

La conducta de larvas de *Drosophila* (Diptera; Drosophilidae): su etología, desarrollo, genética y evolución

The behavior of *Drosophila* larvae: their ethology, development, genetics and evolution

RAÚL GODOY-HERRERA

Programa de Genética Humana, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina,
Universidad de Chile, Independencia 1027, Casilla 70061, Santiago-7, Chile,
e-mail: rgodoy@machi.med.uchile.cl

RESUMEN

Este trabajo, en honor al Profesor Doctor Danko Brncic Juricic (Q.E.P.D.), es una revisión de nuestras contribuciones sobre la etología, desarrollo, genética y evolución de patrones de conducta de larvas de *Drosophila*. Se discute el desarrollo de conductas larvales de forrajeo y sus bases hereditarias. También se discuten estrategias de investigación dirigidas a entender las relaciones entre genotipo y conducta durante el desarrollo de los organismos. Se relacionan patrones de desarrollo de conductas larvales con la filogenia de las especies del grupo *mesophragmatica* de *Drosophila*. Finalmente, se distingue entre evolución de elementos de conducta simple y evolución de conductas complejas.

Palabras clave: conducta larval de *Drosophila*, etología, evolución, genética.

ABSTRACT

This is a review about our contributions in ethology, development, genetics, and evolution of larval behavioral patterns of *Drosophila* in honor of the late Professor Doctor Danko Brncic Juricic. The developmental behavioral genetics of larval foraging and pupation of *Drosophila* are discussed. It is also emphasized the importance of research strategies lead to understand properly the relationships between genotype and behavior during development of the organisms. Finally, a comparison between phylogenetic relationships of six *Drosophila* species of the *mesophragmatica* group and their developmental patterns of larval behaviors is provided.

Key words: *Drosophila* larval behavior, ethology, evolution, genetics.

Dame los años que tu quieras darme
y han de ser menos de los que yo tengo
porque otros ya, también sobre esta arena,
me entregaron las cosas que no se oyen en vano.

(de "Confesiones", Tala, Gabriela Mistral)

A la memoria de mi esposa Alejandra

REMEMORANZAS

Conocí al Dr. Danko Brncic Juricic antes que él me conociera. Yo había llegado a Santiago desde Chillán a mediados de los 60' a estudiar Pedagogía en Biología, en la Facultad de Filosofía y Educación de la Universidad de Chile. Uno de los primeros cursos que correspondía tomar era Biología General dirigido por el Dr. Brncic. Recuerdo claramente la clase inaugural que realizó Danko. El destacaba la genética y su potencial para dise-

car fenómenos biológicos complejos, pero agregaba que en biología era fundamental conocer la historia de los organismos que se estudiaban, especialmente en el caso de la especie humana. Por lo tanto, concluía, la teoría de la evolución orgánica siempre debía estar presente en cualquier investigación de problemas biológicos. Danko profundizaba estas ideas en su curso de Genética y Evolución que debíamos tomar en el quinto semestre de la carrera. La profundidad de las ideas que expresaba tan claramente, sus generalizaciones que incluían los diferentes campos de la biología y las implicaciones éticas de la genética para la especie humana, se manifestaban en frases como las siguientes: "herencia, raza y sociedad", "iguales pero distintos", "herencia y ambiente", "lo igual da origen a lo igual, pero no siempre lo igual da origen a lo igual", etc. Todo esto me impresionó profundamente, despertando mi interés por trabajar en genética.

Al año siguiente fui a conversar con Danko para ver la posibilidad de trabajar con él, pero había cedido su cátedra al Dr. Eduardo del Solar. El Dr. del Solar escuchó con interés mis intenciones de trabajar en genética, pero me advirtió que los laboratorios se encontraban en la Facultad de Medicina y que él investigaba problemas de genética y conducta. Esto me interesó vivamente. Durante mi niñez y adolescencia en Chillán había criado, amansado y estado en contacto con diferentes animales: perros, palomas, ovejas, chivos, caballos, patos, cerdos, gallinas, gallinetas, etc. Me interesaban algunas conductas de estos animales, en particular la facilidad para perder muchas características de docilidad cuando se les daba oportunidad de vivir en grandes espacios. Esto ocurría, por ejemplo, con caballos y vacunos que se llevaban en verano a la alta cordillera de los Andes frente a Chillán. Sin embargo, la docilidad era recuperada con relativa facilidad una vez que los animales volvían a sus condiciones normales de crianza.

Cuando llegué a la Unidad de Genética y Evolución Experimental, en el Departamento de Biología Celular y Genética de la Facultad de Medicina, me impresionó gratamente el ambiente intelectual que se vivía. Recuerdo que se comentaban los últimos avances en genética y evolución, especialmente en genética de poblaciones, en citogenética, en genética ecológica y en genética y evolución de la conducta, se mencionaban trabajos de autores que sólo conocía por algunos textos o de los cuales nunca había escuchado hablar en pregrado, pero que intuía era fundamental conocer y estudiar. Escuchaba anécdotas de famosos profesores extranjeros y así tomaba conocimiento de su lado humano, más allá de la academia. Recuerdo también que se comentaban, con la más amplia libertad, momentos políticos claves y de gran efervescencia social, que vivían nuestro país y la universidad. Era la época de la reforma universitaria y todas las universidades chilenas estaban involucradas en este proceso. Esos sucesos terminaron por marcar nuestra vida y la del país. Las conversaciones a la hora de almuerzo giraban también en torno a arte, literatura, poesía y música. Periódicamente, dábamos seminarios sobre nuestras investigaciones. Recibíamos comentarios generosos y estimulantes, pero también críticas severas y punzantes, que nos llevaban a mejorar nuestros diseños experimentales y a profundizar el marco teórico que rodeaba los problemas que investigábamos. En esta tarea Danko era un maestro y yo me beneficié de toda su experiencia.

Además de Danko trabajaban en esos laboratorios la Dra. Susi Koref-Santibáñez, el Dr. Eduar-

do del Solar, la Dra. Myriam Budnik y la Dra. Madeleine Lambrot. A la hora de almuerzo era corriente ver al Dr. Edmundo Covarrubias, al Dr. Raúl Fernández-Donoso y al Dr. Hernán Palomino, también veíamos al Profesor Dr. Gustavo Hoecker y a la Dra. Alicia Ramos. Se producía así una animada tertulia con gran impacto formativo sobre todos nosotros. Los estudiantes de mi generación que trabajaban junto a los ya nombrados profesores dirigidos por Danko, eran los Drs. Daniel Frías y José Navarro y la Dra. Patricia Iturra. En 1976, se incorporó al grupo como tesista el Dr. Gonzalo Gajardo quien se dedicó a averiguar cuáles eran los sitios naturales de crianza de las diferentes especies de *Drosophila* de Chile y a realizar otros estudios de genética-ecológica. Todos han tenido una carrera académica exitosa en los campos específicos en que trabajan ya sea en la Universidad de Chile o en otras universidades del país. Lo que aprendí en esa época me ha servido para siempre en mi vida académica, tanto en Chile como en el extranjero.

En 1973, después del golpe militar, se produjeron cambios en la vida del Laboratorio. La Dra. Susi Koref-Santibáñez partió al exilio primero a Italia y luego a Alemania y el Dr. Eduardo del Solar decidió trasladarse a la Universidad Austral en Valdivia, mientras la Dra. Madeleine Lambrot se trasladó a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Yo ya estaba trabajando en genética de la conducta y las tres personas nombradas, especialistas en el campo, se habían alejado físicamente.

Lo que estaba investigando en ese tiempo había despertado en mí un profundo interés por el área, por lo cual decidí seguir adelante discutiendo los datos que colectaba con Danko. A medida que progresaba en mis investigaciones delimitaba cada vez más mi área de trabajo: etología, desarrollo, genética y evolución de patrones de conducta.

ESTUDIOS ETOLÓGICOS Y GENÉTICOS

Conducta de larvas de Drosophila

Todos quienes han cultivado especies de *Drosophila* habrán observado que en la papilla nutritiva de los frascos de cultivo se encuentran larvas de diferentes tamaños realizando diversas actividades. Algunas se trasladan sobre la superficie del substrato, otras se observan a diferentes profundidades hasta donde han llegado horadando el medio y construyéndolo galerías, otros de estos preadultos han dejado la papilla nutritiva y se trasladan por las paredes de vidrio de las botellas de crianza, etc. Después de pasar algún tiem-

po observando y describiendo estas y otras conductas de larvas de *Drosophila*, inicié una serie de experimentos para conocer las bases hereditarias de algunas de ellas.

La literatura de la época era sorprendentemente escasa (Godoy-Herrera 1977, 1978). En la práctica, se había dejado de lado un interesante período de vida de los insectos holometábolos, para centrarse en la conducta de los adultos. Después de haber publicado un par de trabajos sobre genética de la excavación de substratos utilizando *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830) (Godoy-Herrera 1977, 1978), decidí que en este campo realizaría mi tesis de doctorado. Las razones principales fueron las siguientes: (i) la conducta de las larvas de *Drosophila* podía ligarse con la adquisición y consumo de alimento, con selección de sitios de pupación y con patrones de dispersión, problemas de interés para la ecología, (ii) el período de vida de la larva de *Drosophila* es relativamente corto (4 a 8 días), lo cual la hace un buen modelo para investigar cambios conductuales durante todo el período de vida de un individuo. Adicionalmente, permitía investigar cómo cambios conductuales se relacionan con patrones de actividad génica durante el desarrollo de los organismos. Esta clase de problemas llevan la genética al ámbito de la psicología, porque también los psicólogos investigan cómo cambia la conducta a lo largo de la vida de un individuo (Michel & Moore 1995), (iii) en el laboratorio estaban disponibles un buen número de especies de *Drosophila*, todas con relaciones filogenéticas bien establecidas, lo cual permitía correlacionar patrones de desarrollo de conductas larvales con esas filogenias.

Patrones de dispersión

Comparada con el adulto, la larva de *Drosophila* esta restringida en sus movimientos por el substrato donde se desarrolla (Del Pino & Godoy-Herrera 1999). Los sitios naturales de crianza son relativamente pequeños, constituidos por partes de vegetales y de frutos en descomposición (Powell 1997). Estos ambientes, esencialmente transitorios, cambian sus condiciones ecológicas en un breve tiempo (Carson 1971), poniendo a prueba las actividades de forrajeo y de pupación de las larvas (Godoy-Herrera 1994).

Una de las conductas más bizarras de las larvas de *Drosophila* es horadar substratos, ingiriendo alimento mientras construyen galerías que utilizan para dispersar en el medio. En esta actividad se comprometen las mandíbulas y otros componentes del aparato cefalofaríngeo de la larva, su

sistema nervioso, sus músculos, su esqueleto hidrostático y su cutícula (Ashburner 1989). La larva inserta las mandíbulas en el substrato y al mismo tiempo bombea alimento hacia su estómago. Paralelamente, la larva rigidiza la zona abdominal y flexibiliza la región cefálica. Esto produce movimientos de oscilación derecha-izquierda (bamboleos) que la larva utiliza para compactar las paredes de los túneles que construye, aumentando el espacio que dispone y aireando el substrato. En condiciones de alta densidad, las larvas de *D. melanogaster* responden excavando más profundamente en el substrato (Godoy-Herrera 1977). Es interesante observar también que mientras excavan, las larvas de *Drosophila* producen abundantes secreciones de sus glándulas salivales que contribuyen a licuar substratos (Ashburner 1989), facilitando la construcción de galerías. Las larvas de *Drosophila* también excavan cuando van a pupar (Godoy-Herrera & Silva-Cuadra 1997). Así, la conducta excavatoria se expresa durante todo el período larval, pero con diferentes objetivos ecológicos, según la edad de estas.

Forrajeo y excavación

Entre las 24 y las 96 h de desarrollo, la larva de *Drosophila* ingiere alimento con una gran voracidad (Sewell et al. 1975). La larva debe alcanzar un peso mínimo que le permita pupar y dar origen al adulto; la incapacidad para alcanzar un peso mínimo, prolonga la etapa de alimentación y la expone a desaparecer por inanición, contaminación del lugar de crianza por excretas que ella misma produce, desecación del substrato y/o por aumento del riesgo de predación y/o parasitismo (Powell 1997).

Todos estos y otros factores parecen haber actuado como agentes selectivos que han moldeado el genotipo que controla las diferentes conductas de las larvas de *Drosophila*. En *D. melanogaster*, la tasa larval de ingestión de alimento esta controlada poligenéticamente, aunque hay también dominancia para alta tasa de alimentación (Sewell et al. 1975). Estas larvas exhiben una mayor capacidad competitiva inter e intraespecífica, medida por el número de adultos que nacen, su tamaño y su peso corporal (Burnet et al. 1977). Muchas especies de *Drosophila* tienen una ecología parecida y comparten sitios de crianza (Nunney 1990). En este caso, las larvas de las diferentes especies del género excavan y se ubican a diferentes profundidades. Así, en frutos de tomate caídos sobre el suelo, McCoy (1962) informó que con excepción de *D. busckii* (Coquillett,

1901), las larvas de *D. melanogaster*, *D. hydei* (Sturtevant, 1901, *D. tripunctata* (Loew, 1862) y *D. quinaria* (Loew, 1866), excavan a diferentes profundidades. Por otra parte, Carton & Sokolowski (1992) encontraron que, en la naturaleza, un parásito himenóptero contribuye a mantener las frecuencias de dos psicomorfos. Uno corresponde a un tipo de larvas de *D. melanogaster* denominadas "sésiles" porque recorren una pequeña distancia mientras se alimentan y tienden a permanecer en las capas superiores del sustrato. El otro tipo de larvas se denominan "vagabundas" porque recorren una mayor distancia mientras ingieren alimento y penetran más profundo en el sustrato. Carton & Sokolowski (1992) encontraron que las larvas "sesiles" son infectadas en mayor proporción por el himenóptero, manteniéndolas en baja frecuencia en la población. El polimorfismo conductual es originado por la segregación de un par de genes del locus for de *D. melanogaster* (Sokolowski 1980).

Genética de la excavación de sustratos

El estudio de la manera como las larvas de *Drosophila* se introducen en el sustrato, revela importantes principios de conducta animal: (i) la excavación es el resultado de una secuencia de elementos de conducta, (ii) diferentes elementos de conducta se integran entre sí para originar conductas de mayor complejidad, (iii) no todos los individuos de una población integran los mismos elementos de conducta, (iv) la integración de elementos de conducta puede cambiar a medida que la larva se desarrolla y (v) las interacciones entre elementos de conducta, como también el patrón de cambio de estas interacciones durante el desarrollo de la larva, están en relación con el genotipo individual.

La selección genética en masa para separar líneas de alta y baja excavación, aplicada a una población heterogénea de *D. melanogaster* mostró que este comportamiento larval está controlado poligenéticamente (Godoy-Herrera 1977, 1978). El método utilizado para seleccionar, consistió en tubos de vidrio llenados con medio de cultivo para *Drosophila*, mezclado con carbón vegetal finamente pulverizado. Después de enfriado, este medio se cubrió con una capa de la misma papilla, pero sin carbón. Algunas larvas excavaban, revelado por la presencia de carbón en su tracto digestivo. Otras larvas permanecían sin teñirse, presumiblemente porque no excavaban y consumían alimento sin carbón de las capas superiores del sustrato.

Un análisis biométrico (cruzamientos dialélicos), realizado a las 72 y a las 108 h de desarrollo, de la conducta excavatoria de larvas de *D. melanogaster*, indicó que la varianza de dominancia se modifica con la edad larval. Así, a las 72 h de desarrollo, dependiendo del cruzamiento, se encontró: (i) dominancia para excavar, (ii) dominancia para no excavar, (iii) sobredominancia para excavar (heterosis) y (iv) aditividad para excavar. Sin embargo, a las 108 h de edad larval, los resultados fueron: (i) dominancia para excavar y (ii) sobredominancia para excavar (heterosis). Así, la diversidad de conductas en la F_1 es mayor a las 72 que a las 108 h de desarrollo larval. Además, la magnitud relativa de los componentes genéticos de la conducta excavatoria de larvas de *D. melanogaster*, depende de la edad de estos preadultos y parece estar en sintonía con los cambios microecológicos que afectan los sitios de crianza de estos preadultos.

Elementos de conducta que intervienen en la excavación de sustratos

La aplicación de procedimientos etológicos y genéticos al estudio de la conducta ayuda al análisis de fenotipos conductuales que resultan de interacciones entre elementos de conducta (Bateson 1991). Así, la selección para excavar y no excavar el sustrato en larvas de *D. melanogaster* (revisión en Godoy-Herrera 1994), mostró que cambios en la frecuencia con que se exhiben algunos elementos de conducta podía explicar que las larvas de la línea no excavadora permanecieran en las capas superiores del sustrato. Por ejemplo, algunas larvas exhibían bajas tasas de locomoción, pero altas de giros; otros preadultos se orientaban hacia zonas iluminadas que correspondían a las capas superficiales del sustrato y aun otras larvas eran capaces de consumir alimento en ambientes relativamente secos que también correspondían a las capas superiores del sustrato. En contraste, algunas larvas que consumían alimento en las zonas profundas del sustrato exhibían altas tasas de locomoción y bajas de giros; otros preadultos se orientaban hacia regiones de baja iluminación relativa, hacia el fondo del sustrato; mientras otras larvas exhibían altas tasas de bamboleo (oscilaciones de la región cefálica del cuerpo y rigidez abdominal) lo que favorece la construcción de túneles, y otras larvas mostraban preferencias por sustratos húmedos que correspondían a los de capas inferiores del sustrato. Finalmente, algunas larvas utilizaban las galerías construídas por otras larvas para distribuirse por el interior del sustrato.

El tipo de movilización que utilizan las larvas de *Drosophila* para dispersarse, tiene un costo energético alto, superior a caminar, volar o nadar (Berrington & Lighton 1993). A medida que la larva se desplaza en el sustrato, se originan fuerzas producidas por tensión superficial que actúan sobre una superficie relativamente grande como es el cuerpo de la larva. La larva que excava debe vencer esta fricción para lo cual dispone de una musculatura muy desarrollada y de un hidroesqueleto ad-hoc en el cual se insertan los músculos (Casey 1991). Es de importancia tomar en cuenta estos fenómenos porque las larvas que excavan generalmente exhiben una alta tasa de locomoción, giros y bamboleos, implicando un costo energético significativo para estos preadultos. Este costo debería ser más bajo cuando las larvas excavan en sustratos húmedos y más alto cuando lo hacen en sustratos secos.

Pupación

En *Drosophila*, la conducta de pupación es una actividad compleja de la larva madura y se relaciona con la selección del lugar donde formará su pupario. En esta estructura se destruyen tejidos y órganos larvales y se forma la mosca adulta.

Nosotros hemos estudiado la conducta de pupación investigando el mundo perceptivo de la larva (Godoy-Herrera & Silva-Cuadra 1998). Es así como Wong et al. (1985), Godoy-Herrera et al. (1989) y Godoy-Herrera & Silva-Cuadra (1997) observaron que larvas de *D. melanogaster*, *D. simulans* (Sturtevant, 1919), *D. hydei* y *D. busckii* reaccionan a la humedad, a la luz, a la textura y a la consistencia de los sustratos y que todas estas conductas influyen en la selección de sitios de pupación. En los sustratos, las pupas muestran distribuciones agregadas, sugiriendo que las larvas pueden reconocer larvas congéneres y larvas de otras especies del género. Las larvas de *D. pavani* (Brncic, 1957) prefieren pupar en sustratos secos y las de su especie gemela *D. gaucha* (Brncic, 1957), en sustratos húmedos.

Interesantemente, los híbridos interespecíficos *D. pavani* / *D. gaucha* pupan en lugares más húmedos que los utilizados por la especie parental *D. gaucha*. Además, las larvas de *D. pavani* pueden excavar y la mayor parte de las pupas se observan 2,5 cm bajo la superficie del sustrato. En contraste, muy pocas larvas de *D. gaucha* forman pupario bajo la superficie y los híbridos *D. pavani* / *D. gaucha* simplemente no excavan. Se cree que cuando una conducta exhibida por híbridos interespecíficos difiere de la de las especies parentales, la conducta de los híbridos puede

representar una reversión a un tipo ancestral de patrón de conducta (Huntingford 1984). Las preferencias de las larvas híbridas *D. pavani* / *D. gaucha* por sitios húmedos para pupar, podría ser un ejemplo de conducta primitiva y derivada las preferencias de las larvas de *D. pavani* por sustratos secos (Godoy-Herrera & Siva-Cuadra 1998).

En *D. melanogaster*, pupar en sustratos secos es dominante sobre pupar en sustratos húmedos, pero también hay varianza aditiva para esta conducta (Singh & Pandey 1993). Además, las condiciones ecológicas del lugar que escogen las larvas de *D. melanogaster* para pupar, afectan su adecuación biológica (Rodríguez et al. 1992).

En resumen, en *Drosophila*, la excavación de sustratos ocurre durante las fases larvales de alimentación y de pupación y parece ser un rasgo muy extendido en el género. Así, la conducta excavatoria de las larvas de *Drosophila* podría ser ejemplo de un patrón conductual antiguo seleccionado varios miles de años atrás.

La importancia de esta conducta se relaciona con dispersión de las larvas hacia las profundidades de los sustratos. Las hembras de la mayoría de las especies de *Drosophila*, especialmente las cosmopolitas, son muy fecundas depositando un gran número de huevos en un período de tiempo relativamente corto (Ashburner 1989). En estas condiciones, si las larvas no excavan dispersándose a través del sustrato, podría haber competencia intra e interespecífica severa por alimento y espacio.

ETOLOGÍA Y DESARROLLO DE CONDUCTAS DE LARVAS DE *DROSOPHILA*

La palabra desarrollo incluye una diversidad de problemas, tanto biológicos como sociales. En biología, desarrollo es un proceso de cambios continuos que se producen durante el período de vida de un individuo con transformación de la estructura y función de un organismo de acuerdo con una programación o itinerario. Esto permite dar nombres a etapas o estados específicos del desarrollo y relacionarlas con patrones de actividad génica. La biología actual ha enfatizado el control genético de la formación de embriones y las etapas posteriores del desarrollo se han dejado prácticamente de lado, aunque hay primordios de revertir esta situación (Gilbert 1997).

En psicología, el estudio del desarrollo de conductas es de antigua data, pero hay poca información respecto a la contribución del genotipo al desarrollo conductual (Bateson 1991, Hogan & Bolhuis 1994). Por ejemplo, la etología y la géne-

tica han demostrado que la tasa, amplitud y/o duración de un elemento de conducta simple, es relativa a cada individuo y que hay variación de patrones de conducta entre y dentro de las poblaciones de una especie (Plomin 1986).

En general, se debe suponer que las actividades de muchos genes son responsables de organizar, por ejemplo, la elaborada conducta excavatoria de las larvas de *Drosophila*. Un elemento de conducta simple que compone la excavación es locomoción, es decir el traslado de un individuo de un lugar a otro; es producida por un onda peristáltica de contracciones que recorren el cuerpo de la larva desde el extremo caudal hasta el cefálico. Cada onda de contracción va seguida por otra y otra más, originando trenes de contracciones rítmicas que van trasladando la larva hacia adelante. ¿Cómo el genotipo controla el desarrollo de la conducta locomotora de larvas de *Drosophila*?

La genética del desarrollo del embrión de *D. melanogaster* ha demostrado que en el genoma existen módulos de genes que controlan la construcción de un segmento anatómico específico (Gilbert 1997). ¿Existen unidades de conducta comparables a los segmentos anatómicos controlados por grupos de genes de la manera como lo sugiere el desarrollo del embrión de *D. melanogaster*? En un estudio que realizamos en 1984 con los Drs. Kevin Connolly y Barrie Burnet, descubrimos que los cambios de actividad locomotora durante el desarrollo de las larvas de *D. melanogaster*, se relacionaban con un aumento de la varianza de dominancia y con una disminución de la varianza aditiva (Godoy-Herrera et al. 1984). Estos hallazgos sugieren que, en *D. melanogaster*, el número de genes que controlan el desarrollo de la locomoción, va disminuyendo a medida que transcurre la etapa de larva. Concomitante con los cambios de actividad locomotora, también hay cambios correlacionados en actividades larvales como giros y bamboleo. ¿Es posible que el desarrollo de patrones de conducta en larvas de *Drosophila* tenga algún tipo de organización modular? Es decir, ¿existen genes compartidos por diferentes conductas y genes con efectos más específicos, propios de cada comportamiento? Actualmente sólo podemos especular al respecto. Módulos como los aludidos podrían ser una característica del desarrollo de conductas en animales como reptiles, aves y mamíferos. Es interesante el descubrimiento que genes relacionados con el desarrollo de diversos órganos en *D. melanogaster*, están presentes y tienen las mismas funciones en organismos muy distintos como mamíferos (Gilbert 1997). Por otra parte, si el desarrollo se inicia con la formación del embrión

y termina con la muerte del individuo, no habría suficiente material genético para codificar cada proceso del desarrollo en forma separada y esto también incluye el desarrollo de las diversas conductas de cada individuo. Nuestras contribuciones sugieren que en el caso de la larva de *Drosophila*, la locomoción y giros tienen genes comunes y que hay un itinerario u orden de expresión de ellos según avanza el desarrollo del organismo.

Una comprensión de la genética del desarrollo de la conducta animal debe ir necesariamente más allá del desarrollo de patrones motores. Actualmente, se conocen muy poco las bases hereditarias del desarrollo de motivaciones, capacidades sensoriales, aprendizaje, rendimiento intelectual, emociones, personalidad, etc. (Plomin et al. 1997). La mayoría de estos rasgos muestra variación continua entre individuos y poblaciones, de manera que los principios y procedimientos de la genética cuantitativa pueden ayudar en esta tarea. Esperamos que el conocimiento que se está acumulando sobre la genética y desarrollo de actividades motoras de larvas de *Drosophila*, estimule investigaciones dirigidas a comprender la genética del desarrollo de otros tipos de conducta.

HIBRIDIZACIÓN, ETOLOGÍA Y DESARROLLO DE SISTEMAS DE CONDUCTAS

La conducta expresa actividad del sistema nervioso, la que puede medirse por actividad muscular y glandular. Por otra parte, la neurofisiología también proporciona información útil respecto al funcionamiento del sistema nervioso, pero las ciencias de la conducta están interesadas en la "salida" de la actividad del sistema nervioso, expresada, por ejemplo, en acciones, percepciones, pensamientos, emociones, intenciones, recuerdos, ideas, etc. Es así como en el estudio de la conducta han adquirido preponderancia investigaciones sobre percepción, su procesamiento a nivel central y su salida en actividades motoras. El análisis de cada uno de estos niveles ha permitido identificar componentes simples que se integran y funcionan coordinadamente (Hogan & Bolhuis 1994). Recombinaciones de patrimonios genéticos dentro y entre poblaciones de una especie e hibridaciones entre especies, pueden romper la delicada integración entre elementos de conducta simple, originando individuos con conductas complejas alteradas.

A nivel de la población, muchas conductas (simples y complejas) varían cuantitativamente. Las investigaciones de ellas incluyen análisis etológico factorial combinado con genética cuantitativa.

En particular, los híbridos intra e interespecíficos han sido un recurso para realizar esta clase de estudios. Es así como Godoy-Herrera et al. (1994) informaron que larvas híbridas obtenidas al cruzar *D. pavani* y *D. gaucha* muestran alteraciones en el patrón de desarrollo del forrajeo afectándose su adecuación biológica. Estos hallazgos sugieren que los genotipos de las especies parentales que controlan estas conductas, difieren en los componentes genéticos de dominancia, de aditividad y de epistasia. Es posible que, en cada especie, haya evolucionado un sistema genético coadaptado diferente para el control de las actividades de forrajeo y si se hibridizan, esos complejos se rompen.

Para probar esta hipótesis de la coadaptación, estudiamos los patrones de desarrollo de las conductas larvales de locomoción, alimentación, giros, bamboleos, levantamiento del cuerpo y retrocesos que componen el forrajeo, en los híbridos F_1 de dos poblaciones de *D. pavani* y de otras dos de *D. gaucha* y los comparamos con los híbridos F_1 obtenidos al cruzar las poblaciones de *D. pavani* con las de *D. gaucha*. Los hallazgos nuevamente mostraron patrones de desarrollo conductual alterados en las larvas híbridas intra e interespecíficas; las larvas híbridas interespecíficas mostraban cambios mayores que las híbridas intraespecíficas. Estos hallazgos apoyan la idea que el desarrollo de conductas en larvas de *D. pavani* y *D. gaucha* está bajo el control de complejos génicos coadaptados. Estos sistemas varían entre especies y entre poblaciones dentro de una especie, sugiriendo una historia de selección natural para el desarrollo de cada conducta (Del Pino & Godoy-Herrera 2000 y datos no publicados).

Las seis conductas estudiadas interactúan entre sí para constituir unidades de conducta de complejidad mayor. ¿Qué ocurre con estas interacciones cuando se hibridizan *D. pavani* y *D. gaucha*? Para estudiar este problema hay que demostrar que la expresión de una determinada conducta, favorece la aparición de otro elemento de conducta distinto. Es decir, que haya dependencia secuencial de una conducta respecto a otra (Bakeman & Gottman 1997). El examen de secuencias de conductas de las larvas de *D. gaucha*, mostró que la expresión de cada una de las actividades arriba indicadas, no influye estadísticamente en la expresión de las conductas restantes. El mismo análisis realizado con las conductas de las larvas de *D. pavani* mostró dependencia secuencial. En otras palabras, las interacciones entre conductas motoras de larvas de *D. pavani*, se estructuran sobre la base de dependencia de una conducta respecto a otra. Esto sugiere dos vías alternativas de evolución de sistemas de con-

ductas en dos especies filogenéticamente muy cercanas (*D. pavani* y *D. gaucha*, Brncic et al. 1971). Los híbridos interespecíficos de *D. pavani* y *D. gaucha*, no muestran dependencia de una conducta respecto a otra, sugiriendo dominancia del genoma de *D. gaucha* sobre el de *D. pavani*. Sin embargo, a diferencia de las larvas de *D. gaucha*, la corriente continua de expresión de elementos de conducta de las larvas híbridas, es interrumpida por períodos en los cuales no se exhiben actividades o bien estas se realizan de manera anormal. Por ejemplo, algunas larvas híbridas se desplazan de costado y no sobre la zona ventral como ocurre normalmente, otras muestran largos períodos de inactividad (latencias) al trasladarlas de un ambiente a otro, sugiriendo que tienen dificultades para ajustarse a cambios ambientales. Nuevamente, esto parece indicar que la combinación de los genomas de *D. pavani* y de *D. gaucha* en las células de las larvas híbridas, provoca serias alteraciones en la coordinación de sus conductas motoras.

EVOLUCIÓN DE CONDUCTAS COMPLEJAS

El grupo *mesophragmatica* de *Drosophila* (Brncic & Koref-Santibáñez 1957) reúne unas nueve especies, todas morfológicamente parecidas y de distribución predominantemente andina (Val et al. 1981). Del Pino (1994) y Del Pino & Godoy-Herrera (1999, 2000), estudiaron algunos sistemas de conducta motora en seis especies de este grupo. Las seis especies tienen un período de desarrollo larval similar, en consecuencia los datos se pueden comparar directamente.

Drosophila pavani, *D. gaucha*, *D. gasici* (Brncic, 1957), *D. brncici* (Hunter & Hunter 1964), *D. viracochi* (Brncic & Santibáñez 1957) y *D. mesophragmatica* (Duda, 1927) difieren en sus patrones de desarrollo de alimentación, locomoción, giros, bamboleos y levantamientos de la región cefálica, medidos por la frecuencia de cada conducta en diferentes edades larvales. Los patrones de desarrollo de esas conductas simples, siguen las relaciones filogenéticas de las especies, establecidas por estudios cromosómicos e isoenzimáticos (Brncic et al. 1971, Nair et al. 1971). Así, las diferencias genéticas entre las especies, también se expresan en los patrones de desarrollo de esas conductas simples de las larvas (Del Pino 1994, Del Pino & Godoy-Herrera 1999, 2000).

Las larvas del grupo *mesophragmatica* difieren también en sus secuencias de elementos de conducta simple. Por ejemplo, *D. mesophragmatica*, *D. viracochi* y *D. gasici*, forman triplete con las

conductas de alimentación, locomoción, bamboleos y giros, pero cada especie difiere de la otra en el orden en que se ejecutan estas conductas simples. En contraste, en las larvas de *D. pavani* y de *D. brncici* se combinan conjuntos de dos elementos de conducta simple (diádas) y las dos especies difieren en el tipo de diáda. Finalmente, las larvas de *D. gaucha* no muestran dependencia conductual secuencial y sus sistemas de conducta se originan por interacciones al azar entre los elementos de conducta simple arriba indicados (Del Pino & Godoy-Herrera 1999).

Los hallazgos anteriores son consistentes con la idea que la evolución de la conducta de larvas del grupo *mesophragmatica*, se ha producido en dos niveles. El primero se refiere a cambios en la frecuencia (y tal vez duración) con que se exhibe una conducta. Es interesante observar que cambios en conductas complejas, como es el forrajeo de las larvas, puede ser en gran parte producto de cambios menores en frecuencia (o duraciones o intensidades) de lo que podría llamarse los elementos de conducta envueltos en la búsqueda, ubicación y consumo de alimento.

El segundo nivel está referido a interacciones entre conductas. Desde un punto de vista filogenético, si conductas particulares tienden a exhibirse en secuencias (diádas y tripletes), ellas deberían considerarse como unidades más complejas de conducta. Consecuentemente, la organización de la conducta de forrajeo en larvas del grupo *mesophragmatica* ha seguido tres caminos: (i) interacciones entre tres elementos de conducta, resultando en conductas de mayor complejidad (*D. mesophragmatica*, *D. viracochi* y *D. gasici*), (ii) interacciones entre dos elementos de conducta, resultando una conducta de complejidad menor (*D. pavani* y de *D. brncici*) y (iii) conducta larval sin interacciones significativas entre elementos de conducta como se observa en *D. gaucha*. La evolución de estos tres tipos de organización conductual, no está en sintonía con las relaciones filogenéticas del grupo *mesophragmatica*.

En resumen, la evolución de la conducta en larvas del grupo *mesophragmatica* pareciera que se ha producido por: (i) cambios pequeños en la frecuencia con que se exhibe una conducta y (ii) la manera específica como se integran elementos de conducta compartidos por las seis especies. El hecho que en cinco de las seis especies los elementos de conducta se combinan en diádas y tripletes, sugiere que podrían ser ejemplos de unidades funcionales. Esto contrasta con la conducta de las larvas de *D. gaucha* donde los elementos de conducta simple se expresan con una mayor autonomía y así podría originarse una conducta de forrajeo más plástica.

CÓMENTARIOS FINALES

El comportamiento de los animales no es una mera colección de conductas, ni las poblaciones son una colección de genes. Diferentes conductas pueden interactuar unas con otras durante el desarrollo de los organismos, constituyendo unidades de mayor complejidad. Por su parte, los genes de cada población se integran en complejos coadaptados y su rotura puede modificar patrones de conducta simple y compleja. Es de importancia considerar ésto porque tiene implicaciones para la biología evolutiva. La integración de conductas y la coadaptación de genes, pueden ser una fuente de restricción en la evolución de los animales. Por ejemplo, el nivel comparativamente alto de integración conductual exhibido por las larvas de *D. mesophragmatica* podría limitar la evolución de la conducta de forrajeo en esta especie. En contraste, en *D. gaucha*, hay interacciones al azar entre elementos de conducta. Es interesante observar que esta especie es la que exhibe una distribución geográfica más amplia, mientras el resto de las especies del grupo *mesophragmatica* se distribuyen en regiones relativamente pequeñas (Val et al. 1981). Tal vez, en parte, esto podría deberse a la manera particular en que interactúan elementos de conducta de larvas de *D. gaucha* expresada en una conducta de forrajeo más plástica.

El estudio de la conducta, aplicando métodos y procedimientos etológicos y genéticos, puede ser de gran utilidad en el análisis factorial de conductas complejas como lo son muchas conductas humanas normales y patológicas. La etología ha establecido que la conducta está estructurada en elementos que pueden interactuar entre sí e ir cambiando durante la vida de un individuo. ¿Sería posible aplicar este tipo de análisis a trastornos como esquizofrenia, depresión y ansiedad? Estoy conciente que hay barreras formidables para avanzar en esta área, pero me gustaría ver avances en todos los campos de la conducta. Basta mirar la revista *Behavior Genetics* para darse cuenta que en la actualidad hay más estudios en cantidad y diversidad sobre la genética de la conducta que hace diez años atrás. La combinación de etología y genética debería permitir avanzar más rápido ya que, yo creo, permitiría ver con mayor claridad hacia que aspectos deberían enfocarse las investigaciones en biología y evolución de la conducta.

Danko estimuló el tipo de investigaciones aquí resumidas, a pesar que sus intereses estaban enfocados hacia otros problemas de la biología evolutiva. Cuando se escriba la historia de la genética de la conducta en Chile, el nombre de Danko

ocupará un lugar prominente en los escritos, como estoy cierto ocurrirá cuando se escriba la historia de la genética humana y citogenética.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo también está dedicado a la memoria de mis padres, Raúl Godoy-Osses y Rosita Herrera-Sepúlveda, de mi sobrina Rosita Herrera-Godoy y de mi suegra Alejandrina Rosas-Pardo. Agradezco el apoyo financiero de la Universidad de Chile, Proyecto EDID99/011.

LITERATURA CITADA

- ASHBURNER M (1989) *Drosophila*. A laboratory handbook. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York. 1345 pp.
- BAKEMAN R & JM GOTTMAN (1997) Observing interaction. An introduction to sequential analysis. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 259 pp.
- BATESON P (1991) The development and integration of behaviour. Essays in honour of Robert Hinde. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 554 pp.
- BERRINGAM D & JRB LIGHTON (1993) Bioenergetic and kinematic consequences of limblessness in larval Diptera. *Journal of Experimental Biology* 179: 245-259.
- BRNCIC D & KOREF-SANTIBÁÑEZ S (1957) The *mesophragmatica* group of species of *Drosophila*. *Evolution* 11: 300-310.
- BRNCIC D, SN PULIYAMPETTA & MR WHEELER (1971) Cytotaxonomic relationships within the *mesophragmatica* species group of *Drosophila*. University of Texas Publication, Studies in Genetics 6: 1-16.
- BURNET B, D SEWELL & MBOS (1977) Genetic analysis of larval feeding behaviour in *Drosophila melanogaster*. II. Growth relation and competition between selected lines. *Genetical Research* 30: 149-162.
- CARSON HL (1971) The ecology of *Drosophila* breeding sites. Harold L. Lyon arboretum lecture. University of Hawaii 2 : 1-27.
- CARTON Y & MB SOKOLOWSKI (1992) Interactions between searching strategies of *Drosophila* larvae. *Journal of Insect Behavior* 5: 161-176.
- CASEY TM (1991) Bioenergetic of caterpillar locomotion: biomechanical constraints of a hydraulic skeleton. *Science* 253: 112-114.
- DEL PINO F (1994) Estudio comparado del desarrollo de conductas en larvas del grupo *mesophragmatica* de *Drosophila* (Diptera; Drosophilidae). Tesis para optar al grado de Magister en Genética. Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago. xix + 123 pp.
- DEL PINO F & R GODOY-HERRERA (1999) The development of larval behaviours in the *mesophragmatica* group of species of *Drosophila*. *Behaviour* 136: 391-409.
- DEL PINO F & R GODOY-HERRERA (2000) The development of larval behavioural patterns in *Drosophila pavani*, *D. gaucha* and their reciprocal hybrids. *Behaviour* 137: 611-628.
- GILBERT SF (1997) *Developmental biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 1231 pp.
- GODOY-HERRERA R (1977) Inter- and intrapopulation variation in digging in *Drosophila melanogaster* larvae. *Behavior Genetics* 7: 433-439.
- GODOY-HERRERA R (1978) Selection for digging behavior in *Drosophila melanogaster* larvae. *Behavior Genetics* 8: 475-479.
- GODOY-HERRERA R (1994) Biometrical analysis of larval digging behavior in *Drosophila melanogaster*. *Behavior Genetics* 24: 427-432.
- GODOY-HERRERA R, B BURNET, KJ CONNOLLY & J GOGHARTY (1984) The development of locomotor activity in *Drosophila melanogaster* larvae. *Heredity* 52: 63-75.
- GODOY-HERRERA R, B BURNET, KJ CONNOLLY, D GREY & I WEIR (1994) Disruption of the structure of larval foraging behaviour in interspecific hybrids in *Drosophila*. *Heredity* 56: 33-41.
- GODOY-HERRERA R, L CIFUENTES, MF DÍAZ DE ARCAJA, M FERNÁNDEZ, M FUENTES, I REYES & C VALDERRAMA (1989) The behaviour of *Drosophila melanogaster* larvae during pupation. *Animal Behaviour* 37: 820-829.
- GODOY-HERRERA R & JL SILVA-CUADRA (1997) Larval prepupation behaviour of *Drosophila pavani*, *Drosophila gaucha* and their reciprocal hybrids. *Behaviour* 134: 813-826.
- GODOY-HERRERA R & JL SILVA-CUADRA (1998) The behaviour of sympatric Chilean populations of *Drosophila* larvae during pupation. *Genetics and Molecular Biology* 2: 31-39.
- HOGAN JA & JJ BOLHUIS (1994) Causal mechanisms of behavioural development. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 354 pp.
- HUNTINGFORD F (1984) *The study of animal behaviour*. Chapman and Hall, London, United Kingdom. 556 pp.
- McCOY CE (1962) Population ecology of the common species of *Drosophila* in Indiana. *Journal of Economical Entomology* 55: 978-985.
- MICHEL GF & CL MOORE (1995) *Developmental psychobiology. An interdisciplinary science*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts. 631 pp.
- NAIR PS, D BRNCIC & KI KOJIMA (1971) Isoenzyme variations and evolutionary relationships in the *mesophragmatica* species group of *Drosophila*. University of Texas Publication, Studies in Genetics 6: 17-28.
- NUNNEY L (1990) *Drosophila* on oranges: colonization, competition, and coexistence. *Ecology* 14: 35-55.
- PLOMIN R (1986) *Development, genetics and psychology*. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Hillsdale, New Jersey. 456 pp.

- PLOMIN R, JC DEFRIES, GE McCLEARN & M RUTTER (1997) Behavioral genetics. WH Freeman and Company, New York, New York. 344 pp.
- POWELL JR (1997) Progress and prospects in evolutionary biology. The *Drosophila* model. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 562 pp.
- RODRÍGUEZ L, MB SOKOLOWSKI & JS SHORE (1992) Habitat selection by *Drosophila melanogaster* larvae. Journal of Evolutionary Biology 5: 61-70.
- SEWELL D, B BURNET & KJ CONNOLLY (1975) Genetic analysis of larval feeding behaviour in *Drosophila melanogaster*. Genetical Research 24: 163-173.
- SINGH BN & MB PANDEY (1993) Selection for high and low pupation height in *Drosophila ananassae*. Behavior Genetics 23: 239-243.
- SOKOLOWSKI MB (1980) Foraging strategies of *Drosophila melanogaster*: a chromosomal analysis. Behavior Genetics 10: 291-302.
- VAL FC, RC VILELA & MS BARQUES (1981) Drosophilidae of the Neotropical region. En: Ashburner M, HL Carson & JL Thompson (eds) The genetics and biology of *Drosophila*. Volume 3a: 123-168. Academic Press, London, England.
- WONG J, MB SOKOLOWSKI & CF KENT (1985) Prepupation behavior in *Drosophila*: embedding. Behavior Genetics 19: 155-164.

Editores Invitados: R. Godoy-Herrera y G. Gajardo

Recibido el 2 de marzo de 2000; aceptado el 8 de septiembre de 2000