

Cambios anuales de agregación en la población preadulta de *Scaptomyza multispinosa* (Diptera, Drosophilidae) en cultivos de *Brassica napus*

Annual changes of aggregation in preadult population of *Scaptomyza multispinosa* (Diptera, Drosophilidae) living of *Brassica napus*

EDUARDO DEL SOLAR, GLADYS RUIZ y NELIDA KOHLER

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

RESUMEN

Los cambios numéricos de la población y la agregación de preadultos de *Scaptomyza multispinosa* que viven en cultivos de *Brassica napus* fueron seguidos durante el ciclo anual de la planta (de agosto a enero). La tendencia gregaria de la población muestra un modelo definido y repetible cada año. La población fundadora aumenta en número con una baja agregación, desde agosto a octubre. Desde octubre a diciembre la agregación aumenta rápidamente sin cambios significativos en la frecuencia de hojas con preadultos. La última fase del ciclo es una disminución en el tamaño poblacional y en su tasa de agregación desde diciembre hasta el final del cultivo en enero.

Las predicciones teóricas derivadas de poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster* permiten interpretar estos resultados de acuerdo a los cambios selectivos de la eficacia biológica de los fenotipos gregarios y no gregarios.

Palabras claves: conducta gregaria, poblaciones de insectos.

ABSTRACT

Changes in population number and in aggregation of preadults of *Scaptomyza multispinosa* living on *Brassica napus* were monitored during the annual cycle of the plant. The aggregation pattern of the population is consistent between years. The founder population increases in number with low or no aggregation between August and October, with the aggregation increasing between October and December without significant changes in the frequency of leaves with preadults. The last phase of the cycle shows a decrease in population size and in aggregation between December and the end of the culture in late January.

Theoretical predictions derived from experimental populations of *Drosophila melanogaster* allow interpretation of these results as selective changes in the mean fitness of gregarious and non-gregarious phenotypes.

Key words: Gregarious behavior, insects populations.

INTRODUCCION

La observación de grupos de individuos de diferentes especies de drosophilas confinadas en sistemas cerrados y en condiciones estándar de laboratorio nos condujo a elaborar el concepto de conducta gregaria como explicación tentativa del ordenamiento espacial que exhibe el grupo (Del Solar 1971). Este ordenamiento queda suficientemente descrito por estadísticas gregarias o índices del mismo género, por ejemplo, distribuciones binomial negativa, razón varianza-promedio, coeficiente de perturbación de Charlier, índice de Mo-

risita y otros (Neyman *et al.* 1957, Pielou 1969, Poole 1974, Eaton *et al.* 1984).

Los modos de expresión de la conducta gregaria corresponden a: 1) la dispersión de individuos aislados o formando grupos de diferente tamaño en una tubería de plástico de 40 m de largo; 2) el ordenamiento espacial de hembras, machos o grupos mixtos dentro de una esfera de vidrio de 4 l de capacidad y subdividida en 48 áreas de la misma superficie, y 3) la distribución de huevos depositados por un grupo de hembras de la misma edad y previamente fecundadas en una caja de población con un número de áreas discre-

tas de postura en correspondencia 1:1 con el número de hembras (Del Solar *et al.* 1966, Del Solar 1971, Navarro *et al.* 1975).

Otros experimentos pusieron en evidencia que los grupos de huevos observados en un área de postura proceden de varias hembras (Del Solar *et al.* 1966); que puede dirigirse la elección del sitio de oviposición colocando 5 o más huevos en un tubo ubicado al azar entre los demás tubos de una caja de población (Del Solar *et al.* 1966b) y, finalmente, que es posible, por selección divergente, obtener líneas de Alta y Baja agregación, mostrando la base genética de esta conducta (Del Solar 1968, Ruiz 1982).

La información disponible en poblaciones naturales es escasa y sus aspectos centrales están resumidos en la excelente revisión de Brncic (1984).

Este trabajo es un intento para verificar la ocurrencia de gregarismo en poblaciones naturales de *Scaptomyza multispinosa*. Las tres especies de *Scaptomyza* que se colectan habitualmente en las praderas del Sur de Chile: *Scaptomyza multispinosa*, *Scaptomyza denticauda* y *Scaptomyza melancholica*, utilizan preferentemente como áreas de reproducción y desarrollo preadulto diferentes especies de crucíferas silvestres, pero sólo *Scaptomyza multispinosa* tiene la capacidad de invadir los cultivos de raps, *Brassica napus*, lo que ofrece la posibilidad de estudiar el ordenamiento espacial de los preadultos de esta especie durante el período de cultivo.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo fue realizado en la Estación Agronómica de la Universidad Austral, Fundo Santa Rosa (39°48'S, 73°14'W), en cultivos de *Brassica napus* (raps) libres de otros insectos. Se emplearon cinco bloques adyacentes de 1,75 x 5,00 m de largo. Los cambios numéricos y la distribución de preadultos fueron estimados en muestras al azar de 100 ó 200 hojas de la planta. Las muestras fueron tomadas una vez al mes en el primer y segundo año y cada 15 días en el tercer año (desde agosto a enero). La tasa de agregación fue estimada por la razón varianza-promedio de huevos por hoja, sobre el total de hojas de la muestra, anotándose exclusivamente el número de huevos enteros, supuestamente

viables. En consecuencia, no se encuentran anotadas en las tablas las cáscaras de huevos, las que frecuentemente eran más numerosas que los huevos.

Los cambios de las plantas durante su ciclo anual se describen por tres parámetros: altura de la planta, número promedio de hojas por planta y superficie promedio por hoja. La superficie de las hojas fue medida con un planímetro en la figura del contorno de cada una.

El recurso total disponible fue calculado como el producto del número promedio de hojas por planta, multiplicado por la superficie promedio por hoja.

Los cambios fenológicos de las plantas fueron estimados con muestras de 100 ejemplares, cada dos meses en los dos primeros años y una vez al mes en el tercer año de observaciones.

RESULTADOS

La Tabla 1 da cuenta del total de huevos y larvas de *Scaptomyza multispinosa*, el porcentaje de hojas con preadultos y de la razón varianza-promedio, calculada para la distribución de huevos sobre el total de hojas de la muestra.

Las dos primeras muestras deben considerarse como referencia, pues fueron obtenidas al final del período de cultivo de la planta, es decir, en fase de semillación y con bajo número de hojas, lo que explicaría el escaso número de preadultos, especialmente en la muestra de enero.

La prueba de significación para la razón varianza-promedio utilizada habitualmente es la de ji cuadrado. Estos cálculos muestran que todos los valores obtenidos son significativamente distintos ($P < 0,05$) de las frecuencias esperadas para una distribución de Poisson, excepto la de agosto y primera de septiembre (ver Tabla 1). Sin embargo, los datos muestran una contribución excesiva al valor de ji cuadrado total, a las clases de frecuencias 1 y 2 que dudosamente pudieron ser consideradas como indicadores de gregarismo. Adicionalmente se encuentran clases con frecuencias inferiores a 5 (lo que obliga a refundir clases) o bien clases vacías, todo esto con la consiguiente pérdida de grados de libertad. En consecuencia, se estimó el estadígrafo $(n-1) s^2/\bar{x}$ (en que n es igual al número de unidades) y que tiene una distribución de ji cuadrado con n-1 grados

TABLA 1

Número total de huevos y larvas de *Scaptomyza multispinosa* registradas en hojas de *Brassica napus*. Porcentajes de hojas con preadultos. N = número de hojas por muestra. Razón varianza-promedio. Las pruebas de significación fueron calculadas con el estadígrafo $(n-1) s^2/\bar{x}$ con n-1 g.l. El número entre paréntesis corresponde al año de observación.

Total number of eggs and larvae of *Scaptomyza multispinosa* found on leaves of *Brassica napus*. Percentages of leaves with preadults. N = number of leaves per sample. Mean variance ratio. The test for significance was calculated by $(n-1) s^2/\bar{x}$ with n-1 d.f. Number in parenthesis corresponds to the year of observation.

Muestra	Huevos	Larvas	% Hojas con preadultos	N	S^2/\bar{X}	X ²	P
Diciembre (1)	19	155	65,5	200	1,287	256,113	***
Enero (1)	—	8	11,5	200	—	—	—
Agosto (2)	54	2	18,0	200	1,918	381,682	***
Septiembre (2)	56	28	30,5	200	2,162	430,238	***
Octubre (2)	473	445	66,0	200	10,659	2121,141	***
Noviembre (2)	400	458	66,5	200	6,593	1312,007	***
Diciembre (2)	14	103	54,5	200	1,619	322,181	***
Agosto (3)	3	—	3,0	100	0,096	9,504	N.S.
Septiembre I (3)	3	—	3,0	100	0,096	9,504	N.S.
Septiembre II (3)	6	—	5,0	100	1,306	129,294	*
Octubre I (3)	40	30	65,0	100	2,651	269,449	**
Octubre II (3)	34	22	47,0	100	1,528	151,272	***
Noviembre I (3)	261	46	50,0	100	10,280	1017,720	***
Noviembre II (3)	99	263	47,0	100	9,709	961,191	***
Diciembre I (3)	125	218	56,0	100	4,073	403,227	***
Diciembre II (3)	28	72	29,0	100	3,324	329,076	***
Enero I (3)	—	5	4,0	100	—	—	—

* P < 0,05

** P < 0,01

*** P < 0,001

de libertad. Esta aparece como una prueba más rigurosa de la de la igualdad $s^2/\bar{x} = 1$. Los resultados de esta prueba aparecen en la última columna de la Tabla 1. Además, por las restricciones que impone el mismo procedimiento estadístico, la razón varianza-promedio fue calculada exclusivamente para los huevos, pero cuando se hace para el total de preadultos se mantiene el mismo orden y cronología, obteniéndose valores numéricos dos o tres veces superiores.

Entre el segundo y tercer año debe notarse las diferencias en los totales de preadultos. En el segundo año se registraron 943 huevos y 1.034 larvas entre septiembre y diciembre; en el tercer año y en el mismo período se encontraron 596 huevos y 651 larvas. Del mismo modo se observa que en el período de mayor "in-

fectación", octubre-diciembre, los porcentajes de hojas ocupadas con preadultos son mayores en el segundo año (62%) que en el tercero (53%).

Por otra parte, la razón varianza-promedio que hemos utilizado como estimador de agregación muestra un comportamiento cíclico anual en el cual los valores mínimos y máximos coinciden. Esta aseveración queda mejor ilustrada en la Fig. 1, en la cual se muestra el comportamiento de la razón varianza-promedio durante el período de observación.

La Tabla 2 muestra las características del ciclo anual del cultivo de *Brassica napus*, expresado por la altura de la planta, el promedio del número de hojas por planta y la superficie promedio de cada hoja.

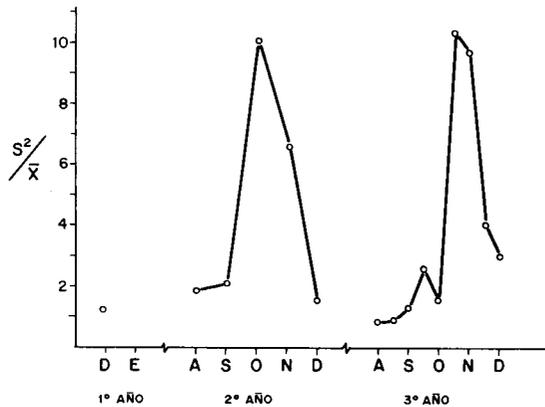


Fig. 1: Cambios anuales de las tasas de agregación de los huevos de *Scaptomyza multispinosa* sobre las plantas de *Brassica napus*. La agregación se calculó como razón varianza-promedio.

Annual changes of aggregation rates of eggs of *Scaptomyza multispinosa* on *Brassica napus* plants. The aggregation rate was calculated as variance mean ratio.

El único seguimiento detallado sobre los cambios de las plantas durante su ciclo anual se realizó durante el tercer año. De tal modo las observaciones del primer y segundo año sólo pueden utilizarse como puntos de referencia para describir el crecimiento en altura, el aumento del número de hojas que ocurre entre agosto y diciembre a partir del cual se inicia el proceso de floración y la semillación con la consiguiente reducción del follaje apical. La baja frecuencia y el largo intervalo entre las muestras de los dos primeros años no permiten comparaciones entre ellos, aun cuando podría admitirse que las diferencias que se encuentran entre las plantas durante los tres años de observación pueden ser imputadas a variaciones de clima y suelo.

Adicionalmente se confeccionó la Fig. 2, con el propósito de ilustrar la asincronía entre la cantidad total de recursos disponibles y los valores máximos de agregación.

TABLA 2

Cambios anuales de *Brassica napus* expresados en promedios y desviaciones estándar de la altura de la planta, número de hojas por planta y superficie por hoja en cm². El número entre paréntesis corresponde al año de observación.

Annual changes of *Brassica napus* expressed as mean and standard deviation of height, number of leaves per plant and surface per leaf in cm². Number in parenthesis corresponds to the year of observation.

Muestra		\bar{x} Altura (cm)	\bar{x} Número de hojas	\bar{x} Superficie por hoja (cm ²)
Diciembre	(1)	185,4 ± 20,0	10,5 ± 12,9	— —
Enero	(1)	194,1 ± 18,4	0,5 ± 2,8	— —
Agosto	(2)	5,8 ± 1,4	5,2 ± 1,3	10,6 ± 3,6
Octubre	(2)	43,8 ± 15,8	9,5 ± 4,2	92,4 ± 60,5
Diciembre	(2)	133,4 ± 21,8	10,8 ± 5,7	49,1 ± 28,7
Agosto	(3)	3,1 ± 1,2	4,8 ± 1,1	4,0 ± 2,1
Septiembre I	(3)	4,1 ± 1,3	4,9 ± 1,1	7,2 ± 4,2
Septiembre II	(3)	9,6 ± 3,1	6,2 ± 1,5	38,1 ± 16,9
Octubre I	(3)	16,3 ± 3,4	6,5 ± 1,2	59,8 ± 22,3
Octubre II	(3)	20,2 ± 4,4	6,7 ± 1,8	81,8 ± 30,8
Noviembre I	(3)	43,9 ± 19,4	9,8 ± 3,6	73,0 ± 51,4
Noviembre II	(3)	93,9 ± 21,5	20,5 ± 9,8	67,3 ± 53,9
Diciembre I	(3)	120,3 ± 20,7	23,2 ± 12,4	63,5 ± 57,1
Diciembre II	(3)	142,9 ± 24,6	15,9 ± 10,2	56,9 ± 60,0
Enero I	(3)	142,4 ± 18,1	6,4 ± 5,9	28,9 ± 19,7
Enero II	(3)	144,0 ± 10,9	0,06 ± 0,2	— —

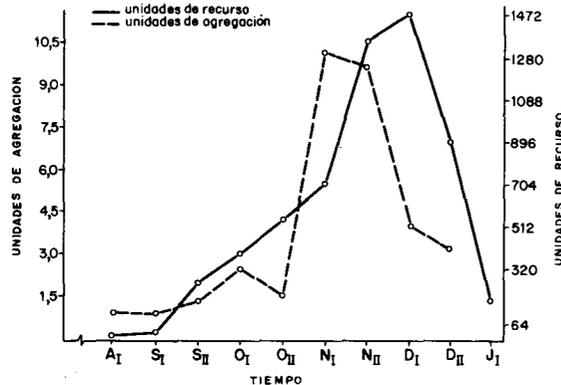


Fig. 2: Cambio anual de las tasas de agregación (razón varianza-promedio) versus cambios en el total de recursos (total de recursos = al número promedio de hojas por planta multiplicado por la superficie promedio por hoja).

Annual changes of the aggregation rate (variance mean ratio) versus total amount of resources (total resources = mean number of leaves per plant times the mean surface per leave).

DISCUSION

Debido a la naturaleza del problema, la discusión será orientada a buscar las analogías entre el discurso teórico que permite interpretar los datos experimentales y las observaciones obtenidas en las poblaciones naturales de *Scaptomyza multispinosa*.

Los puntos básicos del argumento teórico son los que siguen: a) el ordenamiento espacial que exhiben los preadultos (huevos, en este caso) es la expresión fenotípica de una conducta hereditaria; b) la tasa de agregación de una población es un estimador de las frecuencias de fenotipos gregarios y no gregarios que ocurren en dicha población, y c) el valor adaptativo de los fenotipos gregarios y no gregarios puede ser estimado por el tiempo y la energía consumida en la búsqueda de áreas adecuadas para la oviposición (Saitta 1973, Taylor 1976, Prokopy *et al.* 1982, Jaenike 1982).

Por otra parte, las observaciones de campo muestran que: a) *Scaptomyza multispinosa* ocurre todo el año asentado sobre diferentes especies de crucíferas silvestres y tiene la capacidad de invadir los cultivos de *Brassica napus*, y b) el comportamiento de la tasa de agregación de esta especie en el cultivo muestra un ciclo anual que aparece como independiente del tamaño de la población preadulto y del total de recursos que ofrece el cultivo.

Nuestra explicación, tentativa, se funda en la capacidad adaptativa de la conducta gregaria y la circunstancia ambiental que permite su operación, supuesto el caso que el ciclo de las tasas de agregación Baja, Alta y Baja recurre anualmente (ver Fig. 1). La fase inicial del ciclo que se extiende entre agosto y octubre se caracteriza por una baja tasa de agregación pese al incremento numérico de la población preadulto, tanto en números absolutos como en el porcentaje creciente de hojas ocupadas por preadultos en cada muestra (ver Tabla 1).

Las razones que pueden invocarse para explicar la baja tasa de agregación son, por una parte, que los animales que colonizan el cultivo de raps son comparativamente menos gregarios y que ocurren en una situación favorecida por la rápida multiplicación del número de hojas por planta, más un aumento en superficie por cada hoja (ver Tabla 2), lo que en definitiva aumenta las áreas de postura. Esto facilitaría el desarrollo de una estrategia consistente en colocar el mayor número de huevos en el mayor número de sitios de postura (Wiklund 1975, Wasserman *et al.* 1981).

Conviene recordar que todas las especies de Drosophilidae colocan un huevo a la vez, de tal manera que ovipositado el primero, el animal decide la postura del siguiente, sea éste en el mismo lugar o en otro distante. Luego podemos definir operacionalmente el animal gregario como aquel que utiliza áreas de postura previamente ocupadas y el no gregario como aquel que las rehúye.

Sin embargo, esta circunstancia que favorece a los fenotipos menos gregarios tenderá a disminuir en la medida que aumenta el número de hojas ocupadas, hasta un punto de equilibrio $n/2$ (n es el número total de hojas) y que temporalmente se sitúa en octubre. Los datos que aparecen en la Tabla 1 muestran que efectivamente entre septiembre y la primera muestra de octubre el porcentaje de hojas ocupadas sube entre un 5 a 65% para mantenerse alrededor de un 50% hasta la primera muestra de diciembre.

Desde el punto definido como $n/2 + 1$ hojas ocupadas, será una situación favorable para los fenotipos gregarios. Este cambio en la proporción de hojas ocupadas versus no ocupadas por preadultos sería el factor de cambio en el valor adaptativo

relativo entre los fenotipos gregarios y no gregarios que explicaría el rápido incremento de la tasa de agregación (Whittaker *et al.* 1979, Hanski 1981).

Luego, el aumento en la frecuencia de hojas con preadultos disminuiría el esfuerzo requerido por los animales gregarios para encontrar áreas de oviposición. En tanto, aumentaría para los menos gregarios. Este aumento se traduciría en una mayor dispersión de los menos gregarios hasta un eventual escape fuera del cultivar y que debería considerarse como un factor que contribuye a la agregación general de la población residente, como a la colonización de crucíferas silvestres fuera del cultivo.

Esta interpretación debe satisfacer numerosos requerimientos, de los cuales sólo algunos serán tratados aquí.

Se admite que un índice de agregación es una medida unitaria que describe un ordenamiento espacial de numerosos organismos que ocurren simultáneamente en un área particular; en consecuencia, deja oculta las características de los individuos que forman el grupo. Nuestro supuesto, que tal grupo está formado por individuos de fenotipos gregarios y no gregarios o al menos encierra una considerable variabilidad con respecto a este rasgo, resulta en la mejor explicación para la separación de líneas de Alta y Baja agregación que se obtienen por selección artificial (Del Solar 1968, Ruiz 1982).

Luego resulta esencial que, en la fase de colonización del cultivo, la razón de varianzas promedio deba ser diferente de la distribución de Poisson. Sin embargo, el pequeño número de huevos registrados en las muestras iniciales hace que los resultados sean inciertos; pero las muestras posteriores (agosto y septiembre del segundo año), y las dos muestras de octubre del tercer año, claramente indican que son diferentes de una distribución de Poisson y considerablemente menores que las que se obtienen en noviembre. Jaenike y Selander (1979) encontraron diferencias significativas en aloenzimas de *Drosophila falleni* emergidas de diferentes hongos; ellos explicaron sus resultados presumiendo que estas diferencias corresponden a las que deberían esperarse en la progenie de algunas hembras que ovipositaron juntas.

Un segundo punto es que las tasas de agregación parecen variar independientemente del tamaño de la población y de la

cantidad de recursos disponibles. Este debe entenderse en un sentido restringido, por ejemplo, los porcentajes de hojas con preadultos en las muestras de octubre, noviembre y diciembre se mantienen alrededor del 50%, en tanto los índices de agregación cambian desde 2,65 a 10,28 y 4,07 en los mismos meses. Otro tanto ocurre con los recursos (número promedio de hojas por planta y superficie promedio por hoja), como puede observarse en la Fig. 2. El máximo de agregación ocurre en noviembre y la máxima cantidad de recursos se encuentra en diciembre.

Lo mismo ha sido observado por Atkinson y Shorrocks (1984), quienes proponen que las distribuciones "contagiosas" pueden ser explicadas por la frecuencia de visitas para ovipositar y el tamaño de la postura por individuo. Sin embargo, el punto central es que el promedio de postura por hembra y por día rara vez excede de 1,0 y habitualmente es de 0,5 o menor, lo cual interpretamos como gregarismo real, pues los grupos de preadultos que se registran en las muestras debieran ser aportados por varios individuos.

Por otra parte, es también importante señalar que rara vez el número de recursos discretos ocupados (hojas, en el caso del raps o tubos en los experimentos con Cajas de población) sobrepasa el 50%.

Finalmente, también es necesario mencionar que en el trabajo de campo se ha encontrado una avispa del género *Halticoptera* que parasita las larvas de *Scaptomyza multispinosa*. Esta avispa se ha recogido en pupas incubadas en el laboratorio y extraídas de muestras de suelo en los cultivos de raps entre los meses de noviembre a enero y con frecuencias crecientes. Esta observación es interesante por dos razones de naturaleza distinta: la primera, es que este parásito se registra en las muestras en que la población preadulto está más agregada, y una segunda es que la ocurrencia del parásito ofrece la posibilidad de interpretaciones alternativas sobre las ventajas o desventajas de estos ordenamientos agregados.

En todo caso, debe enfatizarse que tanto las fracciones de poblaciones que abandonan el cultivo, como aquellas que la colonizan al año siguiente, corresponderían a fenotipos menos gregarios, lo que establece la continuidad del ciclo anual.

Si bien es cierto que hay una correspondencia analógica entre datos experi-

mentales y de campo, como método es poco robusto; por tanto, se requerirá mucho más información de ambas áreas antes de tener una explicación completa de este fenómeno.

LITERATURA CITADA

- ATKINSON WD & B SHORROCKS (1984) Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: The implications for coexistence. *American Naturalist* 124: 336-351.
- BRNCIC D (1984) Ecology of flower-breeding *Drosophila*. In M. Asburner, H. Carson & JN Thonson (eds). *The Genetics and Biology of Drosophila*. Vol. 1. 3d: 333-382. Academic Press, London.
- DEL SOLAR E & H PALOMINO (1966) Choice of oviposition in *Drosophila melanogaster*. *American Naturalist* 100: 127-133.
- DEL SOLAR E & H PALOMINO (1966b) Tendencia gregaria en *Drosophila melanogaster*. *Biologica* 39: 27-31.
- DEL SOLAR E (1968) Selection for and against gregariousness in the choice of oviposition sites by *D. pseudoobscura*. *Genetics* 58: 275-282.
- DEL SOLAR E (1971) Migración en *D. melanogaster*. I. Acción de la densidad. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 174: 3-6.
- DEL SOLAR E (1971) Elección del sitio de oviposición en *D. pseudoobscura* como un índice de gregarismo. *Genética Ibérica* 23: 1-14.
- EATON LC & M RICCI (1984) Population biology of *Eschscholzia californica*. *Cham. in Chile*. I. Spatial microheterogeneity in two populations. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 59-67.
- HANSKI I (1981) Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology* 64: 493-500.
- KAENIKE J & RK SELANDER (1979) Ecological generalism in *Drosophila falleni*: genetic evidence. *Evolution* 33: 741-748.
- JAENIKE J (1982) Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila*. *American Naturalist* 119: 784-802.
- NAVARRO J & E DEL SOLAR (1975) Pattern of spatial distribution in *D. melanogaster*. *Behaviour Genetics* 5: 9-16.
- NEYMAN J & EL SCOTT (1957) A mathematical theory of populations conceived as conglomerations of clusters. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 109-120.
- PIELOU EC (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley Inter-science, New York.
- POOLE RW (1974) *An introduction to mathematical ecology*. John C. Wiley and Sons, New York.
- PROKOPY RJ, AL AUERILL, SS COOLEY & C ROITBERG (1982) Associative learning in egg-laying site selection by apple Maggot flies. *Science* 218: 76-77.
- RUIZ G (1982) Selección divergente para áreas de oviposición en *Drosophila melanogaster* Meigen. Tesis Escuela de Graduados. Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- SAITTA PF (1973) Habitat selection in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Heredity* 64: 163-165.
- TAYLOR CE (1976) Genetic variation in heterogeneous environments. *Genetics* 83: 887-894.
- WASSERMAN SS & DJ FUTUYMA (1981) Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil *Callosobruchus musculus* Fabricius (Coleoptera, Bruchidae). *Evolution* 35: 605-617.
- WHITTAKER RH & D GOODMAN (1979) Classifying population according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. *American Naturalist* 113: 185-200.
- WIKLUND C (1975) The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant ranges in *Papilio machaon*. *L. Oecologia* 18: 185-197.