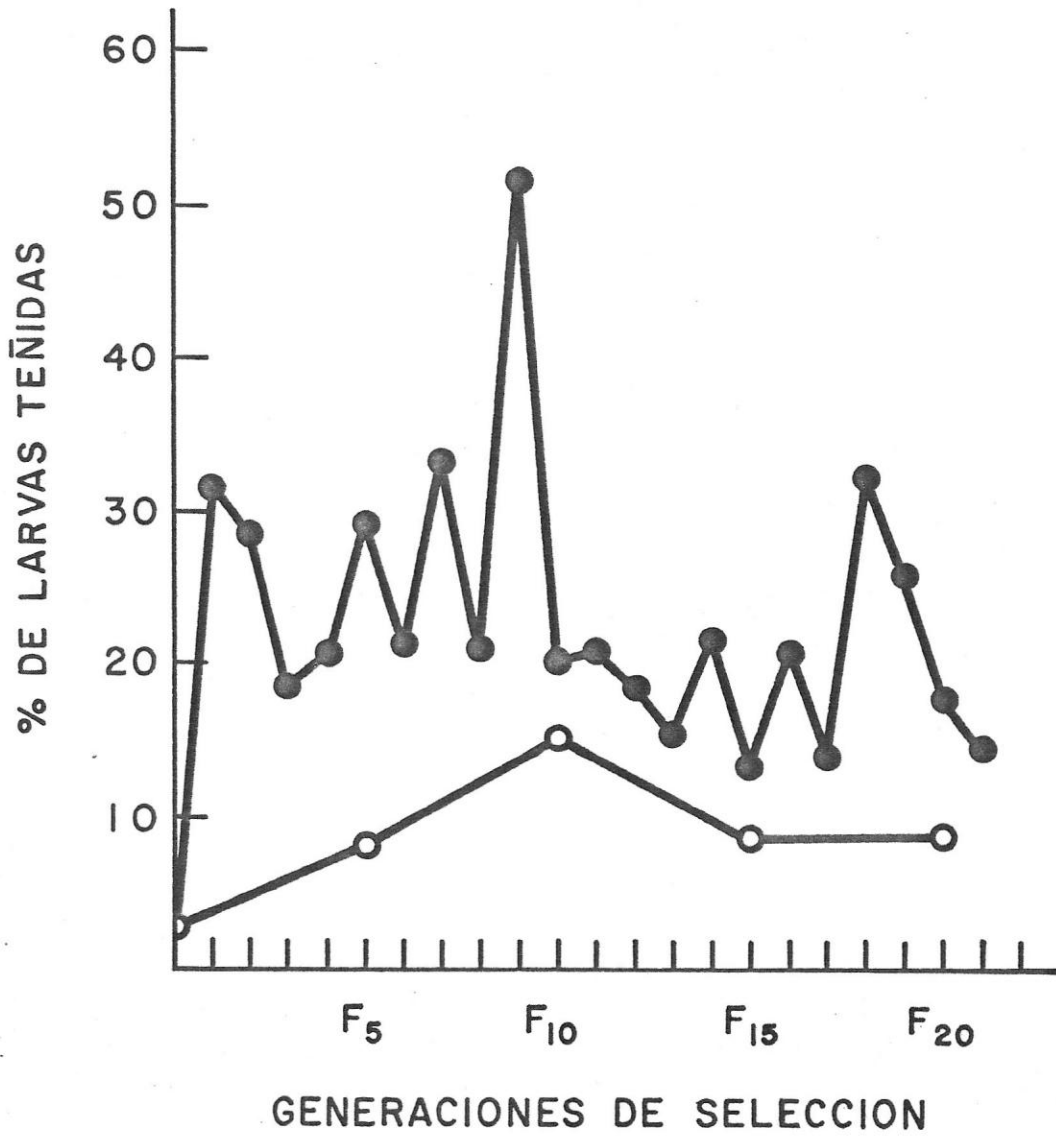


Figura 5: El progreso de la selección para excavar (círculos negros). Los porcentajes de larvas teñidas en la población base se muestran con círculos sin llenar.

ción para excavar. No es posible aumentar sustancialmente el porcentaje de larvas teñidas respecto a la población original no seleccionada. La pendiente de la línea de regresión de la respuesta a la selección respecto al diferencial acumulado de selección, es igual a 0,00123, es decir, después de 25 generaciones de selección para excavar, aumenta levemente el porcentaje de larvas teñidas (1 por ciento), medido a las 60 horas de desarrollo.

En la Figura 6 se comparan las larvas de la población original no seleccionada, con las larvas de las líneas seleccionadas, estableciendo la proporción de larvas teñidas en las generaciones F_{12} y F_{20} . La línea *excavadora* no se diferencia de la población original. En la línea *no excavadora* la proporción de larvas teñidas con carbón es sustancialmente menor que en la población base, indicando que la selección para *no excavar* fue exitosa ya en la F_{12} hasta la F_{20} y que la selección para *excavar* no tiene respuesta. Esta última impresión no es totalmente correcta como se mostrará en las dos secciones siguientes.

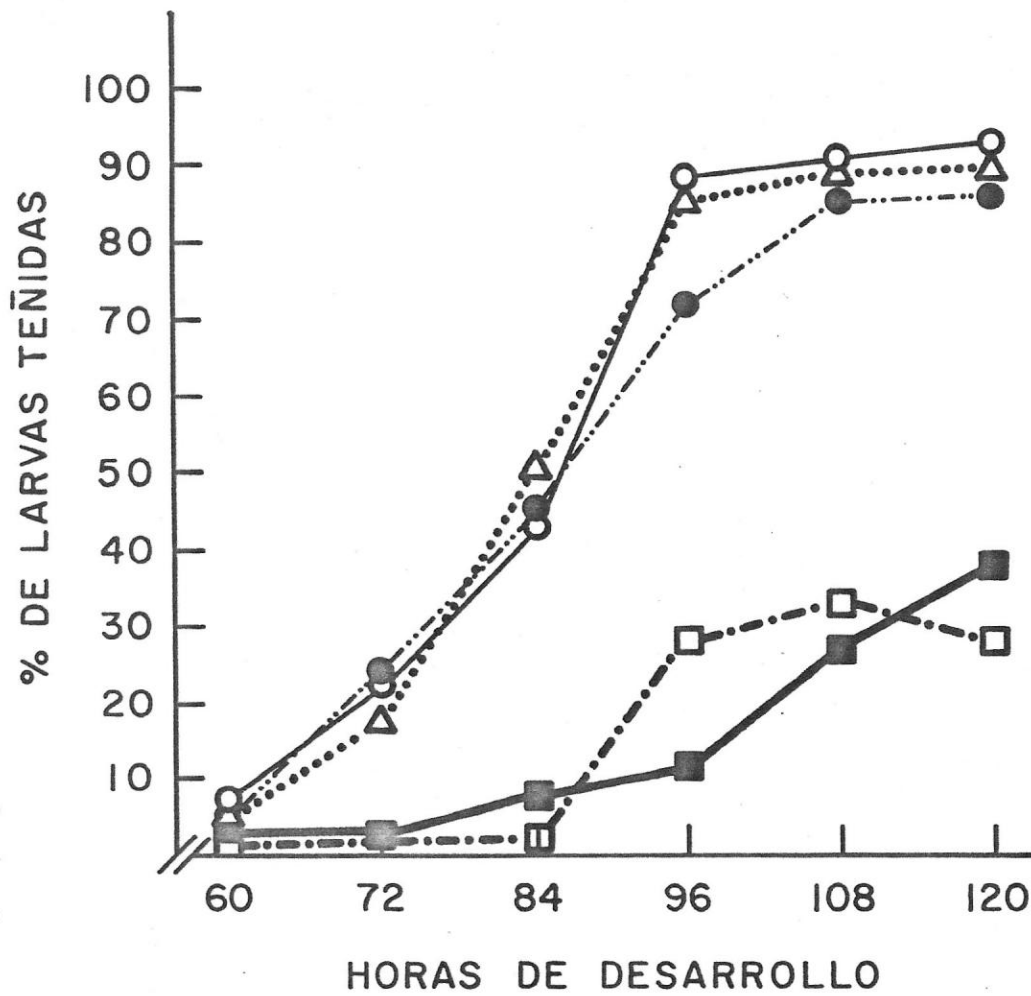


Figura 6: Comparación de la conducta excavatoria a lo largo del desarrollo larval. Población base ○. Línea excavadora: F₁₂ ●, F₂₀ △. La línea no excavadora: F₁₂ ■, F₂₀ □.

7. CONDUCTA DE LAS LARVAS SELECCIONADAS PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR

7.1. ACTIVIDAD LOCOMOTORA

En la Tabla 12 se compara la actividad locomotora de las larvas de la población original no seleccionada con respecto a la de las larvas de las líneas *excavadora* y *no excavadora*. Las larvas *excavadoras* tienen una movilidad mayor que las de la población base (controles) y que las de la línea *no excavadora*. Las larvas de esta última exhiben una actividad locomotora menor que las de la población original (véase también la Figura 7). La selección para *excavar* y para *no excavar* modifica la actividad locomotora larval.

7.2. ORIENTACION CON RESPECTO A LA LUZ

La Tabla 13 muestra los porcentajes de reptación de las larvas de las líneas seleccionadas y de la población base, en el agar de la zona cercana al foco de luz y en aquella zona más alejada. Entre un 70 a un 75 por ciento de la reptación total se realiza en el agar de la zona alejada del foco de luz. La selección aplicada durante 20 generaciones no modificó la fotoconducta de las larvas de las líneas seleccionadas.

TABLA 12

ACTIVIDAD LOCOMOTORA DE LAS LARVAS DE LA POBLACION ORIGINAL Y DE LA F₂₀
DE LAS LINEAS DE ALTA Y BAJA CONDUCTA EXCAVATORIA^a

Generación	Número de Larvas probadas	Promedio de la actividad locomotora ^b (cm)	Varianza de la actividad locomotora	Test de "t" respecto a la población original	Grados de libertad
Población original	47	3.93	1.97	-	-
Línea de alta excavación (F ₂₀)	47	4.85	1.96	3.311 *	92
Línea de baja excavación(F ₂₀)	50	3.20	1.38	2.811 *	95

^aLas larvas probadas tenían 108 horas de edad.

^bSe registró el desplazamiento de cada larva durante 3 minutos

* p < 0.001

Figura 7: Patrones de reptación sobre una placa de vidrio con agar: (a) cepa Oregón R-c, (b) cepa vestigial, (c) y (d) híbridos entre esas cepas, (e) larvas de la línea excavadora, (f) larvas de la línea no excavadora.

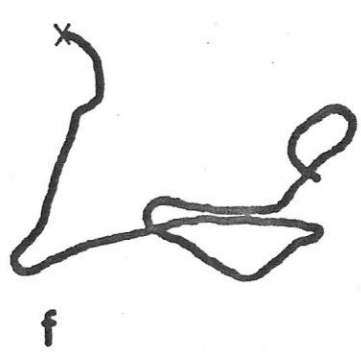
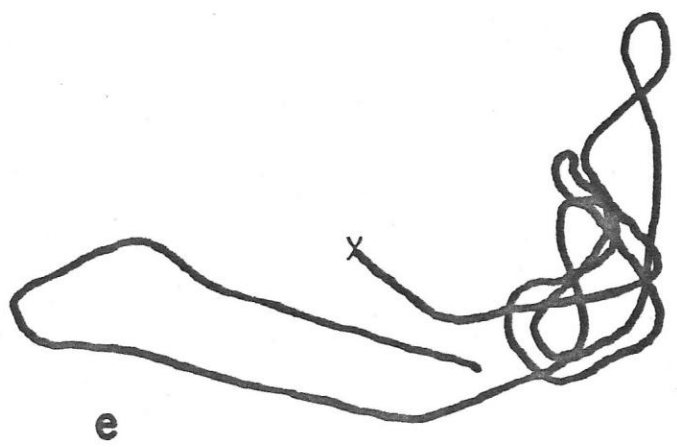
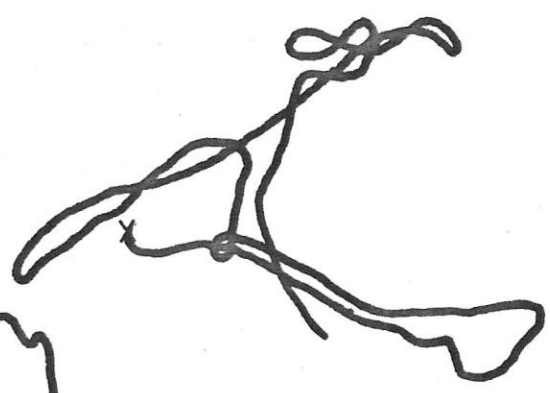
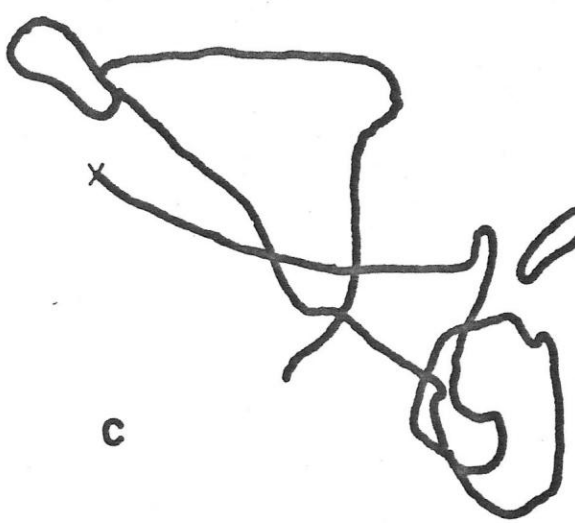
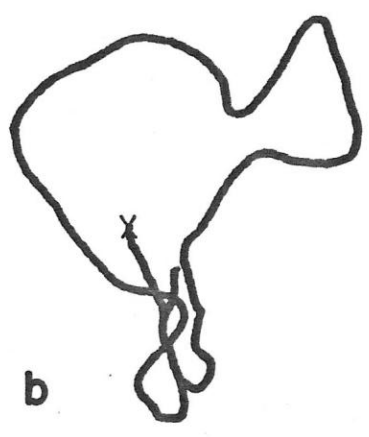
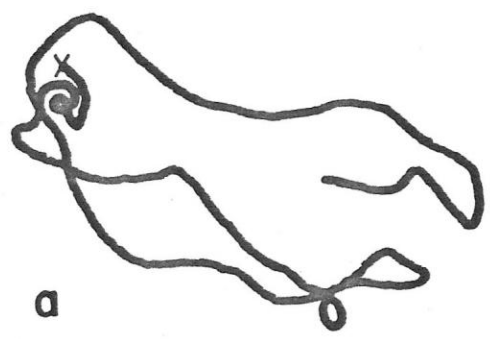


TABLA 29

PROMEDIOS Y VARIANZAS DEL NUMERO DE CAMBIOS DE DIRECCION DE LAS LARVAS DE LAS CEPAS VESTIGIAL Y OREGON R-c, DE LA F₁, DE LA F₂ Y DE LOS RETROCRUCES^a

Cruzamiento	Número de larvas probadas	Promedio de cambios de dirección (escala log ₁₀)	Varianza de el número de cambios de dirección (escala log ₁₀)
Cepas Parentales:			
a) vestigial	30	0.590	0.111
b) Oregon R-c	39	0.778	0.055
Híbridos F ₁	67	0.700	0.029
Híbridos F ₂	65	0.778	0.307
Retrocruce vestigial	70	0.705	0.307
Retrocruce Oregon R-c	69	0.679	0.026

^aLas larvas anotadas se observaron durante 3 minutos.

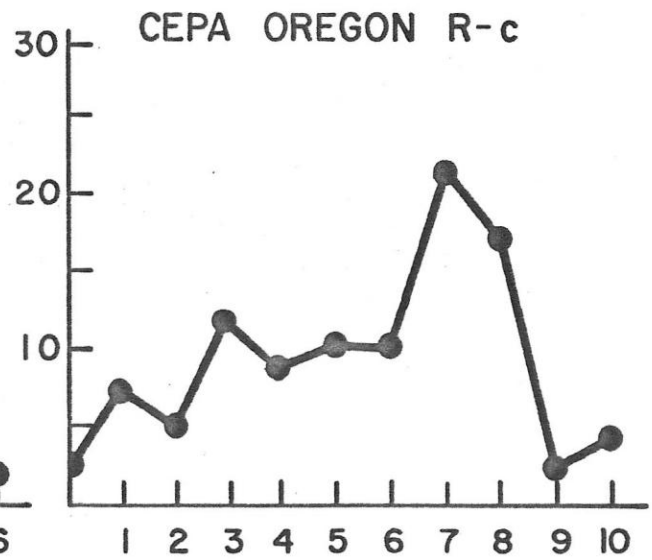
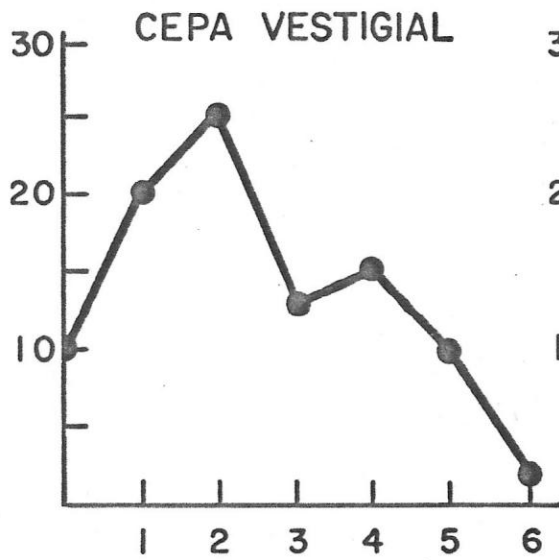
TABLA 30

ANALISIS BIOMETRICO DEL NUMERO DE CAMBIOS DE DIRECCION DE LAS
LARVAS DE D.melanogaster

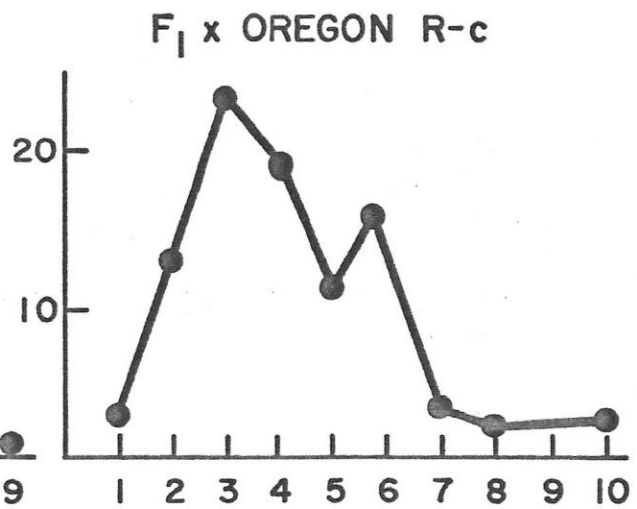
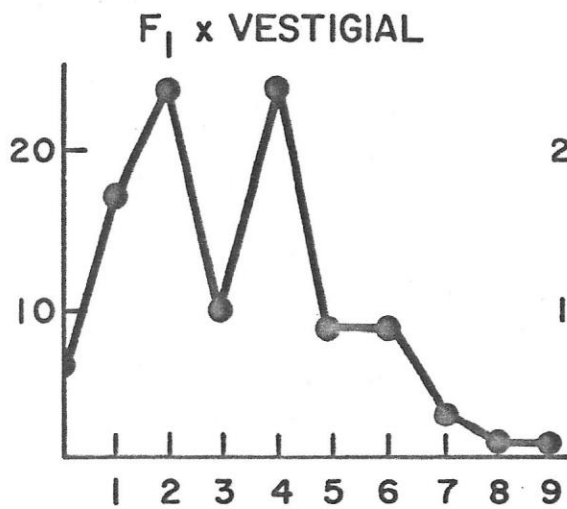
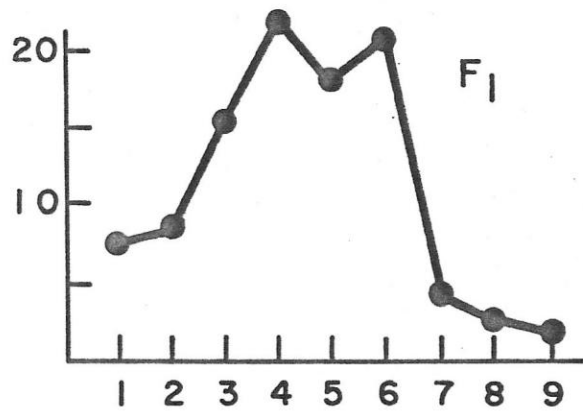
I Componentes de Variación		Valor (escala log ₁₀)
1) <u>Ambiental</u>	$V_E = \frac{V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}}{3}$	0.065
2) <u>Genético</u>	$V_G = V_{F2} - V_E$	0.242
a) <u>Dominante</u>	$V_D = V_{B1} + V_{B2} - V_{F2} - V_E$	0.000
b) <u>Aditivo</u>	$V_A = 2V_{F2} - V_{B1} - V_{B2}$	0.281
c) $\frac{V_D}{V_A} = \frac{1}{2}$	$\left[\frac{\frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2) - \bar{F}_1}{\frac{1}{2} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2)} \right]^2$	0.0144
II <u>Heredabilidades</u>		
a) En sentido amplio	$\frac{V_G}{V_P} = \frac{V_G}{V_G + V_E}$	0.7883
b) En sentido limitado	$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$	0.9334
III <u>Número de factores efectivos</u>		
	$K = \frac{\left[\frac{1}{2} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2) \right]^2}{2 V_A}$	0.01672
antilog K		1.036

Figura 21: Distribución de frecuencias del número de cambios de dirección durante la reptación larval, en las cepas vestigial y Oregón R-c (parentales), en la F_1 y en los retrocruces.

PARENTALES



PORCENTAJE



NUMERO DE CAMBIOS DE DIRECCION

con el análisis biométrico (Tabla 30), indicando nuevamente que un par de genes mayores controlan esa conducta.

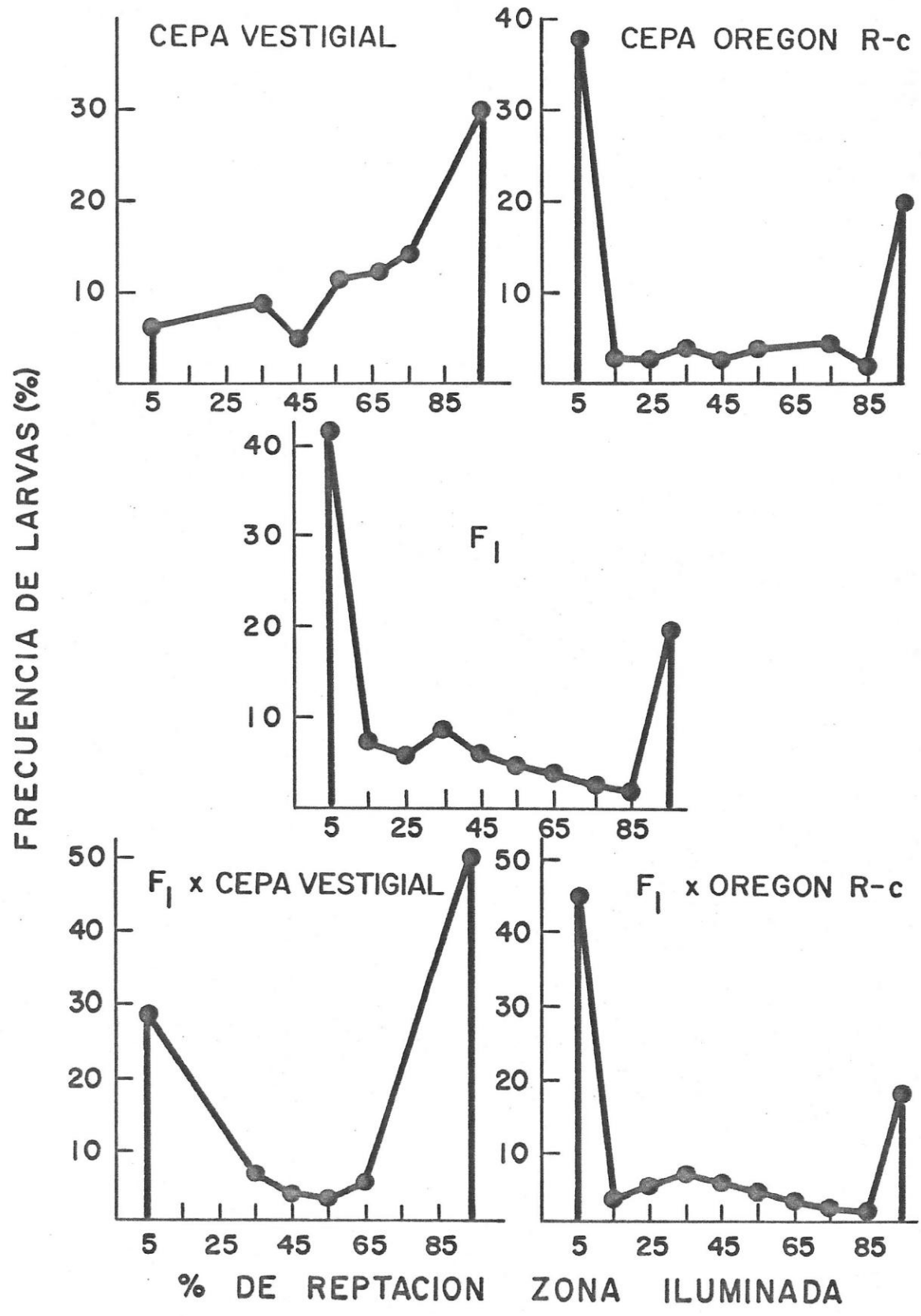
10.2 GENÉTICA DE LA FOTOCONDUCTA LARVAL

La Figura 22 expresa gráficamente la fotoconducta de las larvas Oregon R-C y *vestigial* (parentales) de la F_1 y de los retrocruces correspondientes (véase también la Tabla 28). Las larvas *vestigial* se desplazan por zonas cercanas al foco de luz en mayor proporción que las Oregon R-C. Las larvas F_1 se comportan como sus padres Oregon R-C. El retrocruce F_1 x Oregon R-C, origina una distribución similar a la obtenida al estudiar la fotoconducta de las larvas Oregon R-C. El retrocruce F_1 x *vestigial*, origina una descendencia con una fotoconducta similar a la de las larvas *vestigial*.

La varianza causada por la segregación de genes con efectos dominantes, resultó ser sustancialmente mayor que la aditiva (V_D es igual a 0,195; V_A es igual a 0,000). La razón V_D/V_A es igual a 2,22 (véase la Tabla 30 para las ecuaciones correspondientes). La heredabilidad en sentido amplio tiene un valor de 0,1034 y aquella en sentido limitado (h^2) es igual a cero. El número de factores efectivos (k) que controlan la fotoconducta de las larvas de *D. melanogaster* es igual a 1 (en el hecho es igual a 0,9449), o sea, una pareja de genes mayores con efectos dominantes.

Figura 22: Distribución de frecuencias de larvas versus el porcentaje de reptación sobre la zona iluminada de una placa con agar. Se muestran las cepas vestigial y Oregón R-c (parentales), la F_1 y los retrocruces correspondientes.

PADRES



DISCUSION

1. EXPERIMENTOS CON CUATRO TIPOS DE MEDIO DE CULTIVO. A, B, C Y D

El método empleado en la presente Tesis para estudiar la conducta excavatoria, basado en adicionar carbón al medio de cultivo (tubos C), ha permitido distinguir las larvas que se alimentan en la región superior del medio (alimento sin carbón) de aquellas que lo hacen en la región inferior del sustrato (medio con carbón), o sea, permiten distinguir las larvas *no excavadoras* de aquellas *excavadoras* (véase la Figura 1).

2. DIFERENCIAS INTERESPECIFICAS EN CAPACIDAD PARA EXCAVAR

Las Tablas 1, 2 y 3 y la Figura 2, indican que las conductas excavatorias de las larvas de *D. melanogaster*, de *D. pavani* y de *D. gaucha*, son sustancialmente diferentes cuando se comparan a la misma edad medida en horas y a la misma densidad. Por otra parte, también es evidente que, independiente de la especie, la capacidad para excavar depende de la edad larval. Es

tos hallazgos sugieren que cada una de esas especies de *Drosophila* tiene una forma característica de distribuirse en el sustrato y que la tasa de penetración en el medio de cultivo depende del desarrollo larval.

En las larvas de *Drosophila* la capacidad para penetrar hacia las capas profundas del sustrato, probablemente depende de la tasa individual de ingestión de comida, de la actividad locomotora de cada larva y de una tendencia a agruparse o a excavar individualmente (véase la sección (4) de la Introducción). Las larvas de *D. melanogaster* tienden a agruparse (119), pero las de *D. pavani* y de *D. gaucha*, parecen construir individualmente galerías en el medio nutritivo. En cultivos de laboratorio, se observó que las larvas de *D. melanogaster* son más activas para ingerir comida comparadas con las de *D. pavani* y de *D. gaucha*.

Las diferencias en capacidad para excavar que muestran las larvas de las especies gemelas *D. pavani* y *D. gaucha* son análogas a las encontradas por Moore (120) y por Barker (98) entre las larvas de *D. melanogaster* y de *D. simulans*. Estos autores señalan que las larvas de *D. melanogaster*, se distribuyen en los bordes del medio de cultivo, mientras las de *D. simulans* se congregan en la región central.

El consumo de alimento esta maximizado en la etapa larval y dada la movilidad comparativamente baja con respecto a la del adulto, la larva requiere que la comida este concentrada en un espacio relativamente pequeño (96) (99). La utilización óptima del espacio para evitar competir por comida, es probablemente uno de los principales problemas que deben resolver las larvas de la misma y de otras especies de *Drosophila* que coexisten en los mismos lugares de crianza. Mayr (121) Dobzhansky (122) y Stebbins (123), argumentan que la selección del habitat apropiado es la base para la coexistencia entre especies que exhiben requerimientos nutritivos similares. Las diferencias en la distribución de grupos de larvas en el sustrato, pueden ser de importancia para comprender la coexistencia entre las especies de *Drosophila* que utilizan los mismos sustratos como lugares de crianza.

Es de interes obtener información sobre la profundidad a que se alimentan las larvas de diferentes especies de *Drosophila*, sobre sus actividades locomotoras, sus tasas de ingestión de comida y sus capacidades dispersivas. Estos estudios podrían ayudar a precisar el rol de la conducta de las larvas en la ecología de *Drosophila*.

Por otra parte, también para precisar más las diferencias entre las conductas excavatorias de las larvas de las tres es-

pecies estudiadas en la presente Tesis, sería interesante considerar el porcentaje de larvas teñidas en relación con cada uno de los estados del desarrollo larval. Como entre *D. melanogaster* y *D. pavani* y *D. gaucha*, hay diferencias en la duración de la etapa de larva, resultados diferentes podrían obtenerse al considerar el porcentaje de larvas teñidas en rela - ción con cada estado del desarrollo larval.

3. CONDICIONES DE ILUMINACION

Los resultados resumidos en las Tablas 4 y 5, indican que la conducta excavatoria de *D. melanogaster* aumenta si las larvas se crían en ausencia de luz y disminuye si éstas se desarro - llan en presencia de este factor.

La proporción de larvas teñidas mide indirectamente la capacidad dispersiva de las larvas en el medio de cultivo. Es de interés discutir los presentes resultados en relación con el e - fecto de la luz sobre la dispersión de los adultos de *D. melanogaster*. Las moscas de varias cepas de esa especie, incre - mentan la tasa de dispersión por efecto de la luz (124). Las diferencias entre estos y nuestros hallazgos, sugieren que los genes responsables de la capacidad dispersiva de las larvas no son, necesariamente, los mismos que controlan la capacidad dis

persiva de los adultos. Desafortunadamente, no hay información que indique si larvas y adultos con el mismo genotipo, exhiben diferentes fotoconductas. Estudios de ésta naturaleza, podrían ser de interés para comprender la metamorfosis.

La conducta excavatoria de las larvas *vestigial* es más afectada por las condiciones de iluminación que la de las Oregon R-C. Por otra parte, las diferencias entre las conductas excavatorias de las cepas Oregon R-C y *vestigial*, son mayores con iluminación constante (Tablas 4 y 5). En otras palabras, el efecto relativo del genotipo varía con el ambiente y el efecto relativo del ambiente varía con el genotipo. Este es un ejemplo de una interacción genotipo-ambiente, comparable con la obtenida por Thoday (135) cuando estudió el número de cerdas en los adultos de *D. melanogaster*, criados a 20 y a 25°C.

4. ORIENTACION CON RESPECTO A LA GRAVEDAD

Los resultados de la Tabla 6 indican que la orientación con respecto a la gravedad, modifica la excavación del sustrato por las larvas de *D. melanogaster*.

En los adultos de *Drosophila* la geotaxis es uno de los com -

portamientos mejor estudiados genéticamente (revisión en (74). La orientación a favor o en contra de la gravedad es una propiedad del genotipo individual y esta controlada poligenéticamente (70). En este momento desconocemos en gran parte la genética de la geotaxis en las larvas de *Drosophila*.

En el futuro, deberían describirse y analizar genéticamente conductas tales como la actividad locomotora y la dispersión de las larvas de diferentes cepas de *D. melanogaster*, al desplazarse a favor o en contra de la gravedad. Este tipo de estudios podría ayudar a comprender la relación entre la orientación con respecto a la gravedad y la excavación del sustrato.

5. DENSIDAD LARVAL

Los resultados de la Tabla 7 parecen reflejar interacciones entre larvas y entre las larvas y el medio en el cual se desarrollan. Por ejemplo, utilización de los túneles efectuados por otros congéneres y/o el efecto de las excretas de estos mismos individuos que, presumiblemente, podrían encontrarse en las capas superficiales del sustrato (47, 48, 49).

Un aumento del número de larvas podría favorecer la formación de grupos y la excavación conjunta del sustrato, incrementándose la proporción de individuos que penetran hacia el interior

de él. Este último hecho, se revela por el incremento de larvas teñidas con el aumento de la densidad (Tabla 7). Las larvas de diferentes cepas de *D. melanogaster*, tienden a desplazarse hacia otras de su misma cepa cuando se les enfrenta con una elección entre larvas de su misma o de otras cepas (119). Esto sugiere que un factor de agregación está presente cuando grupos de larvas de *D. melanogaster*, se crían en el mismo lugar.

6. SELECCION PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR

Los resultados resumidos en las Tablas 8 a 11 y en las Figuras 3 a 6, sugieren fuertemente que la conducta excavatoria está controlada poligenéticamente. Por la naturaleza de la respuesta a la selección, nuestros hallazgos recuerdan a los de Mather y Harrison (125, 126) cuando seleccionaron para alto y para bajo número de cerdas en los adultos de *D. melanogaster* y a los resultados de la selección para geotaxis y para fototaxis obtenida por Dobzhansky y Spassky en los imagos de *D. pseudoobscura* (73, 127). Todos estos autores concluyen que los rasgos estudiados están controlados por varias parejas de genes.

6.1. SELECCION PARA NO EXCAVAR

La rápida respuesta a la selección para *no excavar* obtenida en las primeras seis generaciones, sugiere que se separaron de la población original genes con gran efecto sobre la conducta excavatoria. Como una consecuencia, las larvas permanecen en las capas superiores del sustrato (Tabla 8 y Figura 3). La generación F_7 mostró un incremento del porcentaje de larvas teñidas, tal vez introducido por recombinaciones entre los genotipos seleccionados en la generación anterior. La caída relativamente más lenta del porcentaje de larvas teñidas lograda en las generaciones siguientes (F_8 a F_{21}), podría deberse a la selección de genes con efecto menor sobre la capacidad para excavar y a que la presión de selección aplicada después de la generación F_8 es comparativamente menor.

La selección debería incrementar la homocigosis de los loci que controlan la excavación del sustrato, es decir, la varianza genética de la línea *no excavadora* debería ser menor que la de la población original no seleccionada. Esto no se refleja en las varianzas fenotípicas (generaciones F_1 a F_6 , Tabla 8). Es posible que tanto la varianza ambiental como la varianza de la interacción genotipo-ambiente, aumenten de im

portancia a medida que progresa la selección. La cámara donde se efectuaron los presentes experimentos, se graduó a 24°C, pero cambios en $\pm 1^\circ\text{C}$ ocurrían con cierta frecuencia. Variaciones en la temperatura de la cámara podrían influir sobre la varianza de la proporción de larvas teñidas.

Entre las generaciones F_7 a F_{21} , las varianzas fenotípicas continúan siendo mayores que la de la población original no seleccionada, pero a diferencia de las obtenidas inicialmente (F_1 a F_6), no se advierte alguna tendencia a que aquellas se incrementan con el progreso de la selección. Esto sugiere que las variaciones ambientales no afectan en el mismo grado a las combinaciones de genes seleccionados después de la generación F_7 (Tabla 8 y Figura 3).

El relajamiento de la selección para *no excavar*, posiblemente ofreció una oportunidad para que los adultos de esta línea se aparearan masivamente. Así, bien pudo incrementarse la recombinación entre los loci que controlan la capacidad para excavar, originándose nuevamente fenotipos excavadores y por esto aumentando la proporción de larvas que consumen medio con carbón (Tablas 9 y 10 y Figura 3).

En general, la dispersión de las larvas a través del sustrato, expande el espacio disponible para cada individuo y pro-

porciona una vía para que una mayor cantidad de alimento sea accesible a las larvas. En otras palabras, con el aumento de la dispersión larval debería disminuir la competencia por espacio y por alimento. Por estas razones, la selección natural podría favorecer a fenotipos excavadores. Esta hipótesis podría explicar la tendencia, relativamente rápida, a aumentar la proporción de larvas teñidas con el relajamiento de la selección, venciendo la presión de selección en contra ejercida cada dos generaciones (Figura 3, generaciones F_{22} a F_{62}).

6.2. SELECCION PARA EXCAVAR

Varias hipótesis genéticas podrían explicar la casi imperceptible respuesta selectiva para *excavar*. Por ejemplo, dominancia en favor de excavar, interacciones epistáticas y otras.

La población original no seleccionada (la cepa Oregon R-C) es *excavadora* (Tabla 1). Un análisis dialéctico indicó que existe interacción de dominancia en favor de excavar (véase la sección (9) del capítulo de Resultados). La estimación de la respuesta a la selección, se funda en el incremento de las diferencias entre generaciones a medida que progresa el proceso selectivo (128, 129). Los alelos dominantes determinan

que el parecido fenotípico entre generaciones sucesivas tienda a mantenerse, en este caso el porcentaje de la población larval que consume medio con carbón. Bajo estas condiciones se esperaría una lenta respuesta para excavar.

Las hembras de la cepa Oregon R-C, tienen una fecundidad mayor que las de las cepas *vestigial* o *taxi*. Las botellas en las cuales se crían individuos Oregon R-C, muestran un mayor número de pupas comparadas con aquellas donde se crían moscas *vestigial* o *taxi*. Además, la observación muestra que el medio de cultivo horadado por las larvas Oregon R-C, aparece más fluído y con una consistencia más líquida que aquel donde se crían las larvas *vestigial* o *taxi*, sugiriendo que un mayor número de individuos están consumiendo el alimento contenido por esas botellas.

Es posible que las larvas de *D. melanogaster* se encuentren permanentemente bajo una presión de selección en favor de excavar, originada por el número de larvas que eclosionan de los huevos ovipositados por las hembras de esta especie. Así, la capacidad para excavar podría estar maximizada por la selección natural y en tal caso, sería dificultoso que un programa de selección para *excavar*, incrementara la expresión de esta conducta.

7. CONDUCTA DE LAS LARVAS SELECCIONADAS PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR

Uno de los resultados más notables de la selección para *excavar* y para *no excavar*, reside en la modificación de la actividad locomotora y de la forma en que se desplazan las larvas seleccionadas, en especial aquéllas de la línea *no excavadora* (Tablas 12 y 14). A diferencia de la cepa *vestigial*, aquéllas de la línea seleccionada para *no excavar* tienden a alejarse de la luz (Tablas 13 y 28). Esto sugiere que las causas por las cuales las larvas excavan o no excavan son diversas y probablemente depende de una diversidad de mecanismos conductuales y fisiológicos.

7.1. ACTIVIDAD LOCOMOTORA

La base morfológica de la locomoción y de la capacidad para excavar, son los músculos de la pared del cuerpo de la larva (130, 131). Estos músculos se contraen "contra" la hemolinfa, actuando a manera de un esqueleto hidrostático, trasmitiendo la energía generada por un sistema muscular a otro o a otras partes del animal. Como un resultado, la larva se traslada de un lugar a otro, modifica la dirección de su desplazamiento y/o se producen los movimientos que originan la penetración a través del sustrato (revisión en la referencia (132)).

La modificación de la actividad locomotora, introducida por la selección para *excavar* y para *no excavar*, podría ser el resultado de seleccionar genotipos que controlan la contracción de los músculos de la pared del cuerpo de la larva. Es decir, la modificación de la movilidad larval podría ser el resultado pleiotrópico de seleccionar genotipos cuyo sitio primario de acción serían aquellos músculos que controlan el desplazamiento y la penetración a través del sustrato.

Otra hipótesis que podría explicar los presentes hallazgos (Tabla 12), proviene de los estudios bioquímicos de algunas conductas de larvas y de adultos de *D. melanogaster*. Las larvas de esta especie seleccionadas para alta y para baja tasa de alimentación, exhiben modificaciones en los niveles de noradrenalina y de dopamina, dos sustancias de importancia en el funcionamiento del Sistema Nervioso (85). Un fenómeno similar se ha constatado en los adultos de esa misma especie, seleccionados para alta y para baja actividad locomotora (78, 133). Bien podría ser que la selección para *excavar* y para *no excavar*, haya alterado los niveles de esas mismas o de otras moléculas en vueltas en el funcionamiento del Sistema Nervioso, reflejándose en diferencias en actividad locomotora de las larvas seleccionadas.

7.2. FORMA DE REPTACION

Las diferencias en la forma de desplazarse de las larvas *no excavadoras* y de las *excavadoras* (Tabla 15 y Figura 8), también podrían ser el resultado pleiotrópico de seleccionar genotipos que controlan la musculatura de la pared del cuerpo de la larva y/o las terminaciones nerviosas que inervan esos músculos.

La forma en que se desplazan las larvas de *Drosophila*, puede reflejar la manera utilizada por ellas para dispersar. Puesto que las larvas probadas tenían una edad de 108 horas, la situación experimental bajo la cual se estudió esa conducta, podría ser asimilable con la desplegada por las larvas de *D. melanogaster* cuando buscan un lugar para pupar.

La actividad locomotora y los cambios de dirección efectuados por las larvas de *D. melanogaster*, podrían ser de importancia en la orientación espacial de estos individuos en los sustratos donde se crían, influyendo en la selección del sitio específico donde las larvas se alimentarán y/o en la selección del lugar en el cual puparán (134).

Varios factores ambientales podrían regular el nivel de actividad locomotora y de la frecuencia de cambios de dirección. Por ejemplo, la presencia de larvas congénicas o de larvas

de otras especies de *Drosophila*, sustancias asociadas con procesos de fermentación y/o desecho de las mismas larvas y respuestas a la luz y a la gravedad. Sería de interés analizar la locomoción y la forma general de reptación de las larvas de *Drosophila*, en relación con algunos estímulos específicos tales como los adelantados más arriba.

8. OTRAS DIFERENCIAS INTRODUCIDAS POR LA SELECCION PARA EXCAVAR Y PARA NO EXCAVAR.

Con frecuencia, la selección direccional, o sea, cuando ésta favorece el fenotipo más extremo de una distribución, encuentra respuesta en rasgos que no son seleccionados directamente. Genéticamente, este fenómeno envuelve ligamiento entre los genes que se seleccionan directamente y aquellos que afectan otros rasgos. Los genes pueden afectar también varios caracteres al actuar sobre procesos de desarrollo comunes para todos ellos (efectos pleiotrópicos), de manera que al seleccionar un rasgo, indirectamente, se afectan otros.

La baja en la fertilidad de las hembras de la línea *no excavadora* (Tabla 16), podría explicarse por algunos de los fenómenos genéticos formulados más arriba, conjuntamente con el aumento de la homocigosis que suele acompañar a la selección directa

cional (125, 126, 136, 137, 138). Es interesante destacar que la fecundidad (Tabla 18), no ha sido afectada por la selección para *excavar* y para *no excavar*. Esto sugiere que el número de ovariolos de las hembras de estas líneas no se han modificado sustancialmente por comparación con los de las hembras de la población base. Esta característica depende de la calidad y cantidad de alimento suministrado a las larvas (41, 42, 43, 44).

Las larvas de la línea *no excavadora*, logran pupar primero y los imagos también emergen primero que los de la población base o los de la línea *excavadora* (Tabla 7 y Figura 10). La velocidad de desarrollo en *D. melanogaster*, y en *D. simulans*, depende entre otros factores de la tasa a la cual se alimentan las larvas (139, 140).

Sokolowski (134) ha señalado que la estrategia de búsqueda de comida en las larvas de *D. melanogaster*, envuelve una relación entre alimentación y locomoción. Estas últimas conductas dependen de la misma base morfológica, o sea, los escleritos cefalofaríngeos encargados de extender y retraer las mandíbulas bucales (23, 83).

Es posible que las larvas con una actividad locomotora baja, como las de la línea *no excavadora*, ingieren comida a una tasa más elevada que las *excavadoras* o las de la población base. Las mandíbulas bucales de las larvas *no excavadoras* podrían estar

comprometidas principalmente en la ingesta de comida y no en la traslación de esas larvas a través del sustrato. Como una consecuencia, las larvas *no excavadoras* podrían pupar primero que las larvas de la población base o las de la línea *excavadora*.

La selección del sitio de pupación por las larvas *excavadoras* y *no excavadoras* (Tabla 19 y Figura 11), ilustra también las relaciones entre dos conductas de las larvas de *D. melanogaster*. Sokal (141) encontró que en esta especie, las larvas que pupaban en las paredes de los tubos de crianza, permanecían en las capas superficiales del sustrato y que aquellas que pupaban en o cerca del medio nutritivo, penetraban en él. Es posible que algunos de los genes que controlan la conducta excavatoria, controlen también la selección del sitio de pupación (genes pleiotrópicos). También es posible que los genes que controlan ambas conductas, esten ligados y se hereden en bloque.

La selección genética para permanecer en las capas superiores o inferiores del sustrato, ha modificado la conducta de apareamiento de los adultos, originando rudimentos de aislamiento etológico (Tablas 20 y 21). La restricción del flujo génico entre poblaciones, es un requisito esencial para la diversificación y adaptación de poblaciones locales a sus am -

bientes específicos (121, 122, 123). Nuestros resultados indicar que presiones selectivas actuando a nivel de las larvas, pueden afectar el cortejo de los adultos y contribuir a restringir el flujo génico entre poblaciones.

9. CRUZAMIENTOS DIALELICOS

Uno de los objetivos de la Genética Cuantitativa, es conocer como esta organizado el genotipo que controla los rasgos métricos. Este conocimiento es útil para saber como ese genotipo podría responder a la selección (natural o artificial) y para comprender como podrían haber actuado los procesos evolutivos en la determinación de la organización genética actual del rasgo en estudio (68).

De acuerdo con Mather (67, 142, 143), la selección puede ser clasificada en tres tipos fundamentales : estabilizante, direccional y disruptiva. La selección estabilizante favorece un fenotipo intermedio respecto a los de los extremos de una distribución. La selección direccional favorece un único fenotipo de algunos de los extremos de la distribución del rasgo en estudio. La selección disruptiva ocurre cuando dos o más fenotipos son los más adecuados. Mather argumenta que la selección estabilizante al favorecer un fenotipo promedio, se

leccionará un genotipo balanceado. Los fenotipos extremos resultarán como el producto del desbalance entre los alelos que aumentan y los que disminuyen la expresión del rasgo. Las características genéticas de los rasgos sometidos a ese tipo de selección serán: ligamiento entre los genes que aumentan y los que disminuyen la expresión del rasgo y la presencia de muy poca o ninguna dominancia, o si la hay debería ser en ambas direcciones. Estos rasgos mostrarán una varianza aditiva alta.

La selección direccional moldea el genotipo aumentando la varianza de dominancia y restringiendo la debida a genes aditivos. Los rasgos relacionados con la adecuación, tienen este tipo de organización genética (144). Bajo selección direccional, aquel gen que es favorecido se esperaría que evolucionara hacia la dominancia. Una de las consecuencias de este fenómeno, es que el heterocigoto no se distingue del homocigoto dominante.³ Si un gen hace una contribución importante a la adecuación, sería deseable que evolucionara hacia la dominancia, así muchos individuos podrían exhibir un fenotipo simi -

³Combinando técnicas electroforéticas con métodos de tinción histoquímicos, es posible discriminar, a nivel de proteínas (alozimas), entre homocigotos y heterocigotos. Las alozimas codificadas por genes alelos, muestran diferentes movilidades electroforéticas. Los heterocigotos presentan dos clases de alozimas. Por comparación con las de los homocigotos, puede establecerse cual de esas dos alozimas corresponde a uno u otro alelo (145).

lar. Esta idea pareciera ser central en el Teorema Fundamental de la Selección Natural de Fisher (146), cuando plantea que la tasa de cambio en la adecuación de una población es proporcional a su varianza genética aditiva.

Los cruzamientos dialélicos, indicaron la presencia de un sustancial componente de dominancia y de un componente aditivo menor (Tablas 26 y 27 y Figuras 13 a 20). Los genes dominantes parecen controlar *fenotipos excavadores* y los genes recesivos, *fenotipos no excavadores*.

Algunos de los loci que controlan la mencionada conducta, muestran heterosis al estado heterocigoto (Tabla 27). Esta parece reflejarse en la conducta excavatoria de las larvas originadas al cruzar la cepa *vestigial* con la *yellow* y al cruzar la cepa *taxi* con la *yellow*. En ambos casos, la capacidad de los híbridos para excavar el sustrato, es superior a la de las cepas parentales (Figuras 15 y 17).

La organización del genotipo que controla la conducta excavatoria de *D. melanogaster* como es revelado por los cruzamientos dialélicos, sugiere que este genotipo estuvo sometido a selección direccional en favor de excavar. Las razones por las cuales la excavación pudo ser favorecida por la selección natural, se han adelantado en la sección (6) y en las subsecciones (7.1) y (7.2) del presente Capítulo.

Probablemente el número de larvas, de la misma o de varias especies de *Drosophila*, coexistiendo en los mismos lugares de crianza, podría constituir una fuerte presión de selección en favor de excavar. Alternativamente, dependiendo de la especie, la selección podría favorecer la tendencia a permanecer en las capas superiores del sustrato McCoy (94) ha observado que las larvas de *D. buschii* permanecen en las capas superficiales de los frutos del tomate, caídos sobre el suelo, durante todo el período larval.

Las heredabilidades de la conducta excavatoria, varían con la edad larval (Tabla 27). Los genes dominantes parecen funcionar cuando las larvas son relativamente jóvenes y los genes que actúan aditivamente incrementan su importancia hacia el final del período de larva. Varios estudios (16, 23, 83, 84) , han demostrado que la tasa de alimentación de las larvas de *D. melanogaster* aumenta con la edad, alcanzando un máximo a las 72 horas para luego decrecer. Esto sugiere que las necesidades de espacio y de comida se modifican según la edad de las larvas. En otro estudio, hemos encontrado que la actividad locomotora de las larvas de esa especie, sigue un patrón que recuerda estrechamente al de la tasa de alimentación, o sea, la actividad locomotora también muestra un máximo a las 72 horas (Godoy-Herrera, Connolly y Burnet, datos no publicados).

Si como parece, la conducta excavatoria es el mecanismo utilizado por las larvas para dispersar, es fácil imaginar que genes dominantes para excavar, actuando a una edad tal como 72 horas, puedan incrementar la adecuación de la población, al permitir que una mayor cantidad de comida esté disponible para los individuos, precisamente cuando pareciera ser más intensa su utilización. Al final del período larval, el objetivo es la búsqueda de un lugar para pupar, con la consiguiente pérdida de "interés" en la búsqueda de comida. Esto podría explicar porque los genes dominantes que controlan la excavación parecen perder importancia hacia el final del período larval (Tabla 27).

10. CRUZAMIENTOS ENTRE LAS CEPAS VESTIGIAL (NO EXCAVADORA) Y OREGON R-C (EXCAVADORA)

En las larvas de *D. melanogaster*, un par de genes mayores con relaciones de dominancia y de recesividad, controlan sus fotoconductas y otro par de alelos mayores, actuando aditivamente, controlan sus frecuencias de cambios de dirección al trasladarse de un lugar a otro (Tablas 28, 29 y 30 y Figuras 21 y 22).

Las condiciones de iluminación, modifican la distribución de

las larvas de *D. melanogaster* en el sustrato (véanse las secciones (3) del Capítulo de Resultados y del presente Capítulo). Esto sugiere que la fotoconducta larval está envuelta en la distribución en el sustrato de las larvas de *Drosophila*. Esta conducta podría ser de importancia cuando las larvas de varios genotipos o de varias especies de *Drosophila*, coexisten en los mismos lugares de crianza.

Un problema futuro a ser investigado respecto a la fotoconducta larval, se relaciona con el efecto de la edad. No sabemos si las larvas de 24, 48 o 72 horas de *D. melanogaster*, tienen una conducta similar a la de las larvas de 108 horas utilizadas en los presentes experimentos. Tampoco sabemos si el control genético de la fotoconducta de las larvas jóvenes tiene las mismas peculiaridades que la de las larvas de 108 horas de edad.

Las implicaciones ecológicas de la forma de trasladarse de un punto a otro, en términos de mecanismo de dispersión, se han discutido en la sección (7.2.) del presente Capítulo.

11. COMENTARIO FINAL

Las comparaciones entre especies de un género y entre poblaciones de una especie, respecto a una cierta forma de conduc

ta, pueden proporcionar información sobre el grado de divergencia evolutiva de esa conducta. Las comparaciones entre individuos de una población, tienen la ventaja de ofrecer una oportunidad para analizar genéticamente un comportamiento. Un estudio genético permite precisar en que extensión las variaciones individuales en conducta dependen de la segregación de genes y en que extensión el ambiente es responsable de esa variabilidad. Esto es básico para entender la evolución de la conducta.

La excavación del sustrato por las larvas de *Drosophila*, tal como se ha estudiado en la presente Tesis, ha permitido establecer comparaciones entre especies de este género, entre poblaciones de una especie y entre individuos de una población. El énfasis principal se ha puesto en como la conducta excavatoria se relacionaría con la adecuación biológica, en términos de utilización del espacio y consumo de comida por las larvas de *Drosophila*. Esta es la aproximación funcional en el estudio de la conducta (147).

Durante el desarrollo del presente estudio, llegó a ser claro que la excavación del sustrato podría entenderse mejor analizando otras conductas larvales. La elección de cuales conductas estudiar, se facilitó por los resultados de la selección para *excavar* y para *no excavar* y al examinar la acti

vidad excavatoria en relación con ciertos factores ambientales. De allí que se describieron y disectaron genéticamente, la fotoconducta y la frecuencia de cambios de dirección efectuados por las larvas de *D. melanogaster*. Pensamos que estas conductas larvales, junto con la tasa de ingestión de comida, la actividad locomotora y respuestas de orientación a la presencia de larvas congénéricas o de otras especies de *Drosophila*, entre otros factores, están envueltas en la penetración y distribución en el sustrato de las larvas de este género.

La respuesta a la selección para *excavar* y para *no excavar* de las larvas de *D. melanogaster*, fue asimétrica. En la línea *no excavadora* se obtuvo una rápida respuesta, aumentando notablemente la proporción de larvas que permanecieron en las capas superiores del medio de cultivo. En la línea *excavadora*, la respuesta selectiva fue casi imperceptible. El hecho que al seleccionar para *excavar* y para *no excavar* se hayan modificado otras conductas larvales, sugiere que los genes que controlan la excavación del sustrato, están ligados con otros que controlan otras conductas de las larvas, o bien, que la modificación de esas otras conductas es el efecto pleiotrópico de los genes que controlan la excavación.

Cuando se modifica el ambiente en el cual se crían larvas de *D. melanogaster* o de *D. simulans*, por ejemplo al aumentar la concentración de etanol o al disminuir la cantidad

de comida, se producen modificaciones en la frecuencia de y en las relaciones entre conductas tales como alimentación, actividad locomotora y la frecuencia de cambios de dirección (148). Esto también sugiere que a nivel del fenotipo, hay algún tipo de integración entre las conductas larvales de esas especies.

Al seleccionar para *no excavar*, bajó la fertilidad, se acortó el período de desarrollo huevo adulto y se generaron diferencias a nivel del cortejo de los imagos. Estos hallazgos indican que presiones selectivas a nivel de las larvas, pueden ser de importancia para comprender el proceso evolutivo de diversificación y de adaptación a los ambientes locales de las especies de *Drosophila*. Este efecto multiplicador de la selección, afectando directamente una fase del ciclo vital e indirectamente a otras, puede ser una característica común en insectos Holometábolos, donde la larva y el adulto están adaptados para vivir en ambientes diferentes (13, 14, 24).

El estudio genético de la conducta excavatoria de las larvas de *D. melanogaster*, mostró que genes dominantes se expresan precozmente (84 horas de edad) y que genes aditivos controlan la excavación hacia el final del período larval (108 horas). La proporción de larvas con carbón en el tracto digestivo, aumenta enormemente entre las 72 y las 84 horas de e-

dad (véanse por ejemplo las Figuras 12 a 18). Estos resultados se han encontrado sistemáticamente en otros experimentos (149, 150), sugiriendo la presencia de un mecanismo de control, encargado de poner en funcionamiento ciertos genes en períodos específicos del desarrollo larval y de reprimirlos en otras etapas. La naturaleza adaptativa de este control, podría encontrarse en relación con las características ecológicas de los sitios donde se crían las larvas de *Drosophila* y en relación con las necesidades de espacio y de comida de cada uno de los estados del desarrollo larval.

La disección genética de la fotoconducta y de la frecuencia de cambios de dirección, efectuados mientras las larvas de *D. melanogaster* se desplazan de un punto a otro, reveló un control por un par de genes principales para cada una de esas conductas. Por otra parte, la tasa individual de ingestión de comida de las larvas de esa especie, tiene un componente de dominancia importante (23, 78, 83, 84). Además, la actividad locomotora de las larvas de esa misma especie, también está controlada por genes dominantes y recesivos, como es revelado por un análisis dialélico (Godoy-Herrera, Connolly y Burnet, datos no publicados).

Los hallazgos anteriores indican que la genética de varias

conductas de las larvas de *Drosophila*, se apartan de los modelos clásicos propuestos para el análisis biométrico de los rasgos cuantitativos, en el sentido de postular que numerosos genes de igual efecto y esencialmente no identificables, controlan los rasgos métricos (113, 114, 151). Nuestros resultados son comparables con los de Thoday (152), de Spickett (153) o de Thompson (154), quienes encontraron que no más de 5 pares de genes, controlan el número de cerdas torácicas o la longitud de las venas de las alas en los adultos de *D. melanogaster*.

Las diferencias individuales en capacidad para excavar de las larvas de *D. melanogaster*, podrían comprenderse mejor analizando los cambios de esta conducta originados durante el desarrollo larval y sus relaciones con cambios en el genotipo que ocurran también durante este período. Nuestros hallazgos sugieren que mucha de la variabilidad que muestra la conducta excavatoria podría estar relacionada con la regulación de unos pocos genes con gran efecto. Algunos genes mayores se han asociado con conducta específicas de las larvas, ofreciendo una oportunidad para estudiarlas a través del desarrollo larval.

REFERENCIAS

- (1). Lorenz, K. (1950). The comparative method in studying innate behavior patterns. Sym. Soc. Exp. Biol., , 4: 221 - 268.
- (2). Tinbergen, N. (1951). The study of Instinct. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- (3). Lehrman, D.S. (1970). Semantics and conceptual issues in the nature-nurture problem. En: "Development and Evolution of Behavior". L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Ehrman y J.S. Resemblat eds.
- (4). Brown, J.L. (1975). The Evolution of Behavior. W.W. Norton and Company Inc, New York, U.S.A.
- (5). Fuller, J.L. y Thompson, W.R. (1978). Foundations of Behavior Genetics. C.V. Mosby Company, St. Louis, Missouri, U.S.A.
- (6). Plomin, R., De Fries, J.C. y McClearn, G.E. (1980). Behavioral Genetics. A primer. Freeman and Company, San Francisco, U.S.A.

- (7). Wigglesworth, V.B. (1977). The Principles of Insect Physiology. Chapman and Hall, Londres, United Kingdom.
- (8). Wigglesworth, V.B. (1959). Metamorphosis, Polymorphism, Differentiation. Sci. Amer., 200: 100 - 110.
- (9). Wigglesworth, V.B. (1961). Insect Polymorphism. A tentative synthesis. Sym. Roy. Entom. Soc. London, 1: 103 - 113.
- (10). Wigglesworth, V.B. (1964). Homeostasis in insect growth. Simp. Soc. Exp. Biol., 18: 265 - 281.
- (11). Bastock, M. (1956). A gene mutation which changes a behavior pattern. Evolution, 10: 421 - 439.
- (12). Ohnishi, S. (1977). Oviposition pattern of several *Drosophila* species under various light environments. J. Insect Physiol., 23: 1157 - 1162.
- (13). Carson, H.L. (1951). Breeding sites of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* in the transition zone of the Sierra Nevada. Evolution, 5: 91 - 96.

- (14). Carson, H.L. y Stalker, H.D. (1950). Natural Breeding sites for *Drosophila robusta*. Genetics, 35: 100.
- (15). Lindsley, D.L. y Grell, E.H. (1968). Genetics variations of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Wash. Publ. 627.
- (16). Burnet, B. y Connolly, K.J. (1974). Activity and sexual behaviour in *Drosophila melanogaster*. En: "The Genetics of Behaviour", J.H.F. van Abeleen ed., North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Netherlands.
- (17). Demerec, M. (1950). Biology of *Drosophila*. John Wiley and Sons, New York, U.S.A.
- (18). Grossfield, J. (1978). Non-sexual Behavior of *Drosophila*. En: "Genetics and Biology of *Drosophila*". M. Ashburner y T.R.F. Wright, eds., 2b (10): 1 - 126.
- (19). Manning, M. (1976). The place of genetics in the study of behavior. En: "Growing points in Ethology", P.P.G. Bateson y R.A. Hinde, eds., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- (20). Caspari, E. (1968). Genetic basis of behavior. En: "Behavior, and Evolution", A. Roe y G.G. Simpson, eds., Yale University Press, New Haven, U.S.A.
- (21). Meyerowitz, E.M. y Kankel, D.R. (1978). A genetic analysis of visual system development in *Drosophila melanogaster*. Develop. Biol., 62: 112-142.
- (22). Parsons, P.A. (1979). Larval reactions to possible resources in three species of *Drosophila* as indicators of ecological diversity. Aust. J. Zool., 27 413 - 419.
- (23). Sewell, D., Burnet, B., y Connolly, K.J. (1975). Genetics analysis of larval feeding behavior in *Drosophila melanogaster*. Genet. Res., 24: 163 - 173.
- (24). Carson, H.L. (1971). The ecology of *Drosophila* breeding sites. H.L. Lyon Arboretum Lecture Number Two, University of Hawaii, Honolulu.

- (25). Baumberger, J.P. (1919). A nutritional study of insects, with special reference to microorganisms and their substrata. J. Exp. Zool., 28: 1 - 81.
- (26). Wagner, R.P. (1944). The nutrition of *Drosophila mulleri* and *D. aldrichi*. Growth of the larvae on cactus extract and the microorganisms found in cactus. Univ. Texas Publ., 4445: 104 - 128.
- (27). Wagner, R.P. (1949). Nutritional differences in the *mulleri* group. Univ. Texas Publ., 4920: 39 - 41.
- (28). Carson, H.L. y Stalker, H.D. (1951). Natural breeding sites for *Drosophila robusta* in the Eastern United States. Evolution, 5: 317 - 330.
- (29). Kimura, M.T. (1980). Evolution of food preferences in fungus-feeding *Drosophila*: an ecological study. Evolution, 34: 1008 - 1018.
- (30). Pipkin, S.B. (1965). The influence of adult and larval food habits on population size of neotropical ground-feeding *Drosophila*. Amer. Mid. Nat., 74: 1 - 27.

- (31). Pipkin, S.B., Rodríguez, R.L. y León, J. (1966). Plant host specificity among flower-feeding neotropical *Drosophila* (Diptera; Drosophilidae). Amer. Nat., 100: 135 - 156.
- (32). Brncic, D. y Valente, V.L. (1978). Dinamica das comunidades de *Drosophila* que se estabelecem em frutos silvestres no Rio Grande do Sul. Cien. Cul. 30: 1104 - 1111.
- (33). Atkinson, W.D. (1979). A comparison of the reproductive strategies of domestic species of *Drosophila*. J. Anim. Ecol., 48: 53 - 64.
- (34). Atkinson, W.D. y Shorrocks, B. (1977). Breeding sites specificity in the domestic species of *Drosophila*. Oecologia, 2: 223 - 232.
- (35). Shorrocks, B. y Charlesworth, P. (1980). The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. Ecol. Entom., 5: 61 - 78.

- (36). Brncic, D. (1966). Ecological and cytogenetic studies of *Drosophila flavopilosa*, a neotropical species living in *Cestrum* flowers. Evolution, 20: 16 - 29.
- (37). Kaneshiro, K.L., Carson, H.L., Clayton, F.E. y Heed, W. B. (1973). Niche separation in a pair of homosequential *Drosophila* species from the island of Hawaii. Amer. Nat., 107: 766 - 774.
- (38). da Cunha, A.B. (1951). Modification of the adaptive values of chromosomal types in *Drosophila pseudoobscura* by nutritional variables. Evolution, 5: 395 - 404.
- (39). Birch, L.C. y Battaglia, B. (1957). Selection in *Drosophila willistoni* in relation to food. Evolution, 11: 94 - 105.
- (40). Kambysellis, M.P. y Heed, W.B. (1971). Studies of oogenesis in natural populations of *Drosophilidae*. I. Relation of ovarium development and ecological habitats of the Hawaiian species. Amer. Nat., 105: 31 - 49.

- (41). Robertson, F.W. (1957). Studies in quantitative inheritance. X. Genetic variation of ovary size in *Drosophila*. J. Genet., 55: 410 - 427.
- (42). Robertson, F.W. (1960). The ecological genetics of growth in *Drosophila*. I. Body size and developmental time on different diets. Genet. Res., 1: 288 - 304.
- (43). Robertson, F.W. (1960). The ecological genetics of growth in *Drosophila*. II. Selection for large body size on different diets. Genet. Res., 1: 305 - 318.
- (44). Robertson, F.W. (1960). The ecological genetics of growth in *Drosophila*. III. Growth and competitive ability of strains selected on different diets. Genet. Res., 1: 333 - 350.
- (45). Lewontin, R. (1955). The effects of population density and composition on viability in *Drosophila melanogaster*. Evolution, 9: 27 - 41.

- (46). Lewontin, R. y Matsuo, Y. (1963). Interaction of genotypes determining viability in *Drosophila busckii*. Proc. Nat. Acad. Sci., 49: 270 - 278.
- (47). Weisbrot, D.R. (1966). Genotypic interaction among competing strains and species of *Drosophila*. Genetics, 53: 427 - 435.
- (48). Dawood, M.M. y Strickberger, M.W. (1969). The effect of larval interaction on viability in *Drosophila melanogaster*. II. Changes in age structure. Genetics, 63: 201 - 211.
- (49). Dawood, M.M. y Strickberger, M.W. (1969). The effect of larval interaction on viability in *Drosophila melanogaster*. III. Effects of biotic residues. Genetics, 63: 213 - 220.
- (50). Brncic, D. y Budnik, M. (1976). Effects of larval biotic residues on chromosomal polymorphism of *Drosophila pavani*. Evolution, 30: 146 - 151.
- (51). Budnik, M. y Brncic, D. (1976). Effects of larval biotic residues on viability in four species of *Drosophila*. Evolution, 30: 777 - 780.

- (52). Lindsay, S.L. (1958). Food preferences of *Drosophila* larvae. Amer. Nat., 92: 279 - 285.
- (53). Cooper, D.M. (1960). Food preferences of larval and adult *Drosophila*. Evolution, 14: 41 - 55.
- (54). da Cunha, A.B., Dobzhansky, Th. y Sokoloff, A. (1951). On food preferences of sympatric species of *Drosophila*. Evolution, 5: 97 - 100.
- (55). Dobzhansky, Th. y da Cunha, A.B. (1955). Differentiation of nutritional preferences in brazilian species of *Drosophila*. Ecology, 36: 34 - 39.
- (56). Phaff, H.J., Miller, M.W., Recca, J.A., Shifrine, M. y Mrak, E.M. (1956). Studies on the ecology of *Drosophila* in the Yosemite region of California. II. Yeast found in the alimentary canal of *Drosophila*. Ecology, 37: 533 - 538.
- (57). Dobzhansky, Th., Cooper, D.M., Phaff, H.J., Knapp, E.P. y Carson, H.L. (1956). Studies on the ecology of *Drosophila* in the Yosemite region of California. IV. Differential attraction of species of *Drosophila* to different species of yeasts. Ecology, 37: 544 - 550.

- (58). Heed, W.B., Starmer, W.T., Miranda, M., Miller, M.W. y Phaff, H.J. (1976). An analysis of the yeast flora associated with cactiphilic *Drosophila* and their host plants in the sonoran desert and its relation to temperate and tropical associations. Ecology, 57: 151 - 160.
- (59). Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. (1974). The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago, U.S.A. (véanse especialmente los capítulos (9) y (10), para una discusión del Principio de Gause).
- (60). del Solar, E. (1968). Selection for and against gregariousness in the choice of oviposition sites by *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 58: 275 - 282.
- (61). del Solar, E. y Palomino, H. (1956). Choice of oviposition in *Drosophila melanogaster*. Amer. Nat., 100: 127 - 133.
- (62). Mainardi, M. (1968). Gregarious oviposition and pheromones. Boll. Zool., 35: 135 - 136.

- (63). Godoy, R. y del Solar, E. (1971). Choice of oviposition sites in *D. melanogaster* over 24, 48 and 72 hours. Drosophila Inf. Serv., 46: 113.
- (64). del Solar, E. y Godoy, R. (1973). Elección del sitio de oviposición en *D. melanogaster* y *D. funebris*. Influencia del tamaño relativo de la población. Bol. Soc. Biol. Concepción, 46: 127 - 137.
- (65). Shorrocks, B. (1974). Niche parameters in domestic species of *Drosophila*. J. nat. Hist., 8: 215-222.
- (66). Kearney, J.N. y Shorrocks, B. (1981). The utilization of naturally occurring yeasts by *Drosophila* species, using chemically defined substrates. Biol. J. Linn., 15: 39 - 56.
- (67). Mather, K. (1966). Viability and selection. Proc. Roy. Soc. London, 164: 328 - 340.
- (68). Roberts, R.C. (1967). Some evolutionary implications of behavior. Can. J. Genet. Cytol., 9: 419-435.

- (69). Hirsch, J. (1962). Individual differences in behavior and their genetic basis. En: "Roots of behavior", E.L. Bliss ed. Harper and Brothers, New York, U.S.A.
- (70). Hirsch, J. (1959). Studies in experimental behavior genetics. II. Individual differences in geotaxis as a function of chromosomes variations in synthesized *Drosophila* populations. J. Comp. Physiol. Psychol., 52: 304 - 308.
- (71). Hirsch, J. y Boudreau, J.C. (1958). Studies in experimental behavior genetics. I. The heritability of phototaxis in a population of *Drosophila melanogaster*. J. Comp. Physiol. Psychol., 51: 647 - 651.
- (72). Hirsch, J. y Erlenmeyer-Kimling, L. (1962). Studies in experimental behavior genetics. IV. Chromosomal analysis for geotaxis. J. Comp. Physiol. Psychol., 55: 732 - 739.

- (73). Dobzhansky, Th. y Spassky, B. (1967). Effects of selection and migration on geotactic and phototactic behavior of *Drosophila*. I. Proc. Roy. Soc. Biol., 168: 27 - 47.
- (74). Ehrman, L. y Parsons, P.A. (1976). The genetic basis of behavior. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- (75). Kessler, S. (1966). Selection for and against ethological isolation between *Drosophila pseudoobscura* y *Drosophila persimilis*. Evolution, 20: 634-645.
- (76). Manning, A. (1961). Selection of mating speed in *Drosophila melanogaster* based on behavior of one sex. Anim. Behav., 11: 116 - 120.
- (77). Manning, A. (1967). Genes and the evolution of insect behavior. En: "Behavior-genetics analysis" J. Hirsch ed. McGraw-Hill Book Co., New York, U.S.A.

- (78). Burnet, B., Connolly, K.J. y Mallinson, M. (1974).
Activity and sexual behavior of neurological
mutants in *Drosophila melanogaster*. Behav.
Genet., 4_: 227 - 235.
- (79). Ward, S. (1977). Invertebrate neurogenetics. Ann. Rev.
Genet., 11: 415 - 450.
- (80). Parsons, P.A. (1973). Behavioural and ecological
genetics: A study in *Drosophila*. Oxford
University Press (Clarendon), Londres, United
Kingdom.
- (81). Grossfield, J. (1976). Behavioral mutants of *Drosophila*.
En: "Handbook of Genetics", R.C. King ed.,
Plenum Press, New York, U.S.A.
- (82). Benzer, S. (1973). Genetic dissection of behavior.
Sci. Amer., 229: 24 - 37.
- (83). Sewell, D.F. (1973). Larval feeding activity in *Droso-*
phila melanogaster. Ph. D. Thesis, Univer-
sity of Sheeffield, United Kingdom.

- (84). Burnet, B., Sewell, D. y Bos, M. (1977). Genetic analysis of larval feeding behaviour in *Drosophila melanogaster*. II. Growth relations and competition between selected lines. Genet. Res., 30: 149 - 161.
- (85). Sewell, B., Hunt, D.M. y Burnet, B. (1975). Biogenic amines in *Drosophila melanogaster* selected for differences in larval feeding behavior. Behav. Biol., 15: 213 - 217.
- (86). Sameoto, D. y Miller, R.S. (1968). Selection of pupation site by *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Ecology, 49: 177 - 180.
- (87). Markow, Th.A. (1979). A survey of intra- and interspecific variation for pupation height in *Drosophila*. Behav. Genet., 9: 209 - 217.
- (88). Sokal, R., Ehrlich, P. Hunter, P. y Schlager, G. (1960). Some factors affecting pupation site of *Drosophila*. Ann. Entom. Soc. Am., 53: 174 - 182.

- (89). Rizki, M.T.M. y Davis, C. (1953). Light as an ecological determinant of interspecific competition between *Drosophila willistoni* and *Drosophila melanogaster*. Amer. Nat., 87: 389 - 392.
- (90). de Souza, H.M.L., da Cunha, A.B. y Dos Santos, E.P. (1970). Adaptive polymorphism of behavior involved in laboratory population of *D. willistoni*. Amer. Nat., 104: 175 - 189.
- (91). Parsons, P.A. (1977). Larval reaction to alcohol as an indicator of resource utilization differences between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. Oecologia, 30: 141 - 146.
- (92). Parsons, P.A. (1980). Larval responses to environmental ethanol in *Drosophila melanogaster*: variation within and among populations. Behav. Genet., 10: 183 - 190.
- (93). Parsons, P.A. (1977). Genes, behavior, and evolutionary processes: The Genus *Drosophila*. Adv. Genet., 19: 1 - 32.

- (94). McCoy, C.E. (1962). Population ecology of the common species of *Drosophila* in Indiana. J. Econ. Ent., 55: 978 - 985.
- (95). McKenzie, J.A. y McKechnie, S.W. (1979). A comparative study of resource utilization in natural population of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. Oecologia, 40: 299 - 309.
- (96). Sameoto, D. y Miller, R.S. (1966). Factors controlling the productivity of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. Ecology, 47: 695 - 704.
- (97). Harnly, M.H. (1929). An experimental study of environmental factors in selection and populations. J. Exp. Zool., 53: 141 - 170.
- (98). Barker, J.S.F. (1971). Ecological difference and competitive interaction between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* in small laboratory populations. Oecologia, 8: 139 - 156.
- (99). Chiang, H.C. y Hodson, A.C. (1950). An analytical study of population growth in *Drosophila melanogaster*. Ecol. Monogr., 20: 175 - 206.

- (100). Moth, J.J. y Barker, J.S.F. (1976). Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Oecologia, 23: 151-164.
- (101). Brncic, D. (1957). Las especies chilenas de *Drosophilidae*. Col. Monografías Biol., Univ. de Chile, Santiago, Chile, Imprenta Stanley.
- (102). Jaeger, C.P. y Salzano, F.M. (1953). *Drosophila gaucha* a new species from Brazil. Rev. Brasil. Biol., 13: 205.
- (103). Brncic, D., Koref-Santibañez, S., Budnik, M. y Lamborot, M. (1969). Rate of development and inversion polymorphism in *Drosophila pavaní*. Genetics, 61: 471 - 478.
- (104). Bolwig, N. (1946). Senses and sense organs of the anterior end of the house fly larvae. Vidensk. Medd. Naturl. Foren. Kebenh., 109: 81 - 217.

- (105). Hafez, M. (1950). On the behaviour and sensory physiology of the house-fly larva, *Musca domestica* L. Parasitology, 50: 215 - 236.
- (106). Godoy, R. y Ravennelle, O. (1972). Conducta excavatoria en larvas de *D. melanogaster*. Efecto de la densidad y del tiempo. Cien. Cult., 24: 189.
- (107). Hayman, B.I. (1954). The theory and analysis of diallel crosses. II. Genetics, 39: 789 - 804.
- (108). Hayman, B.I. (1958). The theory and analysis of diallel crosses. II. Genetics, 43: 63 - 85.
- (109). Jinks, J.L. (1954). The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics, 39: 767 - 789.
- (110). Hayman, B.I. (1957). Interaction, heterosis and diallel crosses. Genetics, 42: 336 - 355.
- (111). Hayman, B.I. (1954). The analysis of variance of diallel tables. Biometrics, 10: 235 - 244.

- (112). Aksel, R. y Johnson, L.P.V. (1963). Analysis of a diallel cross: A worked example. Adv. Front. Plant Sci., 2: 37 - 53.
- (113). Mather, K. y Jinks, J.L. (1971). Biometrical genetics. The study of continuous variation. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- (114). Mather, K. (1949). Biometrical genetics. Methuen, London, United Kingdom.
- (115). Mather, K. (1979). Historical overview: Quantitative variation and polygenic systems. En: "Quantitative genetic variation". Thompson, J.N.Jr., y Thoday, J.M., eds., Academic Press, New York, U.S.A.
- (116). Falconer, D.S. (1961). Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh, United Kingdom.
- (117). Elens, A.A. y Wattiaux, J.M. (1964). Direct observations of sexual isolation. Drosophila Inf. Serv. 39: 118 - 119.

- (118). Dobzhansky, Th. (1944). Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci., 30: 335 - 339.
- (119). Pruzan, A. y Bušh, G. (1977). Genotypic differences in larval olfactory discrimination in two *Drosophila melanogaster* strains. Behav. Genet., 7: 457 - 464.
- (120). Moore, J. (1952). Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. I. Population cage experiments. Evolution, 6: 407 - 420.
- (121). Mayr, E. (1968). Especies animales y evolución. Univ. de Chile y Edic. Ariel, S.A., España.
- (122). Dobzhansky, Th. (1970). Genetics of the evolutionary process. Columbia University Press, New York, U.S.A.
- (123). Stebbins, G.L. (1966). Processes of organic evolution. Prentice-Hall, Inc., New Jersey, U.S.A.

- (124). Parsons, P.A. (1975). Phototactic responses along a gradient of light intensities for the sibling species *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Behav. Genet., 5: 17 - 25.
- (125). Mather, K. y Harrison, B.J. (1949). The manifold effect of selection. Heredity, 3: 1 - 52
- (126). Mather, K. y Harrison, B.J. (1949). The manifold effect of selection. Heredity, 3: 131 - 162.
- (127). Dobzhansky, Th. y Spassky, B. (1969). Artificial and natural selection for two behavioral traits in *Drosophila pseudoobscura*. Proc. Nat. Acad. Sci., 62: 75 - 80.
- (128). Lerner, I.M. (1954). Genetic homeostasis. Oliver and Boyd, Edinburgh, United Kingdom.
- (129). Lerner, I.M. (1958). The genetic basis of selection. John Wiley and Sons, New York, U.S.A.

- (130). Osborne, M.P. (1967). Supercontraction in the muscle of the blowfly larva: An ultrastructural study. J. Insect Physiol., 13: 1471 - 1482.
- (131). Rhenben, M.B. y Kammer, A.E. (1980). Comparison of slow larval and fast adult muscle innervated by the same motor neurone. J. Exp. Biol., 84: 103 - 118.
- (132). Candia Carnevali, M.D. (1978). Z-line and supercontraction in the hydraulic muscular system of insect larvae. J. Exp. Biol., 203: 15 - 30.
- (133). Tunnicliff, G., Rick, J.T. y Connolly, K.J. (1969). Locomotor activity in *Drosophila*. V. A comparative biochemical study of selectively bred populations. Comp. Biochem. Physiol., 29: 1239 - 1245.
- (134). Sokolowsky, M.B. (1980). Foraging strategies of *Drosophila melanogaster*: A chromosomal analysis. Behav. Genet., 10: 291 - 302.

- (135). Thoday, J.M. (1977). Genetics and environmentalism. Recopilado en: "Heredity and Environment", A.H. Halsey (ed.), Methuen and Company, London, United Kingdom.
- (136). Mather, K. (1941). Variation and selection of polygenic characters. J. Genet., 41: 159 - 193.
- (137). Breese, E.L. y Mather, K. (1957). The organization of polygenic activity within a chromosomal in *Drosophila*. I. Hair characters. Heredity, 11: 373 - 395.
- (138). Breese, E.L. y Mather, K. (1960). The organization of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. II. Viability. Heredity, 14: 375 - 400.
- (139). Bakker, K. (1960). An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. Arch. Neer. Zool., 14: 200 - 281.
- (140). Ohnishi, S. (1979). Relationship between larval feeding behavior and viability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Behav. Genet., 9: 129 - 134.

- (141). Sokal, R.R. (1966). Pupation site differences in *Drosophila melanogaster*. Univ. Kansas Sci. Bull., 46: 697 - 715.
- (142). Mather, K. (1943). Polygenic inheritance and natural selection. Biol. Rev., 18: 32 - 65.
- (143). Mather, K. (1953). The genetical structure of populations. Symp. Soc. Exp. Biol., 7: 66 - 95.
- (144). Robertson, A. (1955). Selection in animals: synthesis Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 20: 225 - 229.
- (145). Ayala, F. (1978). Molecular evolution. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- (146). Fisher, R.A. (1930). The genetical theory of natural selection. Dover, New York, U.S.A.
- (147). Nissen, H.W. (1968). Axes of behavioral comparison. En:"Behavior and evolution". Roe, A. y Simpson, G.G., eds. Yale University Press, New Haven, U.S.A.

- (148). Green, C.H. (1980). Behavioural and physiological responses of two sibling species of *Drosophila* to ethanol. Ph. D. Thesis, University of Sheffield. United Kingdom.
- (149). Godoy-Herrera, R. (1977). Inter- and intrapopulation variation in digging in *Drosophila melanogaster* larvae. Behav. Genet., 7: 433 - 439.
- (150). Godoy-Herrera, R. (1978). Selection for digging behavior in *Drosophila melanogaster*. Behav. Genet., 8: 475 - 479.
- (151). Mather, K. y Jinks, J.L. (1977). Introduction to biometrical genetics. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- (152). Thoday, J.M. (1961). Location of polygenes. Nature, 191: 368 - 370.
- (153). Spickett, S.G. (1963). Genetic and developmental studies of a quantitative character. Nature, 199: 870 - 873.

- (154). Thompson, J.N., Jr. (1975). Quantitative variation and gene number. Nature, 258: 665 - 668.

