
COMPETENCIA ENTRE POBLACIONES EXPERIMENTALES DE *Drosophila melanogaster* Y DE *Drosophila ananassae*

RODOLFO FÉLIX, O. OLVERA, J. GUZMÁN y M. E. DE LA ROSA
Departamento de Radiobiología.
Instituto de Energía Nuclear.

INTRODUCCIÓN

Los cambios evolutivos no son observables únicamente en la escala del tiempo geológico, ya que por ejemplo, algunas modificaciones adaptativas ocurren rápidamente en poblaciones naturales y experimentales dentro de un lapso reducido. En algunas especies de insectos se han determinado los cambios adaptativos en la constitución genética debidos a la selección natural operando en condiciones experimentales (Dobzhansky, 1947; Dobzhansky y Spassky, 1947; Carson, 1958; Spiess, 1966). Ayala (1965, 1966a, 1966b) describe extensivamente la influencia de factores ambientales (temperatura, hábitos alimenticios, espacio y cantidad de alimento disponibles) y de la composición genética, sobre la productividad (número de adultos emergidos por unidad de tiempo), sobre la biomasa que es por definición, el peso total de los adultos emergidos, así como sobre el tamaño de las poblaciones de las especies procedentes de Australia y de Nueva Guinea, *Drosophila serrata*, *D. birchii*, así como *D. melanogaster* y *D. pseudoobscura*. En todos los casos, la cantidad de comida disponible determinó tanto la productividad, como la biomasa de la población en experimentos en los que el espacio disponible era también limitado.

Cuando una población se desarrolla dentro de un microcosmos cerrado, se incrementa el número de individuos por unidad de espacio. Eventualmente se alcanza un equilibrio, cuando el número de individuos que se agrega a la población por unidad de tiempo, equivale al número de individuos que mueren durante el mismo período de tiempo (Ayala, 1966b). La aglomeración afecta tanto a la longevidad, como a la fecundidad, y a la velocidad del desarrollo en insectos, incluyendo a *Drosophila* (Pearl, 1926; Pearl *et al.*, 1927; Sang, 1950).

Se ha discutido repetidamente la adaptabilidad de un genotipo de una población Mendeliana en función de los variados componentes del ciclo de vida, tales como la fecundidad, la emergencia de adultos, el desarrollo y la mortalidad de los estados inmaduros, la esterilidad, la actividad sexual y la longevidad de los adultos, etc. Debe destacarse, que todos los componentes mencionados interactúan determinando el valor de la adaptabilidad y no constituyen estimaciones de las que se puedan derivar conclusiones generalizables, como algunos autores lo dan por anticipado (Ayala, 1965).

Un método para comparar la adaptabilidad se basa en la productividad de dos poblaciones de especies diferentes, analizando los resultados de la competencia entre ambas. No obstante, la habilidad competitiva, que es ciertamente un componente significativo de la adaptabilidad, constituye un concepto libremente citado sin definición previa, en la literatura científica. Una definición apropiada de dicho concepto para tal propósito, es la aportada por Spiess (1968): "El término competencia se refiere a la utilización de recursos comunes, cuyo consumo es compartido por dos o más especies". Por otra parte, la habilidad para competir puede ser resultante de numerosos componentes incluyendo a las propiedades determinadas por la constitución genética, por lo que se ha relacionado con una variedad de fenómenos, como la lucha directa entre organismos, relaciones entre depredadores y presa, etc. La definición de Birch (1957) limita efectivamente el significado del término según su propia definición: "La competencia ocurre cuando un conjunto de individuos de la misma o diferentes especies, utiliza materiales comunes que están en una cantidad reducida; o si el material no es limitado, la competencia tiene lugar cuando los individuos que en busca de dicho recurso para sobrevivir se dañan recíprocamente".

Moore (1952) demostró la posibilidad del incremento en la habilidad competitiva mediante selección, en relativamente pocas generaciones, durante la competencia entre *D. melanogaster* y *D. simulans*. Ayala (1966b) observó la reversión de la dominancia (predominio) durante la competencia entre *D. serrata* y *D. pseudoobscura*, *D. nebulosa* o *D. melanogaster*. Al principio estuvo en desventaja *D. serrata*, que gradualmente aumentó en las condiciones experimentales específicas del experimento, hasta que llegó a ser la especie dominante en las tres combinaciones estudiadas. Aparentemente, ocurrieron cambios genéticos en *D. serrata* que resaltaron su habilidad

para competir con las otras especies.

Según Pimentel *et al.* (1965) y Ayala (1966b) la reversión de la dominancia no debe ser un evento raro, ya que puede ocurrir, si están presentes condiciones anticipadas. Cuando dos especies compiten recíprocamente durante varias generaciones, la habilidad competitiva interespecífica de la especie dominada puede desarrollarse, ya que los individuos de dicha especie compiten en su mayor parte con la otra especie, mientras que los individuos de la especie predominante compiten en primer lugar entre ellos, por lo que son seleccionados por su habilidad competitiva intraespecífica, más bien que por su capacidad competitiva interespecífica. No obstante, dos especies coexistentes que consuman los mismos recursos limitados, pueden sobrevivir si tiene lugar la selección de los individuos cuyo comportamiento o hábitos alimenticios hacen disminuir el grado de competencia. En este caso las dos especies tienden a la diferenciación ecológica (Ayala, 1968).

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente experimento se inició con la siembra de 150 parejas de adultos de *D. ananassae* y 150 parejas de *D. melanogaster*, en frascos lecheros de un cuarto de litro con medio alimenticio de dos centímetros de espesor sobre la superficie del fondo del frasco. Mientras los individuos de *D. ananassae* provinieron de una línea silvestre homogeneizada en el laboratorio mediante endogamia durante 92 generaciones, las líneas endogámicas de *D. melanogaster* que se utilizaron eran portadoras de las mutaciones ligadas al sexo: y w (165 generaciones), y $2w^a$ (168 generaciones) y $sc^{s1} B In(l)S w^a sc^8$ (102 generaciones), constituyéndose tres combinaciones interespecíficas, cada una repetida en cinco frascos. De esta manera, se iniciaron quince series de cultivos.

Los 600 adultos en cada fresco de cultivo, se pasaron sucesivamente, durante un lapso que comprendió dos meses, a frascos con medio de cultivo fresco los lunes, los miércoles y los viernes de cada semana. Después de 12 días, los primeros adultos emergidos en los cultivos iniciales se contaron y se pasaron al cultivo más reciente, al que se transvasaron en adelante los adultos emergidos en todos los cultivos anteriores. Los adultos en estos cultivos terminales de cada serie se transvasaron asimismo, en los días de la semana indicados antes, obteniéndose continuamente cultivos con huevecillos, larvas, pupas y adultos. La temperatura (25° C) se mantuvo constante durante el tiempo que se prolongó el experimento.

El número de adultos en los cultivos terminales de cada serie aumentó desproporcionadamente por la adición constante de imagos recién emergidos, procedentes de los cultivos más recientes. Después de 4 a 6 semanas el con tenido de adultos en cada cultivo terminal osciló entre 1,500 a 2,000, aglomeración que se mantuvo en los cultivos terminales de cada serie. El efecto de la selección natural sobre los adultos y larvas, en tales condiciones es muy intenso, ya que el número de huevecillos depositados en cada frasco es cuando menos 10 veces y probablemente 100 veces mayor que el número de adultos que se desarrollan consumiendo el escaso alimento disponible. Los imagos están en tal grado de aglomeración dentro del frasco, que la superficie del medio de cultivo se cubre con varias capas de moscas luchando por alimento o para depositar huevecillos.

Sin embargo, la competencia por espacio entre los adultos no es tan intensa como la lucha entre las larvas por ingerir el medio de cultivo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

No es probable que durante la historia evolutiva de las poblaciones antecesoras a las empleadas en el experimento, hayan ocupado alguna vez un espacio tan limitado, en condiciones semejantes a las reseñadas. La aglomeración es un nuevo factor en la microecología del frasco de cultivo, por lo que los resultados de la competencia en las condiciones descritas constituyen una extrapolación artificial de algunos de los componentes ecológicos en que proliferan las poblaciones silvestres que compiten por un alimento que consumen simultáneamente. En las poblaciones naturales de *Drosophila* dos especies pueden coexistir aunque requieran los mismos componentes alimenticios tales como los carbohidratos y ciertas especies de levaduras, compartiendo el mismo espacio. También es posible que una especie consuma parte del alimento que es ingerido por la otra, y viceversa, como sucede con algunas especies de levaduras y de hongos contenidos en el alimento natural de muchas especies de *Drosophila* (Da Cunha *et al.*, 1951).

Asimismo, los individuos adultos de una especie pueden ocupar ciertos lugares del espacio disponible, mostrando la preferencia por sitios apropiados para la oviposición (Del Solar, 1968). También es posible en

situaciones extremas, que una de las dos especies se alimente con algunos de los metabolitos producidos por la segunda especie.

En todas las series, a partir del primer conteo de los adultos emergidos, fue *D. melanogaster* la especie dominante, mostrando las gráficas de supervivencia correspondientes (figures 1 a 3), diferencias muy notables entre la proporción de individuos de las dos especies en las tres combinaciones interespecíficas. La emergencia de *D. melanogaster* es anterior a la de *D. ananassae*, según lo muestra la caída brusca tan notable de esta especie durante la primera semana de emergencia. Posteriormente a la recuperación inicial de *D. ananassae*, es evidente en las series de cultivos de cada combinación, la coincidencia de un segundo descenso de *D. ananassae*, que tiene lugar aproximadamente, tres semanas después de iniciado el experimento en dos de las combinaciones (sc^{S1} Bln(l)S w^{a8} sc^8 x *D. ananassae*, y y x *D. ananassae*). La segunda recuperación, consecutiva a este segundo descenso de *D. ananassae* no es tan notable como el primer incremento registrado en las gráficas.

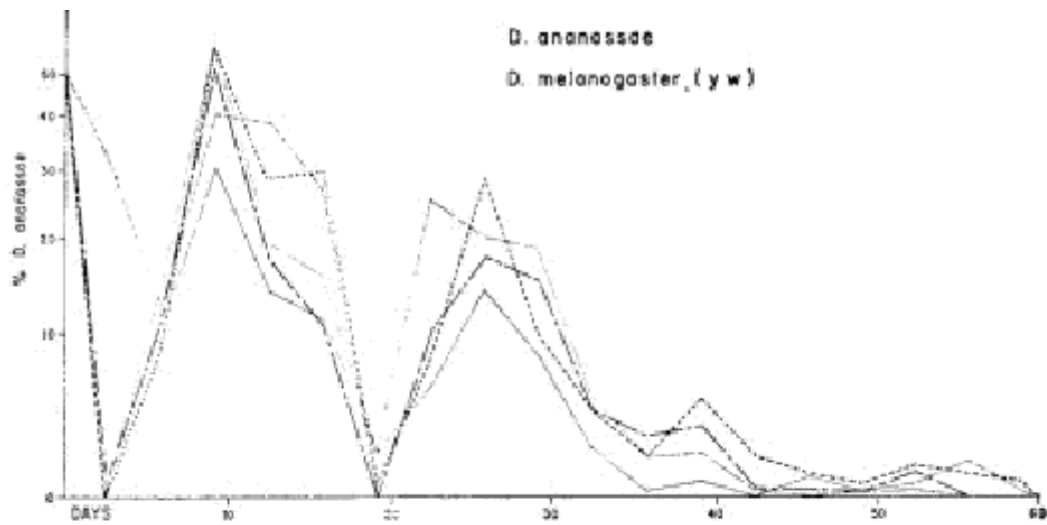


Fig. 1:

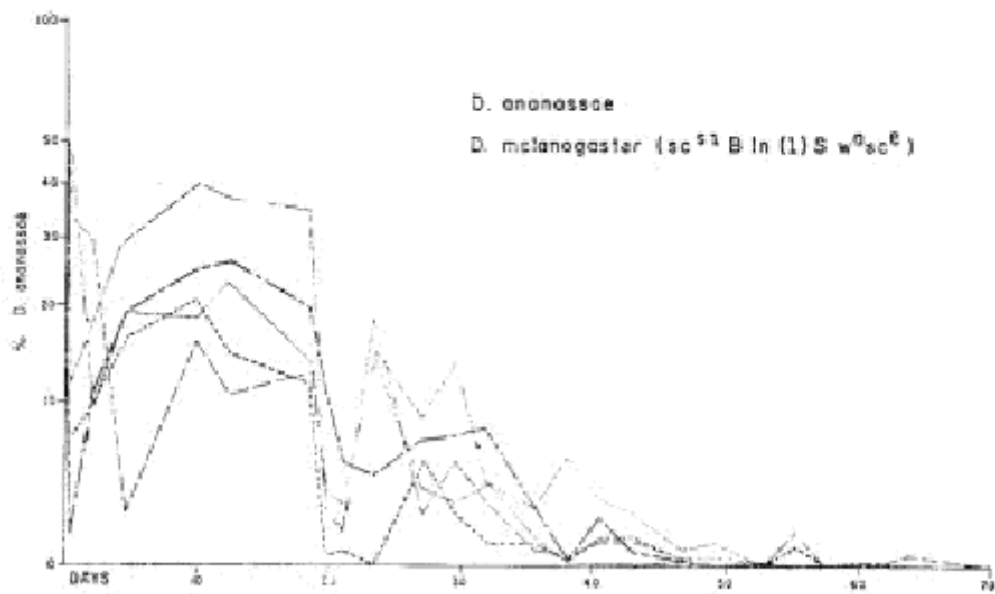


Fig. 2

Fig. 1: Gráfica de las variaciones observadas en el porcentaje de individuos adultos de las especies *D. melanogaster* (yw) y *D. ananassae* durante su competencia en cinco series sucesivas de cultivo.

Fig. 2: Gráfica de las variaciones observadas en el porcentaje de individuos adultos de las especies *D. melanogaster* ($sc^{s1} Bin(1) S w^a sc^8$) durante su competencia en cinco series sucesivas de cultivo.

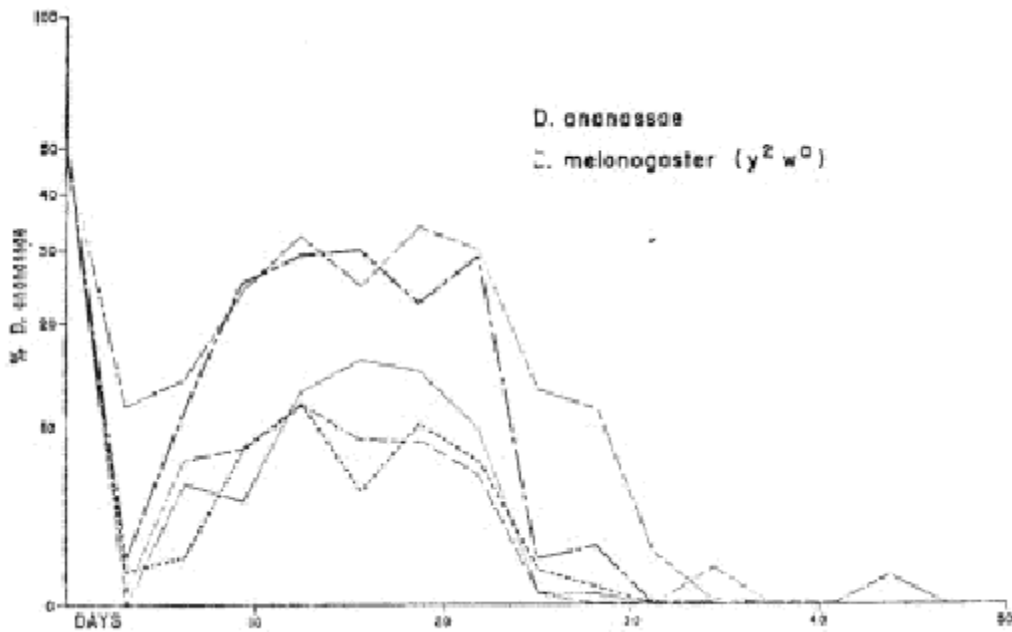


Fig. 3: Gráfica de las variaciones observadas en el porcentaje de individuos adultos de las especies *D. melanogaster* ($y^2 w^a$) y *D. ananassae* durante su competencia en cinco series sucesivas de cultivo.

La extinción total de *D. ananassae* tuvo lugar a los 69 días (eliminada por $y sc^{s1} Bln(I)S w^a sc^8$); a los 60 días (eliminada por $y^2 w^a$) y a los 48 días (eliminada por $y^2 w^a$).

El "principio de exclusión competitiva de Gause" estipula que si dos especies compiten por un mismo recurso, una de las dos será eliminada, ya que es imposible que tengan la misma eficiencia para la utilización de los recursos disponibles en el espacio que ocupan. En tal caso el número de individuos de la especie menos eficiente disminuye gradualmente hasta que se complete su extinción (Slobodkin, 1961). La diversidad genética entre las dos especies que proliferan en un espacio que gradualmente resulta más limitado, al mismo tiempo que el alimento es más escaso, constituye probablemente la causa principal de la extinción de *D. ananassae*, en la competencia con los mutantes de *D. melanogaster*.

Siendo la constitución genética de *D. ananassae* una constante relativa en todos los cultivos, se puede considerar a las mutaciones de efecto visible en el fenotipo, cuyo efecto negativo sobre la viabilidad es conocido en cada una de las líneas empleadas, como el componente de los genotipos de *D. melanogaster* determinante de las variaciones observables al comparar las curvas de supervivencia, así como de las diferencias en el lapso requerido para la extinción de *D. ananassae* en cada una de las combinaciones interespecíficas en competencia con *D. melanogaster*.

BIBLIOGRAFÍA

- AYALA, F. J. 1965 Relative fitness of population of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*. *Genetics*. 51: 527-544
- . 1966a. Evolution of fitness. I. Improvement in the productivity and size of irradiated populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*. *Genetics*, 53: 883-895.
- . 1966b. Dynamics of populations. I. Factors controlling population growth and population size in *Drosophila serrata*. *Am. Naturalist*, 100: 333-344
- . 1968. Evolution of fitness. IV. Genetic evolution of interspecific competitive ability in *Drosophila*. *Genetics*, 61: 737-747.

- BIRCH, L. C. 1957. The meaning of Competition. *Am. Naturalist*, 91: 5-18.
- CARSON, H. L. 1958. Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 44: 1136-1141.
- DA CUNHA, A. B., TH. DOBZHANSKY Y A. SOKOLOFF. 1951. On food preference of sympatric species of *Drosophila*. *Evolution*, 5: 97-101.
- DEL SOLAR, E. 1968. Selection for and against gregariousness in the choice of oviposition sites in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 58: 275-282.
- DOBZHANSKY, TH. 1947. A directional change in the genetic constitution of a natural population of *D. pseudoobscura*. *Heredity*, 1: 53-64,
- . y B. SPASSKY, 1947. Evolutionary changes in laboratory cultures of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 1: 191-216.
- MOORE, J. A. 1952. Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. II. The improvement of competitive ability through selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 38: 813-817.
- PEARL, R. 1926. *The Biology of Population Growth*. A. A. Knopf, New York.
- . J. R. MINER, y S. L. PARKER. 1927. Experimental studies on the duration of life. XI. Density of population and life duration in *Drosophila*. *Am. Naturalist*, 61: 289-318.
- PIMENTEL D., E. H. FEINBERG, P. W. WOOD y J. T. HAYES. 1965. Selection, spatial distribution, and the coexistence of competing fly species. *Am. Naturalist*, 90: 97-109.
- SANG, J. H. 1950. Population growth in *Drosophila* cultures. *Biol. Rev.*, 25: 188-219.
- SLOBODKIN, L. B. 1961. *Growth and Regulation of Animal Populations*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- SPIESS, E. B. 1966. Chromosomal fitness changes in experimental populations of *Drosophila persimilis* from Timberline. II. Re-extracted chromosomes. *Evolution*, 20: 82-91.
- . 1968. Experimental population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 2: 165-168.