

**ABUNDANCIA, DISTRIBUCION Y ESTACIONALIDAD DE  
ADULTOS DE LAS ESPECIES COSMOPOLITAS DEL GENERO  
DROSOPHILA (DIPTERA, DROSOPHILIDAE) EN CHILE.<sup>1</sup>**

**ABUNDANCE, DISTRIBUTION AND SEASONAL ACTIVITY OF  
ADULTS OF THE COSMOPOLITAN SPECIES OF THE GENUS  
DROSOPHILA (DIPTERA, DROSOPHILIDAE) IN CHILE.**

DANKO BRNCIC<sup>2</sup>

ABSTRACT

Within the genus *Drosophila* there are 8 cosmopolitan species: *D. ananassae*, *D. busckii*, *D. immigrans*, *D. funebris*, *D. hydei*, *D. melanogaster*, *D. repleta* and *D. simulans*. The last 7 ones have been frequently collected in Chile. *D. ananassae* that is a circuntropical species, has been observed only in two occasions on imported tropical fruits. In spite that all the cosmopolitan species live closely associated to human activities, they show well-cut differences regarding distribution, habitat preferences, abundance and seasonal activity.

**Key words:** *Drosophila*, Cosmopolitan species, Habitat preferences, Seasonal fluctuations.

INTRODUCCION

Por definición, especies cosmopolitas son aquellas cuya área de distribución se extiende a las seis regiones biogeográficas mayores: Palearctica, Neártica, Neotropical, Afrotropical, Oriental y Australiana. Las razones de esta tan amplia extensión obedecen a la abundancia y distribución de los recursos utilizados por las especies. Por estos motivos no siempre es válido atribuir el carácter cosmopolita a amplitud de nicho o versatilidad ecológica. Muchas veces depende de la utilización de pocos recursos que están muy bien representados por estar íntimamente ligados al hombre y a su área de distribución. En este caso las especies adquieren un carácter doméstico ya que su vida depende de las

actividades humanas.

En la Familia *Drosophilidae* de un total estimado en alrededor de 3.000 especies nominales (Wheeler, 1981, 1986) y de las cuales 1.700 pertenecen al género *Drosophila*, sólo un grupo muy reducido puede ser considerado cosmopolita. Clásicamente se incluyen en este grupo ocho especies (Patterson, 1943; Carson, 1985): *D. ananassae* Doleschall, *D. busckii* Coquillett, *D. immigrans* Sturtevant, *D. funebris* Fabricius, *D. hydei* Sturtevant, *D. melanogaster* Meigen, *D. simulans* Sturtevant y *D. repleta* Wollaston. De las especies señaladas, solo tres, *D. busckii*, *D. immigrans* y *D. funebris* (como *D. dudai*), figuran en el "Catálogo de los dípteros de Chile" (Stuardo, 1946). Las otras cinco especies fueron agregadas posteriormente (ref. en Brncic, 1987a). Es necesario destacar que atendiendo al carácter sinantrópico de las especies, autores como David y Tsacas (1980) incluyen en el grupo a algunos miembros subcosmopolitas elevando el número total a 21.

Todas estas especies comparten muchas características como gran resistencia a condiciones extremas de temperatura, humedad y desecación.

<sup>1</sup>Financiado con subsidios del Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONDECYT, Proyecto 90-0967) y de la Universidad de Chile (D.T.I. Proyecto B 2308-9055).

<sup>2</sup>Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina, U. de Chile, Casilla 70061, Santiago (7) Chile.

Son generalistas en cuanto a sus dietas alimenticias y sitios de oviposición y utilizan con éxito recursos asociados a las actividades humanas; muestran estrategias de crecimiento poblacional de tipo *r* y son buenas colonizadoras.

El interés en el estudio de estas especies radica en que son fáciles de criar en el laboratorio, son de gran fecundidad y de desarrollo rápido. Estas circunstancias determinan que especies como *D. melanogaster* y las otras del grupo, constituyen un material biológico de excepción para el estudio de los mecanismos de herencia, variación y evolución. Sin embargo, estas especies, que se desarrollan sobre restos orgánicos en descomposición, especialmente vegetales, donde se alimentan de levaduras, hongos y otros microorganismos, muchas veces han sido consideradas plagas por viñateros, productores de jugo y conservas de frutas, productores de hongos comerciales y encargados de industrias fermentativas. Se debe esto a las grandes cantidades de moscas que se concentran en los sitios donde se desenvuelven las industrias mencionadas y al peligro eventual de contaminación con microorganismos extraños. Algunos autores como Greenberg (1971) señalan que las especies domésticas del género *Drosophila*, sobre todo aquellas que suelen frecuentar basurales, restos de cocinería e incluso toilets y urinarios desaseados, pueden constituirse en vectores de gérmenes patógenos.

Por los motivos expuestos, se ha considerado de interés comunicar las observaciones que se han ido acumulando sobre hábitos, sitios de postura y de desarrollo, abundancia, distribución y fluctuaciones estacionales de las poblaciones de las especies domésticas del género *Drosophila* en Chile.

#### SITIOS DE ALIMENTACION Y DE OVIPOSICION

En el presente artículo, de las ocho especies clásicamente consideradas cosmopolitas se ha omitido a *D. ananassae*, por constituir una especie circuntropical, que en Chile ha sido recolectada sólo en dos oportunidades sobre frutas tropicales importadas (Brncic 1987,a). Todas las otras, construyen poblaciones florecientes en numerosas localidades de Chile. Como se ha expresado antes, las siete especies junto con ser

domésticas son generalistas en cuanto a los sitios de oviposición y requerimientos nutricionales tanto a nivel larval como imaginal (Carson, 1965; Parsons, 1973; David y Tsacas, 1980; Parsons y Stanley, 1981; Brncic, 1980; Ashburner, 1989). Sin embargo, pueden detectarse claras diferencias entre las especies en cuanto a sus hábitos. Hay especies como *D. busckii*, *D. funebris*, *D. melanogaster* y *D. repleta*, que suelen encontrarse en sitios cerrados, incluyendo las habitaciones humanas, tales como mercados, fruterías, bodegas, lecherías y otros. En cambio, *D. hydei*, *D. immigrans* y *D. simulans* prefieren sitios abiertos como chacras, huertos y jardines y también pueden ser recolectadas en lugares muy alejados de las actividades humanas donde comparten recursos con las especies endémicas (Brncic, 1987b). En Chile, al igual que en otras regiones del mundo (Sturtevant, 1921; Basden, 1956; David *et al.*, 1983) *D. busckii* y *D. funebris* pueden capturarse en grandes números en bodegas oscuras donde se guardan papas, cebollas y otros tubérculos y bulbos y, en pequeños números, en sitios donde se acumulan restos de cocinería, en fruterías, almacenes y mercados. El autor ha recolectado ambas especies sobre pasas y ciruelas secas. Sturtevant, (1921) y Carson, (1965) dan una larga lista de substratos donde han recolectado estos dípteros en Estados Unidos, entre ellos, pan añejo, leche agria, pescados, hongos frescos, frutas podridas de varias especies, fecas de animales (Lawrence, 1953). Estos substratos son básicamente los mismos donde abundan estas especies en Europa (David *et al.*, 1983). *D. busckii* también ha sido encontrada en material orgánico conservado en formalina, entre estos en "la cabeza de un hotentote preservado en formalina" (Schultze, 1912).

*D. hydei* ha sido recolectada en Chile prácticamente en los mismos sitios que las especies anteriores, pero siempre en muy pequeños números, salvo en algunas oportunidades en que se han observado poblaciones florecientes de la especie en frutas y paletas en descomposición de *Opuntia ficus indica* (tunas). En Hawaii, Heed (1968) ha encontrado la especie en flores de *Heliconia*.

*D. repleta* es bastante escasa en Chile y acude muy esporádicamente a las trampas de fruta fermentada. En el sur de Estados Unidos y México (Patterson, 1943) y en Brasil (Tosi *et al.*, 1990) se la ha encontrado en los techos y paredes de

toilets y urinarios públicos desaseados. Carson, (1965) la ha capturado en exudados de savia de encinas y en Panamá, Pipkin *et al.*, (1966) en flores de *Datura arborea*. *D. simulans*, *D. melanogaster*, seguidas de *D. immigrans* representan las especies más abundantes en los huertos y jardines del país, donde se crían preferentemente sobre frutas, tubérculos y bulbos en descomposición de diferentes familias y géneros. Entre las frutas destacan las uvas, ciruelas, nísperos, moras, tunas, tomates, naranjas, calabazas y zapallos (Brncic 1987a, 1987b). Estos substratos son los mismos utilizados por las especies en otras partes del mundo (Sturtevant, 1921; Patterson, 1943; Basden, 1956; Carson, 1965; David *et al.*, 1983). En la región paleártica, Carson (1965) ha encontrado *D. melanogaster* y *D. immigrans* en exudados de savia de varios árboles. En regiones tropicales como Panamá (Pipkin *et al.*, 1966), Hawaii (Heed, 1968) y Africa (Buruga y Olembo, 1971), las tres especies mencionadas pueden utilizar como recursos adicionales, flores de varias especies. Sin embargo, *D. immigrans*, *D. simulans* y *D. melanogaster* difieren en cuanto a sus preferencias de habitat. Las dos primeras especies prefieren en general sitios más abiertos (Dobzhansky y Pavan 1943; Kawanishi y Watanabe, 1978, David *et al.* 1983; Parsons y Stanley, 1981).

En cambio, *D. melanogaster* exhibe una muy clara preferencia por los ambientes cerrados donde es atraída por las frutas y sobre todo en las bodegas de vino, pisquerías, cervecerías y en general en ambientes donde se produce fermentación alcohólica. Esto se debe a la gran tolerancia al etanol que exhibe esta última especie (Parsons, 1973, Parsons y Stanley, 1981, David y Tsacas, 1980).

Las especies domésticas de *Drosophila* revelan diferente capacidad para adaptarse a condiciones climáticas extremas, tolerancia al etanol, susceptibilidad al parasitismo por microhimenópteros, respuesta a la desecación, dependencia de la luz para el apareamiento (David y Tsacas, 1980; Parsons, 1973; Parsons y Stanley, 1981; Wheeler, 1981) y respuesta a la contaminación con productos de desecho metabólico (Budnik, 1980). Las diferencias señaladas determinan que a pesar de su estrecha asociación con las actividades humanas, su abundancia, distribución y estacionalidad es característica de cada especie.

## DISTRIBUCION

En la tabla 1 se resume la distribución de las especies domésticas de *Drosophila* en Chile, dividiendo el país en regiones Norte, Central, Sur y Austral. Esta división es bastante arbitraria ya que refleja solamente las condiciones climáticas (temperatura y humedad) y factores dependientes de la latitud como el fotoperíodo. Por tratarse de especies sinantrópicas asociadas a las viviendas humanas, es difícil considerar otros parámetros biogeográficos y ambientales que caracterizan a las regiones de Chile. Sin embargo la tabla 1 sirve para ilustrar el hecho que sólo dos especies: *D. immigrans* y *D. melanogaster* se distribuyen en todo Chile. Sólo en la Zona Central y Sur del país ha sido posible recolectar las 7 especies. También existen diferencias marcadas en cuanto a la abundancia. *D. busckii*, *D. hydei* y *D. repleta* son poco abundantes, aunque algunas de ellas pueden ser recolectadas excepcionalmente en grandes números. Por ejemplo el autor pudo capturar cientos de ejemplares de *D. busckii* coexistiendo con *D. funebris* en una vieja bodega donde se guardaban papas en la localidad de Centinela (Lago Llanquihue).

Tabla 1  
DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES DOMESTICAS DE  
*DROSOPHILA* EN CUATRO REGIONES DE CHILE.

ESPECIES	NORTE	CENTRAL	SUR	AUSTRAL
	Límite norte a Copiapó	Copiapó a Bío-Bío	Bío-Bío a Chiloé	Aisén y Magallanes
<i>D. busckii</i>	+	+	+	
<i>D. immigrans</i>	+	+	+	+
<i>D. funebris</i>		+	+	+++
<i>D. hydei</i>	+	+	+	
<i>D. melanogaster</i>	+	+++	+++	+
<i>D. simulans</i>	+++	+++	+	
<i>D. repleta</i>	+	+	+	

+) poco abundante. ++) abundante. +++) muy abundante

La abundancia de *D. funebris* varía claramente en relación con la latitud. No se ha descrito en la región Norte del país, es relativamente escasa en la Zona Central donde prefiere ambientes cerrados y húmedos y aumenta en el Sur y en la región Austral. Hasta 1980 (Brncic, 1980) era la única especie del género recolectada en Punta Arenas y Tierra del Fuego (Brncic y Dobzhansky, 1965). Se debe recordar que *D. funebris* es también la especie de distribución más boreal. Se la ha encontrado en Groenlandia, Islandia y en el Norte de Escandinavia (Basden, 1956). Es difícil establecer clines latitudinales para *D. immigrans*, ya que parece ser igualmente conspicua en las recolecciones efectuadas por el autor desde Arica hasta Chiloé. En la región Austral solo ha sido recolectada desde 1980 (Brncic, 1980), y al revés de lo que ocurre más al Norte, únicamente en sitios cerrados como bodegas y fruterías.

*D. simulans* y *D. melanogaster* constituyen en algunas épocas del año más del 95% de todos los drosophilídeos recolectados (ver figuras). Sin embargo, su frecuencia relativa varía también en relación con la latitud. *D. simulans* es muy escasa en el Sur de Chile y no ha sido encontrada en la región Austral, *D. melanogaster*, en cambio, se distribuye a lo largo de todo el país. Tendencias parecidas de distribución en relación con la latitud (o la elevación sobre el nivel del mar) han sido encontradas en otras regiones faunísticas. Por ejemplo, Parsons y Stanley, (1981) señalan que en Tasmania y Australia, donde existe un gradiente desde climas tropicales a templados (Lat. 11° S a Lat. 43° 5' S) existen claros gradientes de distribución y abundancia. *D. melanogaster* y *D. simulans* son más frecuentes en Melbourne (Lat. 37° 5' S) donde coexisten con *D. busckii*, *D. funebris*, *D. hydei* y *D. repleta*, que en Townville (Lat. 19° S) localidad donde no se han encontrado las cuatro últimas especies. En África, en el valle del Nilo, existe un gradiente de la distribución de *D. melanogaster* y *D. simulans*. La primera de estas especies es mucho más abundante en las regiones con mayores fluctuaciones de temperatura (Tantaway y Mallah, 1961).

En resumen, los clines de distribución de las especies domésticas de *Drosophila* son un reflejo de la tolerancia de cada una de ellas a condiciones físicas. *D. melanogaster* es la más tolerante tanto a altas como a bajas temperaturas y es más

común que *D. simulans* en regiones más frías y con mayores fluctuaciones climáticas, seguida por *D. immigrans* (David y Tsacas, 1980; Parsons y Stanley, 1981). *D. funebris* es indudablemente la más aclimatada a las regiones circumpolares (Basden, 1956; Brncic y Dobzhansky, 1965). *D. hydei* y *D. repleta* parecieran ser las más resistentes a la desecación como reflejo de su probable origen en las zonas áridas del neotrópico (Wheeler, 1981; David *et al.*, 1983).

### ESTACIONALIDAD

A través de recolecciones mensuales de adultos efectuadas desde Agosto de 1984 hasta Mayo de 1991 en una zona del área Metropolitana de Santiago (La Florida), se ha podido estudiar en detalle las fluctuaciones estacionales de las poblaciones de *D. melanogaster*, *D. simulans* y *D. immigrans*. Las otras cuatro especies cosmopolitas están poco representadas en el sitio elegido como para detectar diferencias temporales de su abundancia. En la Figura 1, se resumen las frecuencias relativas de adultos de las tres especies mencionadas expresadas en porcentaje del total de los drosophilídeos recolectados en cada muestra mensual sobre cebos de plátano fermentado con levadura de panificación. Se puede observar que *D. simulans*, la más abundante de las especies, es más común en las recolecciones efectuadas en pleno Verano y en Otoño, para prácticamente desaparecer en Invierno y Primavera. *D. melanogaster* presenta una expansión poblacional al inicio del Verano y una segunda expansión, no tan acentuada, a mediados de Otoño, que en algunos años puede extenderse al inicio de Invierno. La bimodalidad de la curva anual de crecimiento poblacional de *D. melanogaster*, comparada con la curva unimodal de *D. simulans*, puede evidenciarse mejor en la Figura 2, en la cual se indica el porcentaje mensual del total de individuos de cada especie recolectados en el período comprendido entre Septiembre a Agosto del año siguiente. Las poblaciones de *D. immigrans* tienden a crecer en Primavera y comienzos de Verano pero su ciclo es mucho más irregular que el de las dos especies anteriores y varía más de año en año. En algunas oportunidades se ha observado un segundo período de crecimiento en pleno Invierno, a veces más acentuado que la expansión de Primavera-

Verano, como ocurrió en 1987. Es interesante señalar que la presencia de las tres especies durante todo el año, a pesar de las fuertes fluctuaciones de su abundancia, representa una característica compartida con las otras especies domésticas del género. Al examinar la genitalia interna de las hembras capturadas en los diferentes meses del año, es frecuente encontrar todos los estados del desarrollo del ovario. Parece que las especies domésticas no experimentan diapausa reproductiva como la mayoría de las especies endémicas (Lakovaara *et al.* 1972; Begon, 1976; Watabe, 1979). Por lo tanto, las causas de las drásticas fluctuaciones estacionales observadas deben buscarse en los numerosos factores físicos que controlan la abundancia de individuos de cada especie en la naturaleza. Entre estos, las variaciones de temperatura y humedad. Todas las especies domésticas exhiben mayor tolerancia a los cambios climáticos comparadas con las especies endémicas, pero como se expresó en otra sección de este artículo, la arquitectura genética de la resistencia a los cambios climáticos difiere entre especies y poblaciones. Evidencias experimentales indican la existencia de diferencias raciales en cuanto a tolerancia al frío y a la desecación (Ogaki y Nakashima-Tanaka, 1966; David y Bocquet, 1975; Parsons y Stanley, 1981). De allí que no se debe extrañar que las variaciones estacionales encontradas en La Florida (Santiago) no sean las mismas en otras partes. Observaciones efectuadas en Quilicura (Brncic *et al.*, 1985) indican una estacionalidad muy semejante a la que se discute en el presente artículo, pero *D. melanogaster* no evidencia un doble pico poblacional. En las regiones mediterráneas de Europa (David y Tsacas, 1980) y en Australia (Parsons y Stanley, 1981) las fluctuaciones estacionales son también muy parecidas a las encontradas en Chile, pero *D. melanogaster* sólo tiene un pico poblacional a comienzos de Verano. En Saporu (Japón), Watabe (1979) observa que *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans* y *D. busckii* son especies muy raras en Primavera y en Verano y solo tienen una expansión poblacional en Otoño. Incluso, en el sitio de recolección de La Florida (Santiago) se observan variaciones en los picos poblacionales anuales de las tres especies estudiadas de acuerdo con los ciclos climáticos.

## COMENTARIOS Y DISCUSION

El género *Drosophila* incluye alrededor de 1.700 especies descritas (Wheeler 1981, 1986) y es probable que existan numerosas otras especies aún desconocidas en zonas biogeográficas pobremente estudiadas. De estas especies sólo ocho son cosmopolitas y utilizan como recursos aquellos proporcionados por el hombre. Existen también un grupo pequeño y no considerado en el presente estudio, constituido por especies semic cosmopolitas, y aún endémicas, que pueden utilizar alternativamente los ambientes humanos. La capacidad de las especies de llegar a ser domesticadas ha surgido de diferentes subgéneros: *D. busckii* pertenece al subgénero *Dorsilopha*, *D. immigrans*, *D. funebris*, *D. hydei* y *D. repleta* se incluyen en el subgénero *Drosophila* y *D. melanogaster*, *D. simulans* y *D. ananassae*, que no se ha considerado en el presente estudio, pertenecen al subgénero *Sophophora*. David y Tsacas (1980) sugieren que el proceso evolutivo que ha conducido a la domesticación de estas especies con diferentes historias filogenéticas es uno de los tantos casos de adaptación convergente.

Las especies domésticas de *Drosophila* son atraídas por las substancias volátiles emanadas de la fermentación de productos orgánicos especialmente vegetales, donde se desarrolla una rica flora de levaduras y otros microorganismos. Sin embargo, estos substratos utilizados como fuente de alimento para los adultos no siempre constituyen los substratos elegidos para la oviposición y el desarrollo larval. Por tratarse de especies muy generalistas en cuanto a los recursos que utilizan, es difícil precisar con exactitud la amplitud de sus nichos tróficos. En contraste, los datos globales de distribución geográfica y las fluctuaciones estacionales de sus poblaciones, emanados de los estudios comentados en el presente artículo, permiten conocer hechos valiosos en relación con los nichos espaciales y temporales de las especies en Chile. Un análisis de estos hechos permite concluir que las especies domésticas del género *Drosophila* ocurren en los mismos lugares, exhiben gradientes latitudinales de distribución y fluctuaciones estacionales de su abundancia en todo comparables a las encontradas en otras partes del orbe, aunque con algunas diferencias, como aquellas ya discutidas en otras partes de este artículo. Esto se debe al carácter

doméstico de las especies consideradas. Las actividades humanas proporcionan una riqueza impresionante de oportunidades para el asentamiento de numerosas comunidades de insectos y las drosophilas no constituyen una excepción. Sin embargo, las poblaciones de insectos que se desarrollan al amparo del hombre pueden irse diferenciando genéticamente y constituir razas geográficas como se evidencia a través del análisis de los polimorfismos cromosómicos y moleculares en especies como *D. melanogaster*, *D. funebris* y *D. immigrans* (Carson, 1965; David y Bocquet, 1975; David *et al.*, 1981; Parsons y Stanley, 1981). Estudios en curso y que serán objeto de nuevas publicaciones permiten asegurar que las poblaciones chilenas de las especies cosmopolitas, junto con sufrir procesos de microdiferenciación geográfica tienden a experimentar cambios temporales a largo plazo (Brcic, 1991).

#### AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a los árbitros anónimos de Acta Ent. Chilena que a través de sus críticas y sugerencias contribuyeron grandemente a mejorar el manuscrito original.

#### REFERENCIAS

- ASHBURNER, M. 1989. *Drosophila: A laboratory handbook*. Cold Spring Harbor Lab. Press. New York. pp. 1331.
- BASDEN, E.B. 1956. Drosophilidae (Diptera) within the Arctic circle. Trans. Roy. Entomol. Soc. London 108:1-20.
- BEGON, M. 1976 Temporal variations in the reproductive condition of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin. Oecologia 23: 31-47.
- BRNCIC, D. 1980. Los géneros *Scaptomyza* Hardy y *Drosophila* Fallen (Diptera, Drosophilidae) en la región de Magallanes. An. Inst. Patag. (Chile) 11: 293-299.
- BRNCIC, D. 1987a. A review of the genus *Drosophila* Fallen (Diptera: Drosophilidae) in Chile with the description of *Drosophila atacamensis* sp. nov. Rev. Chilena Ent. 15: 37-60.
- BRNCIC, D. 1987b Coexistencia de diferentes especies de *Drosophila* en frutas fermentadas naturalmente. Medio Ambiente (Valdivia) 8: 3-9.
- BRNCIC, D. 1991. Inversion polymorphism in *Drosophila immigrans* from the Strait of Magellan. Drosoph. Inf. Service, Vol. 90 (En Prensa).
- BRNCIC, D. y DOBZHANSKY, TH. 1965. The southernmost *Drosophilidae*. Amer. Nat. 91: 127-128.
- BRNCIC, D., BUDNIK, M. y GUÍNEZ, R. 1985. An analysis of a *Drosophila* community in Central Chile during a three years period. Z.f.zool. Syst. und Evolutionsforschung 23: 90-100.
- BUDNIK, M. 1980. Alteration of the preadult viability induced by larval metabolic wastes in different species of *Drosophila*. Ciencia e Cultura (Brasil) 32: 1391-1394.
- BURUGA, J.H. y OLEMO, R.J. 1971. Plant food preferences of some sympatric drosophilids of tropical Africa. Biotropica 3: 151-158.
- CARSON, H.L. 1965. Chromosomal morphism in geographically widespread species of *Drosophila*. In: *The genetics of colonizing species*. H.G. Baker and G.L. Stebbins (Eds.) Academic Press, New York and London pp. 503-531.
- DAVID, J.R. y BOCQUET, C., 1975. Similarities and differences in the latitudinal adaptation of two *Drosophila* sibling species. Nature 257: 588-590.
- DAVID, J.R. y TSACAS, L. 1980. Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: Different strategies within the *Drosophila* Family (Diptera). C.R. Soc. Biogeogr. 57:11-26.
- DAVID, J.R., CARTON, Y., COHET, Y., LACHAISE, D., LOUIS, J., ROUAULT, J., TSACAS, L. y VOUIDIBIO, J. 1983. Influence des activités humaines sur la structure de certains peuplements de drosophilides. Acta Oecologica 4: 43-64.
- DOBZHANSKY, T. y PAVAN, C. 1943. Studies on brazilian species of *Drosophila*. Bol. Facult. Fil. Cien. Lets. Univ. S. Paulo 36: 7-72.
- GREENBERG, B. 1971. Flies and disease. Vol.1. Ecology classification and biotic associations. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- HEED, W.B. 1968. Ecology of Hawaiian *Drosophilidae*. Univ. Texas Publ. 6818: 387-419.
- KAWANISHI, M. y WATANABE, T.K. 1978. Differences in photopreference as a cause of coexistence of *Drosophila simulans* and *D. melanogaster* in nature. Jap. J. Genet. 53: 209-214.
- LAWRENCE, B.R. 1953. Some Diptera bred from cow dung. Entomol. Monthly Mag. 89: 281-283.
- LAKOVAARA, S., SAURA, A., SANTIBÁÑEZ, S. y EHRMAN, L. 1972. Aspects of diapause and its genetics in northern drosophilids. Hereditas 70: 89-96.
- OGAKI, M. y NAKASHIMA-TANAKA, E. 1966. Inheritance of radioresistance in *Drosophila*. Mutation Res. 3: 438-443.
- PARSONS, P.A. 1973. *Behavioural and Ecological Genetics*. Oxford University Press, London pp. 223.
- PARSONS, P.A. y STANLEY, S.M. 1981. Domesticated and widespread species. In: *The Genetics and Biology of Drosophila*. Vol. 3a. M. Ashburner, H.L. Carson and J.N. Thompson (Edts.) Academic Press, London pp. 349-393.
- PATTERSON, J.T. 1943. The Drosophilidae of the Southwest. Univ. Texas Publ. 4313: 7-216.
- PIPKIN, S.B., RODRIGUEZ, R.L. y LEON, J. 1966. Plant host specificity among flower-feeding neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). Amer. Nat. 100: 135-156.
- STUARDO, C., 1946. *Catálogo de los Dípteros de Chile*.

- Min. de Agricultura. Imp. Universitaria, Santiago.
- STURTEVANT, A.H. 1921. *The North American species of Drosophila*. Carnegie Inst. of Wash Publ. N° 301: pp. 150.
- SCHULTZE, P. 1912. Entwicklung von *Drosophila rubrostriata* in formol. Zool. Ang. 39: 199-202.
- TANTAWAY, A.D., y MALLAH, G.S. 1961. Studies on natural populations of *Drosophila*. I. Heat resistance and geographical variation in *D. melanogaster* and *D. simulans*. *Evolution* 15: 1-14.
- TOSI, D., MARTINS, M., VILELA, C.R. y PEREIRA, M.A.Q.R. 1990. On a new cave-dwelling species of bat-guano-breeding *Drosophila* closely related to *D. repleta* Wollaston (Diptera, Drosophilidae) Rev. Brasil. Genet. 13: 19-31.
- WATABE, H. 1979. *Drosophila* survey of Hokkaido XXXVI. Seasonal changes in the reproductive condition of wild and domestic species of *Drosophila*. J. Fac. Sci Hokkaido Univ. Ser. IV (Zool.) 21: 365-372.
- WHEELER, M.R. 1981. The Drosophilidae: A taxonomic Overview. In: *The Genetics and Biology of Drosophila*. Vol 3a. Ashburner, H.L. Carson and J.N. Thompson (Eds). Academic Press, London, pp. 1-84.
- WHEELER, M.R. 1986. Addition to the catalog of the World's Drosophilidae. In: *The Genetics and Biology of Drosophila*. Vol. 3e M. Ashburner, H.L. Carson and J.N. Thompson (Eds). Academic Press, London. pp. 393-409.

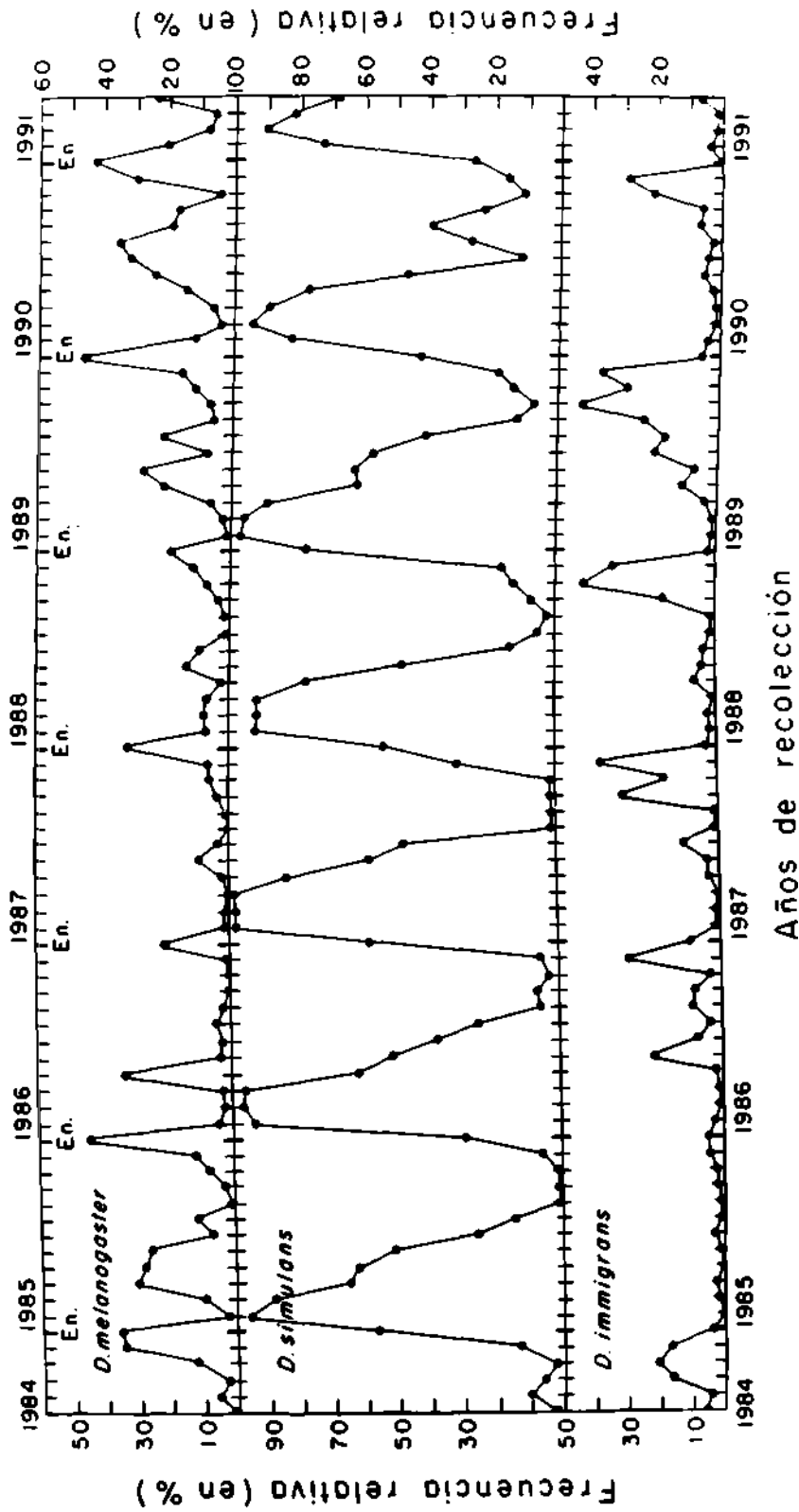


Figura 1. Variaciones de la frecuencia de adultos de *D. melanogaster*, *D. simulans* y *D. immigrans* relativa al total de drosophilídeos recolectados mensualmente desde agosto de 1984 a mayo de 1991 en una localidad de la Florida (Santiago).



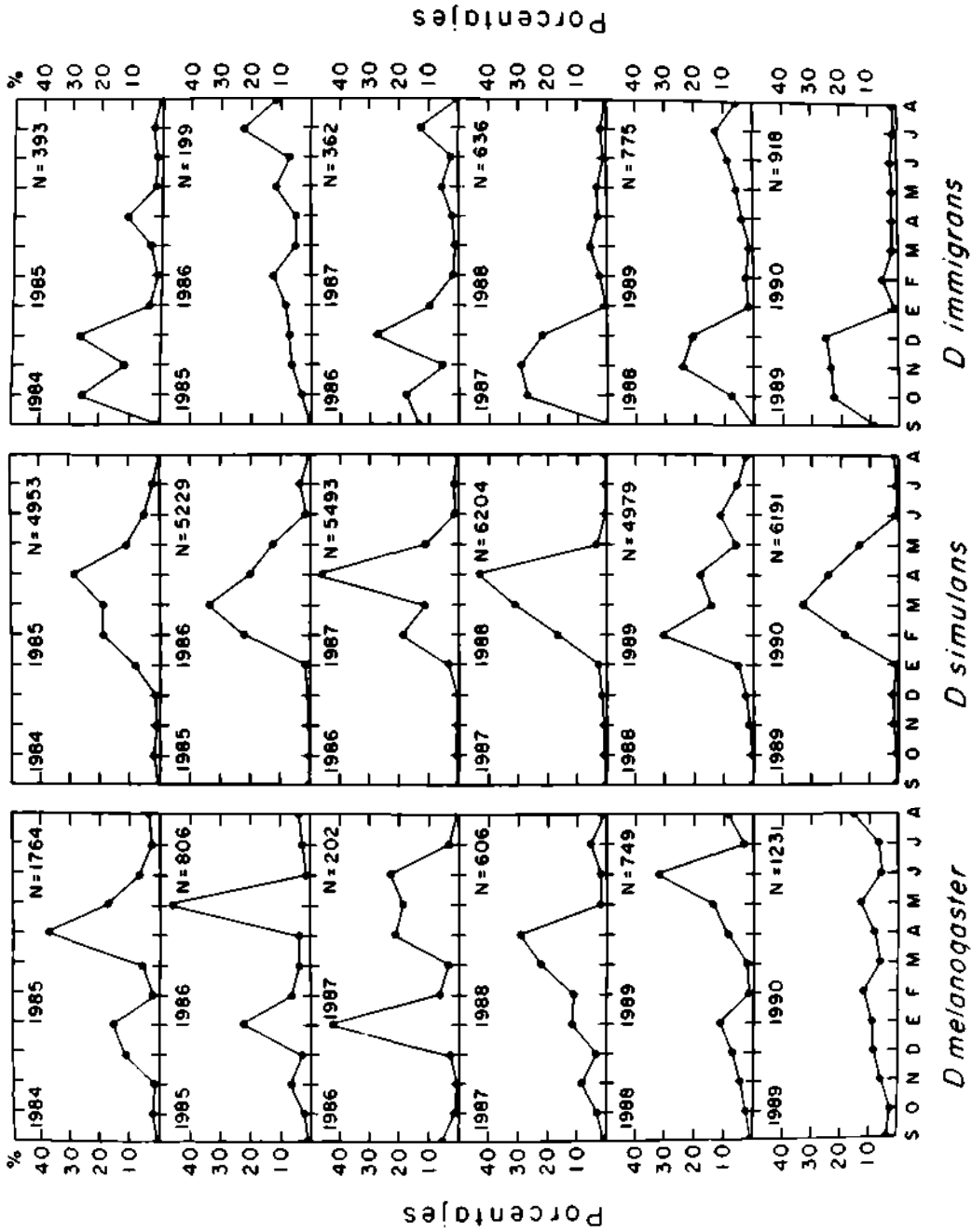


Figura 2. Porcentaje mensual del total de adultos de *D. melanogaster*, *D. simulans* y *D. immigrans* recolectados entre septiembre y agosto del año siguiente, durante 6 años consecutivos. (N= número de individuos recolectados en cada período anual).