

## VARIACIÓN GEOGRÁFICA PARA USO DEL ESPACIO Y CONDUCTA DE LIMPIEZA EN *DROSOPHILA PAVANI*

JUAN SUFÁN-CATALÁN y RAÚL GODOY-HERRERA\*

\*Laboratorio Biología del Comportamiento, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Casilla 70061, Santiago 7, Chile.

### RESUMEN

Se estudió el uso del espacio y la conducta de autolimpieza en dos poblaciones de *Drosophila pavani* (Bricic, 1957). Se encontró que machos y hembras de la cepa La Florida prefieren la tapa de cápsulas petri para autolimpiarse, mientras las moscas de la cepa Chillán prefieren el fondo de estas cápsulas para realizar esas actividades. Se cree que estas diferencias en el uso del espacio pueden resultar como un subproducto de diferencias en respuesta a la luz y/o gravedad de las moscas de esas poblaciones. Los etogramas de las conductas de autolimpieza revelan recurrencias de una misma conducta (es decir, a limpieza de patas, sigue con una alta probabilidad este mismo evento conductual), pero no transiciones entre elementos de conducta de autolimpieza. Los resultados se explican suponiendo que la recurrencia conductual refleja una coordinación neuronal independiente para cada elemento de conducta envuelto en la autolimpieza.

---

Palabras claves: *Drosophila pavani*, Uso del espacio, Conducta de limpieza.

### ABSTRACT

The use of space and grooming behaviors were studied in two natural populations of *Drosophila pavani* adult flies. Both sexes of the La Florida strain show preferences for the lid of petri dishes to stay and grooming. Flies of the Chillán strain prefer the bottom of petri dishes to stay and preening. We speculated that those interpopulations differences in space utilization could reflect differences in geo and photoresponses of the flies of both populations. Ethograms reveal recurrence for those elements of behavior involved in grooming; transitions between behaviors are poorly represented. It is believed that these findings reflect an independent nervous control for the behaviors involved in grooming.

---

Key words: *Drosophila pavani*, Use of space, Grooming behavior.

## INTRODUCCIÓN

El uso del espacio y las relaciones sociales entre congéneres representan dos manifestaciones esenciales para el ajuste de los individuos a su ambiente (Bell, 1991). El espacio también es un recurso ecológico y tiene consecuencias para la formación de grupos y otro tipo de agregaciones animales (McFarland, 1986). Por ejemplo, el encuentro de machos y hembras se facilita si los sexos que componen una población exhiben preferencias similares por los mismos sitios.

La autolimpieza es una conducta común en vertebrados e invertebrados (McFarland, 1986) y, al menos en los insectos, está relacionada estrechamente con la vida en grupo (revisión en Walter y Archer, 1987). En los invertebrados, el papel de la herencia en el uso del espacio y en la conducta de autolimpieza es pobremente conocida (véase a Bell, 1991, para una revisión). Con excepción de los trabajos de Sexton y Stalker (1961), de Connolly (1968) y de Hay (1972) prácticamente no existen estudios experimentales referidos al uso del espacio y conducta de limpieza en el género *Drosophila*. Menos aún se conoce si entre los individuos que componen poblaciones naturales de especies de *Drosophila* hay variaciones inter e intrapoblacionales para uso del espacio y para conductas de autolimpieza. Es importante conocer si hay diferencias intra e interpoblacionales para esas conductas porque esto podría ayudar a comprender aspectos microevolutivos del comportamiento (Parson, 1983).

Nosotros estudiamos cómo utilizan el espacio machos y hembras de dos cepas de *Drosophila pavani*, colectadas primitivamente en dos lugares geográficos distintos de Chile, y describimos la conducta de autolimpieza de estas moscas. Nuestro interés es comparar estas conductas en esas dos cepas y realizar inferencias acerca de su significado adaptativo. A más largo plazo, deseamos investigar las bases hereditarias y la evolución de esas conductas en el género *Drosophila*. Para investigar estos problemas es esencial establecer si hay diferencias inter e intrapoblacional para esas características (Dobzhansky, 1970). Hemos elegido cepas de *D. pavani* porque es una especie endémica chilena, la cual forma parte de un grupo filético bien caracterizado desde el punto de vista de su biología evolutiva (Brcic, 1970). Esto puede ayudar a realizar inferencias sobre la evolución de las conductas asociadas con el uso del espacio y autolimpieza en el género *Drosophila*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especie y cepas utilizadas

En este estudio se utilizaron moscas *D. pavani* (Brcic, 1957). Las moscas de la cepa La Florida, descienden de moscas capturadas en la localidad del mismo nombre. La cepa La Florida (Región Metropolitana) la inició Brcic en 1981. Las moscas de la cepa Chillán (Provincia de Ñuble), descienden de otras colectadas en esa ciudad en 1992 en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Concepción, Campus Chillán. En este trabajo no se realizó ningún estudio tendiente a conocer si los once años de diferencia que separan el establecimiento de una cepa de otra, causó algún cambio en la conducta de las moscas.

Las moscas se criaron por cultivo masivo en botellas de 250 cc de capacidad. Las botellas se llenaron con 50 cc de medio de cultivo de Burdick (1954). Todas las cepas se criaron a 24 °C con luz constante.

### Colecta de Adultos

Machos y Hembras, vírgenes de un día de edad, de las cepas indicadas más arriba, se anestesiaron con éter, se sexaron y los sexos se mantuvieron en botellas separadas hasta ocuparlos en los experimentos referidos más abajo. Previamente, estas botellas también se llenaron con medio de Burdick. Cuando las moscas tenían siete días de edad, ya recuperadas de los efectos de la anestesia (ver Ashburner, 1989), se ocuparon en los experimentos.

## Experimentos

En los experimentos se utilizaron cápsulas petri, de acrílico, de 9,7 x 1,2 cm (diámetro x altura). La tapa de cada cápsula se dividió en cuadrados de 0,5 cm de arista. En el costado de cada caja se practicó un orificio de 3 mm por el cual se introducían, de a una, las moscas cuya conducta se observó. Las conductas de machos y de hembras de las cepas La Florida y Chillán se observaron entre las 13:30 y las 16:30 horas. En cada caso, se registró la conducta de cuatro individuos de cada sexo y de cada cepa. Algunos de los experimentos se iniciaron con la cepa La Florida y otros con la cepa Chillán. Este mismo proceso aleatorio se siguió con los machos y con las hembras de cada cepa, o sea algunos controles se comenzaron con un sexo y otros con el sexo opuesto. Una vez terminada una observación, el macho o la hembra se aspiraron con un aparato ad hoc y la caja se lavó y se secó cuidadosamente.

## Registros Conductuales

Antes de iniciar las observaciones, a cada mosca se le dio un período de acostumbramiento al ambiente de la caja de un minuto. Una vez transcurrido este período, la conducta de cada mosca se registró en forma continua durante dos minutos.

Se observaron 13 conductas de los adultos de *D. pavani* (ver Cuadro 1). De ellas, cuatro se relacionaban con limpieza de cada adulto (conductas 1 a 4) y nueve con desplazamientos dentro de la cápsula petri (conductas 5 a 13). Además, se registró el lugar de la cápsula petri donde se encontraba cada mosca durante el período de observación (fondo, pared o tapa de las cajas).

### CUADRO 1

Algunas conductas de los adultos de *D. pavani*  
(cepas Chillán y La Florida).

Se destacan cuatro conductas relacionadas con la limpieza del cuerpo de la mosca y nueve asociadas con movilidad

Conductas de Limpieza	Otras Conductas
1) limpieza de patas	5) sin moverse
i) protorácicas	6) camina
ii) mesotorácicas	7) camina alas abiertas
iii) metatorácicas	8) saltar
2) limpieza de alas	9) girar
3) limpieza de abdomen	10) retroceder
4) limpieza de cabeza	11) movimiento del abdomen
i) antenas	i) lado a lado
ii) trompa	ii) extrusión
	12) batir de alas
	13) caminar de lado

A medida que se iban efectuando las observaciones, los datos se traspasaron a una matriz de 13 x 13 en la que se indicaba la conducta precedente y la que seguía a la precedente. Con esta información se construyeron los etogramas indicados más adelante (ver resultados).

### Pruebas estadísticas

Los datos colectados se analizaron estadísticamente con la prueba G de independencia (Sokal y Rohlf, 1981), para comparar las frecuencias de utilización de cada conducta en las cepas La Florida y Chillán (ver resultados).

## RESULTADOS

La Figura 1 muestra un esquema de algunas conductas exhibidas por machos y hembras de *D. pavani* en las cápsulas petri utilizadas en el presente trabajo. Estas conductas se exhibieron en ausencia de otros congéneres. Las conductas "sin moverse" y "movimiento del abdomen lado a lado", presumiblemente están asociadas con la utilización del espacio. La limpieza del cuerpo y/o extremidades con reconocimiento de congéneres (Connolly, 1968).

La Figura 2 muestra como los sexos de *D. pavani* (cepas La Florida y Chillán) ocupan el espacio de la cápsula petri. La Figura 2a indica que las hembras de esas dos cepas ocupan el espacio proporcionado por las cápsulas petri de manera distinta. El fondo de las cajas es ocupado en mayor proporción por las hembras Chillán y la tapa por hembras La Florida (prueba G). La mayoría de los machos La Florida se encontraron en la tapa de las cápsulas petri, a diferencias de los machos Chillán que se detectaron en la pared de estas cajas (Figura 2b). El fondo de las cajas es ocupado en igual proporción por los machos de ambas cepas. Las diferencias en los patrones de uso del espacio son estadísticamente significativas para este sexo (prueba G). Nosotros concluimos que hay diferencias importantes para la forma como ocupan el espacio de la cápsula, las moscas de las cepas La Florida y Chillán; y que el sexo masculino de las cepas La Florida y Chillán, exhiben mayores diferencias en el uso de este recurso que el sexo femenino.

La Figura 3 muestra la frecuencia de uso de las conductas listadas en el Cuadro 1. Los sexos de la cepa Chillán difieren en las conductas "limpieza de abdomen" y de "sin moverse". Es decir, los machos Chillán se limpian el abdomen y permanecen sin moverse una fracción de tiempo mayor que las hembras de su misma cepa (prueba G). En contraste, los sexos de la cepa La Florida exhiben una conducta de limpieza similar, pero las hembras permanecen inmóviles una cantidad de tiempo mayor que los machos (conducta 5). Así mismo, los machos La Florida caminan más que las hembras de esta cepa (conducta 6).

Las hembras de las cepas Chillán y La Florida muestran diferencias significativas en el uso de la conducta de limpieza de cabeza (conducta 4) y la conducta de sin moverse (5), caminar (6) y girar (9) (Figura 3). Resultados enteramente comparables se obtuvieron con los machos de las cepas Chillán y La Florida, o sea, estos individuos también se diferencian por las conductas de limpieza de cabeza (4), permanecer inmóvil (5), caminar (6) y girar (9) (Figura 3).

La Figura 4 indica que las moscas de las cepas La Florida y Chillán tienden a mostrar conductas recurrentes, con excepción de limpieza de abdomen. Por ejemplo, cuando se limpian sus patas, la conducta siguiente tiende nuevamente a ser limpiarse estas extremidades. Por otra parte, la secuencia limpieza de patas  $\longleftrightarrow$  limpieza de cabeza, se presenta en mayor proporción en las moscas La Florida que en las de Chillán (Figura 4 a, b). En contraste, la secuencia limpieza de patas  $\longleftrightarrow$  limpieza de alas, se producen en iguales proporciones en estas dos poblaciones.

La Figura 5 muestra los etogramas correspondientes a las conductas asociadas con movilidad en las cepas Chillán y La Florida de *D. pavani*. Se observa que en la cepa Chillán las conductas que muestran recurrencia son: i) caminar con alas abiertas; ii) sin moverse y iii) caminar. En la población La Florida, la recurrencia afecta a: i) sin moverse y ii) caminar. Es interesante constatar también que conductas tales como aletear sólo la exhibieron las moscas Chillán y la conducta de retroceso se observó sólo en las moscas La Florida (Figura 5 a, b).

La Figura 5 también indica que en la cepa Chillán, la recurrencia caminar  $\longleftrightarrow$  caminar ocurre con una proporción mucho mayor que sin moverse  $\longleftrightarrow$  sin moverse, a diferencia de la

cepa La Florida donde se obtuvieron resultados exactamente opuestos, es decir, la recurrencia sin moverse  $\leftarrow$  sin moverse es mayor que caminar  $\leftarrow$  caminar (Figura 5 a, b). Finalmente la transición giros  $\leftarrow$  caminar ocurre con una alta frecuencia en ambas cepas (Figura 5 a, b).

## DISCUSIÓN

El presente estudio muestra que en un espacio reducido, adultos de *D. pavani*, exhiben dos tipos de comportamiento: i) preferencias por lugares específicos y ii) conductas cuya función es acicalar y limpiar su propio cuerpo. Sexton y Stalker (1961) demostraron que en un espacio reducido, las hembras de *Drosophila paramelanica* tienden a distribuirse homogéneamente en una superficie. Este patrón de uso del espacio tiende a mantenerse aún a altos números de moscas por superficie (200 en 2.066 mm<sup>2</sup>). En el presente trabajo nosotros introdujimos individualmente moscas a las cajas. Así, la preferencia por algún lugar de la cápsula petri podría depender de la respuesta de las moscas a factores del ambiente físico, como por ejemplo: i) respuesta a la gravedad y ii) respuesta a la luz. Nosotros tenemos evidencias que, en presencia de luz, los adultos de *Drosophila simulans* prefieren la tapa de la cápsula petri, pero en oscuridad estas moscas tienden a distribuirse en la tapa y en el fondo de las cápsulas petri (datos no publicados). Nosotros creemos que las diferencias entre las cepas Chillán y La Florida en preferencias por lugares específicos de las cajas experimentales pueden resultar como subproductos de diferencias en fotorrespuesta y georrespuesta de los adultos de estas dos poblaciones (Figura 2). La proporción de individuos que observamos en las paredes verticales de las cajas, tal vez representan una fracción de adultos cuya respuesta a la gravedad y a la luz es limitada (véase a Hirsch, 1958). En resumen, nosotros encontramos diferencias intra e interpoblacionales para preferencias por lugares específicos de las cajas de experimentación. Los mecanismos conductuales que podrían explicar esas diferencias, permanecen por ser estudiados.

En contraste con los hallazgos de otros autores, en dípteros tales como *Aedes triseriatus* (Walker y Archer, 1987), las moscas de las cepas La Florida y Chillán, no muestran transiciones notables entre conductas de limpieza. Lo frecuente es encontrar recurrencia de una conducta sobre sí misma, i.e. a la limpieza de patas sigue otro acto de la misma naturaleza (Figura 4). Esto sugiere que, en los adultos de *D. pavani*, la limpieza de las diferentes partes del cuerpo es autónoma, es decir, la eliminación de partículas extrañas del cuerpo es realizada por cada par de patas independientemente de las otras. Por supuesto, esto requiere de una coordinación neuronal independiente. En *D. melanogaster* Ikeda y Kaplan han demostrado que cada par de patas es coordinado por su propio grupo neuronal (véase a Hall y Greenspan, 1979). Desafortunadamente, en *D. pavani* todavía no se han realizado estudios para conocer la coordinación neuronal de las extremidades de los adultos.

Finalmente, es importante destacar que las conductas asociadas con la limpieza del cuerpo de *D. pavani* y las ligadas a movilidad, se realizan en conjunto. Esto quiere decir que estos adultos pueden limpiar su cuerpo, luego trasladarse a otro lugar para volver a limpiar su cuerpo, etc. En definitiva, los elementos de conducta que componen la conducta de limpieza y aquellos que constituyen el trasladarse de un lugar a otro, forman un continuo de comportamientos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Paula Valenzuela C. por la confección de las figuras mostradas en este estudio. Agradecemos también el apoyo financiero de FONDECYT 1275-91 y la Universidad de Chile (DTI B-2309-9155).

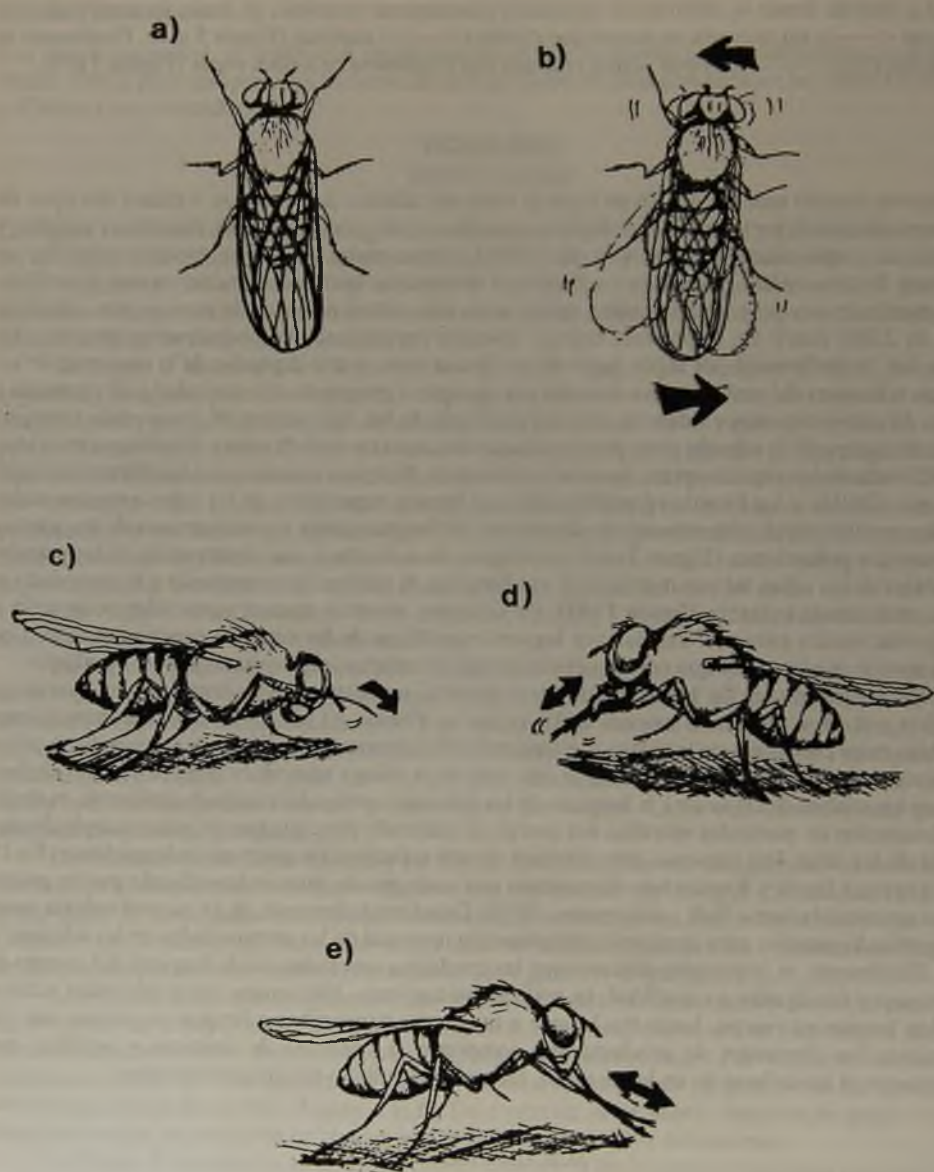


Figura 1. Esquema de algunas de las conductas exhibidas por machos y hembras adultos de *D. pavani* en las cápsulas petri utilizadas en este trabajo: a) sin moverse; b) movimiento de abdomen lado a lado; c) limpieza de antenas; d) limpieza de trompa; e) limpieza de patas protorácicas.

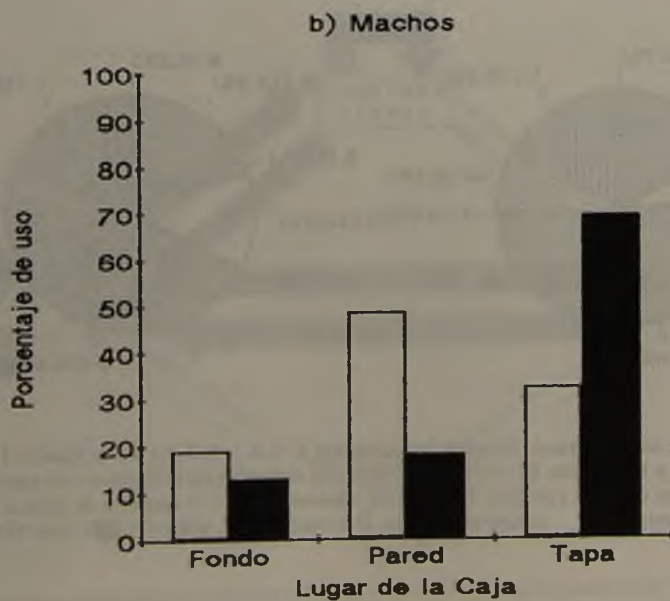
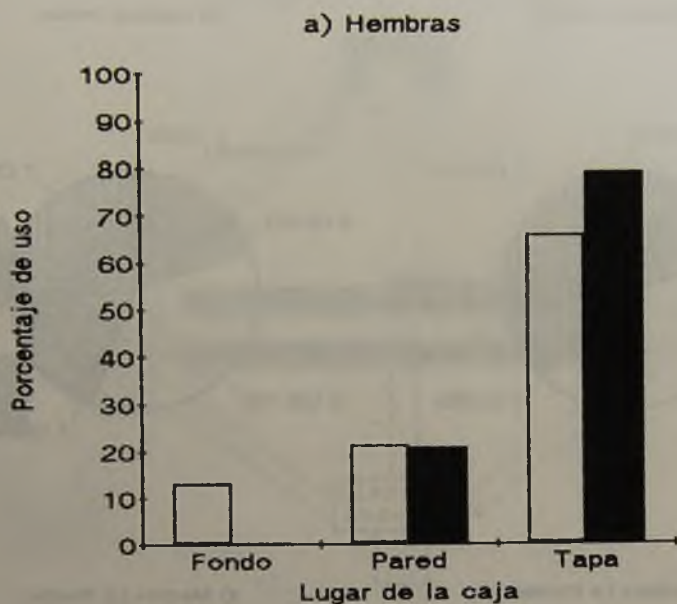


Figura 2. Ocupación del espacio de las cápsulas petri por los adultos de *D. pavani*. En blanco se muestra a la población de Chillán y en negro a la población de La Florida.

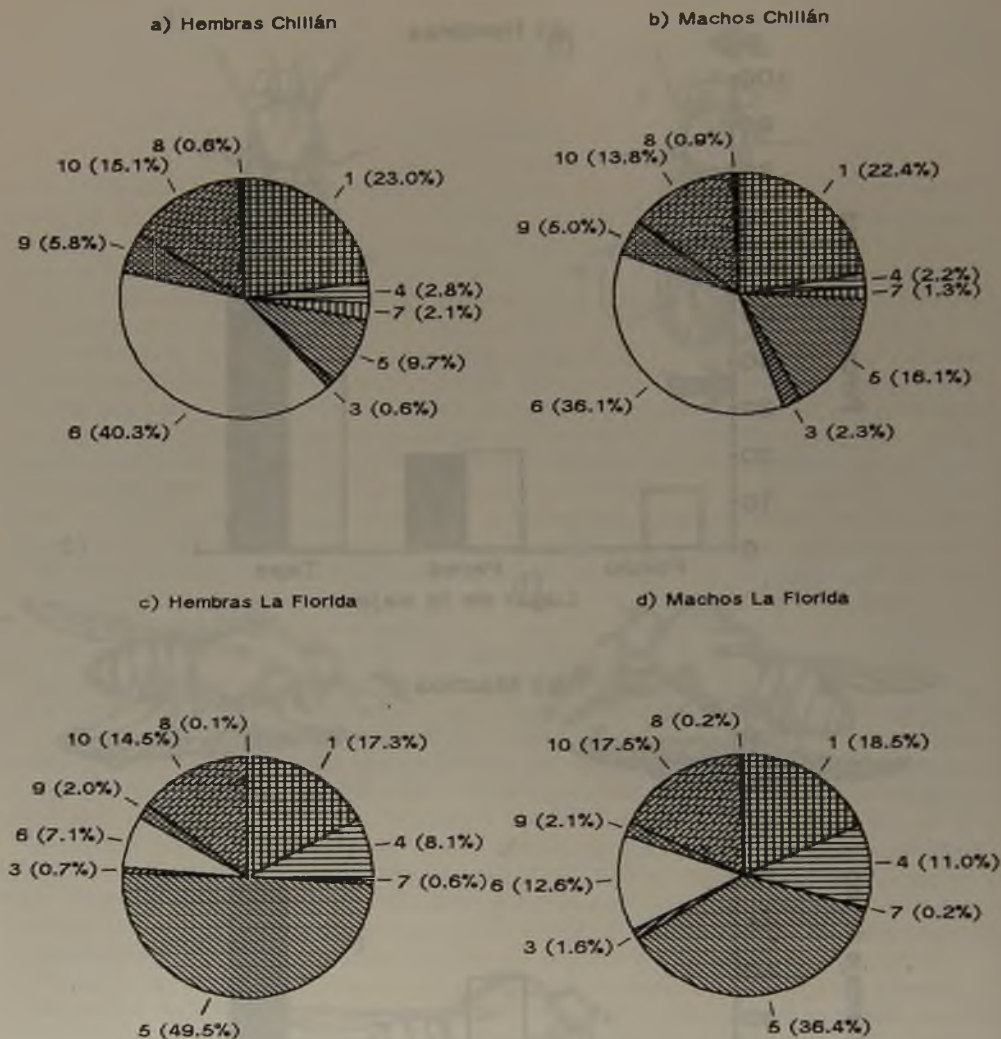


Figura 3. Gráficos de área mostrando el uso de las conductas 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 9 (ver Cuadro 1) en los sexos de las cepas Chillán y La Florida. El resto de las conductas indicadas en el Cuadro 1 se agruparon bajo el epígrafe 10. Limpieza de patas (1) (▨); limpieza de abdomen (3) (|||); limpieza de cabeza (4) (≡); sin moverse (5) (|||); caminar (6) ( ); caminar con alas abiertas (7) (|||); saltar (8) (■); girar (9) (⊗) y otras conductas (10) (†††).



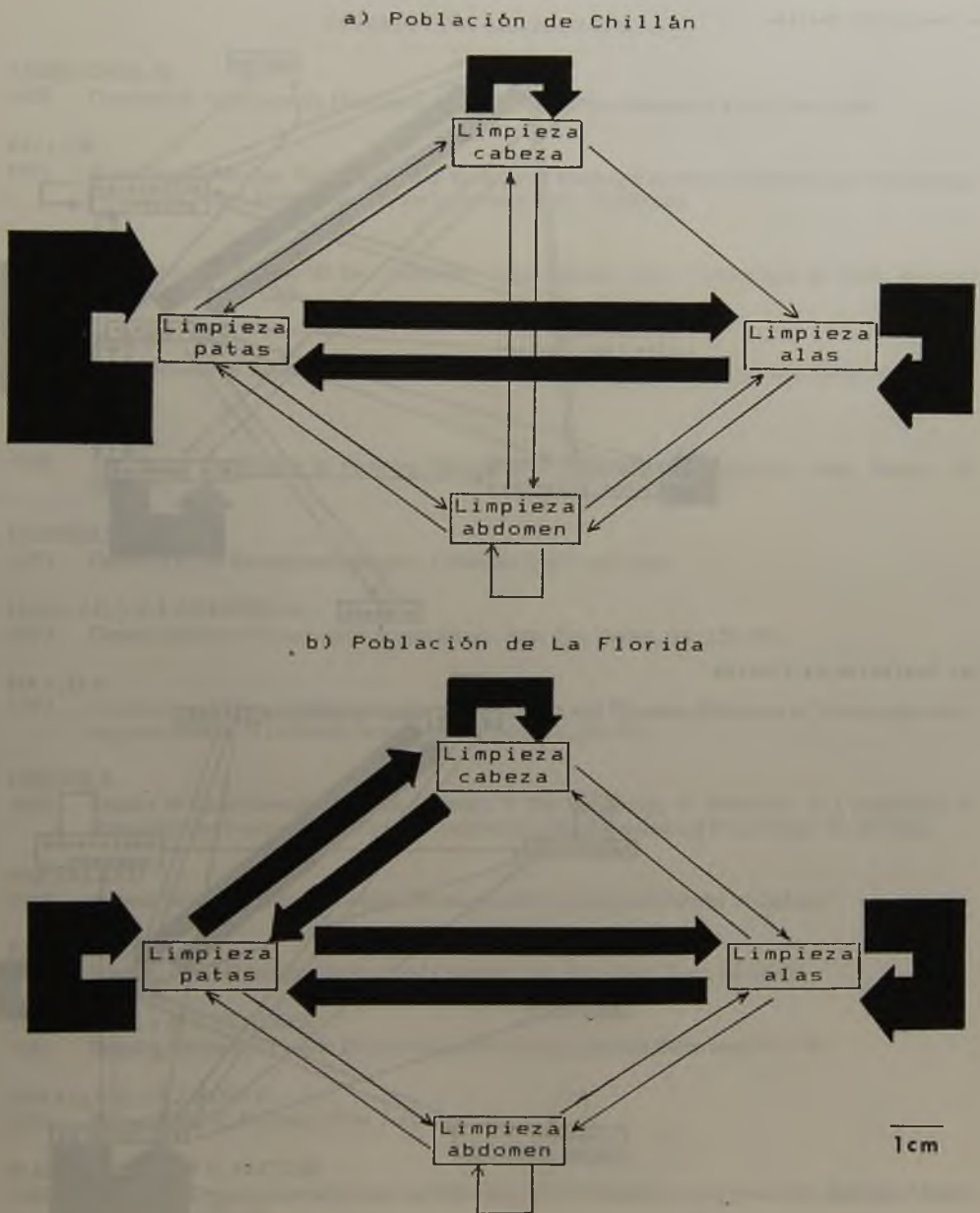
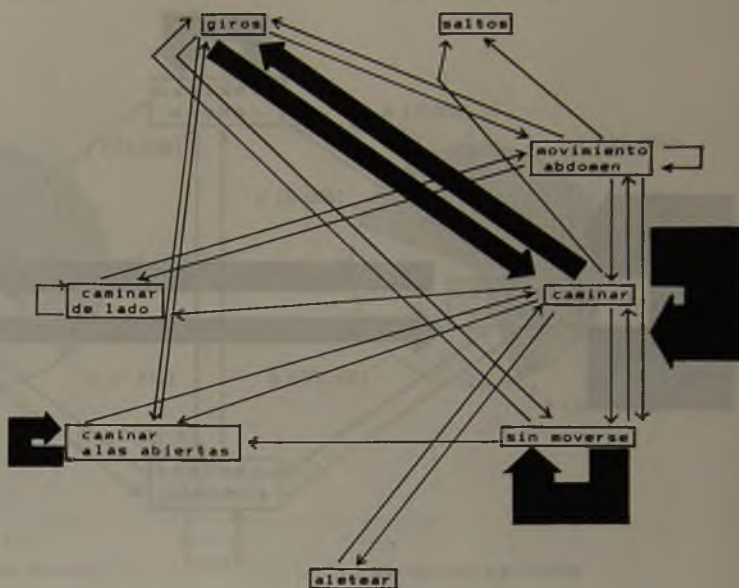


Figura 4. Etoqramas mostrando las relaciones dinámicas entre elementos de conducta de limpieza, en las cepas Chillán (a) y La Florida (b) de *D. pavani*. Con excepción de la conducta de limpieza de abdomen en la cepa Chillán, las restantes conductas no diferían entre los sexos de cada población (ver resultados). El trazo de 1 cm equivale a 10-19,9% del total de conductas registradas.

## a) Población Chillán



## b) Población La Florida

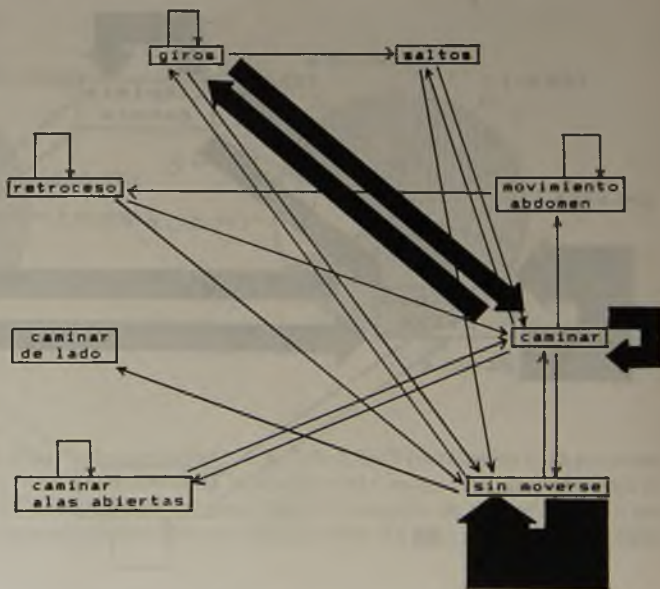


Figura 5. Etoqramas mostrando las relaciones dinámicas entre elementos de conducta asociados con movilidad, en las cepas Chillán (a) y La Florida (b) de *D. pavani*. El trazo de 1 cm equivale a 10-19,9% del total de conductas registradas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASHBURNER, M.

1989 *Drosophila*. A Laboratory Handbook. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

BELL, W.J.

1991 Searching Behaviour. The Behavioural Ecology of Finding Resources. Chapman and Hall Animal Behaviour Series. Great Britain at the University Press. Cambridge.

BRNCIC, D.

1957 Las Especies Chilenas de *Drosophilidae*. Colec. Monog. Biol. Universidad de Chile, imprenta Stanley, Santiago, Chile.

BURDICK, A.B.

1954 New Medium of Reproductive Quality Stable at Room Temperature. *Drosoph. Infor. Service*, 28: 170.

CONNOLLY, K.

1968 The Social Facilitation of Preening Behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, 16: 385-391.

DOBZHANSKY, TH.

1970 Genetics of the Evolutionary process. Columbia University Press.

HALL, J.C. y R.J. GREENSPAN

1979 Genetic analysis of *Drosophila* neurobiology. *Ann. Rev. Genet.*, 13: 127-195.

HAY, D.A.

1972 Genetical and Maternal Determinants of the Activity and Preening Behaviour of *Drosophila melanogaster* Reared in Different Environments. *Heredity*, 28: 311.

HIRSCH, J.

1958 Studies in Experimental Behavior Genetics: I The Heritability of Phototaxis in a population of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 51: 647-651.

McFARLAND

1986 Animal Behaviour. Psychobiology, Ethology and Evolution. University of Oxford.

PARSON, P.A.

1983 Ecobehavioral Genetics: Habitats and Colonists. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 35-55.

SEXTON, O.J. y H.D. STALKER

1961 Spacing Patterns of Female *Drosophila paramelanica*. *Animal Behaviour*, 9: 77-81.

SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF

1981 Biometry. W.H. Freeman, New York.

WALKER, E.D. y W.E. ARCHER

1987 Sequential Organization of Grooming Behaviors of the Mosquito, *Aedes triseriatus*. *Journal of Insect Behavior*, 1: 97-109.

Contribución recibida: 30.09.93; aceptada: 23.11.93.