

**COMPETENCIA PREADULTA DEPENDIENTE DE LA DENSIDAD: *DROSOPHILA SUBOBSCURA* CON *D. SIMULANS* Y *D. PAVANI* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE)<sup>1</sup>**

**DENSITY DEPENDENT PREADULT COMPETITION OF: *DROSOPHILA SUBOBSCURA* WITH *D. SIMULANS* AND *D. PAVANI* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE)**

\* MYRIAM BUDNIK Y LUCÍA CIFUENTES

ABSTRACT

Preadult competition for food resources of *Drosophila subobscura*, *D. simulans* and *D. pavani*, under bispecific conditions but with different initial proportions of eggs of each of the species was studied. The results showed that in the three species under the competitive conditions used the viability and egg-to-adult development time varied according to the initial proportion of eggs. *D. subobscura* was shown to be a bad competitor with respect to *D. simulans* and *D. pavani*.

KEY WORDS: preadult competition, *Drosophila subobscura*, different proportions of eggs, preadult viability and development time.

INTRODUCCIÓN

*Drosophila subobscura* Collin (Diptera, Drosophilidae) es una especie paleártica cuya presencia en Chile, y probablemente en el Nuevo Mundo, fue detectada por primera vez en febrero de 1978 (Brncic y Budnik, 1980). La expansión de esta especie en Chile fue tan rápida, que en menos de tres años abarcó un área de distribución de 3.000 km, entre La Serena (Lat. 29° 54' S) y en otras zonas templadas del Norte de Chile, hasta Punta Arenas en el estrecho de Magallanes (Lat. 53° 40' S) donde predominan vientos y bajas temperaturas (Brncic y Budnik, 1980; Budnik y Brncic, 1982).

Desde su detección se realizaron, en forma consecutiva por varios años, numerosos estudios en los que se pudo establecer la abundancia relativa de esta especie en diferentes regiones geográficas de nues-

tro país. Asimismo, se llevaron a cabo recolecciones mensuales de *Drosophila* durante 8 años en una localidad de Santiago Norte (Quilicura), lo que permitió estudiar las variaciones estacionales y su relación de coexistencia con otras especies (para una revisión ver Budnik y Brncic, 1982; Brncic *et al.*, 1985; Brncic y Budnik, 1987; Benado y Brncic, 1994).

Con el objetivo de comprender mejor este fenómeno de colonización de *D. subobscura* tan exitoso, se realizó una serie de experimentos en los que se analizó el efecto del componente de "explotación" e "interferencia" (Park, 1954) en la competencia preadulta interespecífica con *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. pavani* y *D. immigrans*, especies con las que *D. subobscura* se encuentra comúnmente en los mismos sitios de recolección (Budnik y Brncic 1982, 1983; Ricci y Budnik, 1984). Los experimentos fueron hechos en situaciones de competencia bispecífica para ser ampliados a una situación más compleja en la que interactuaron 3 especies (Budnik *et al.*, 1997). En condiciones naturales, las asociaciones entre especies de *Drosophila* pueden ser múltiples y para cada especie las restantes son competidores potenciales (Shorrocks y Sevenster, 1995). Los resultados señalaron que *D. subobscura* es mala competidora ya sea en condiciones de competencia bi o trispecífica mientras que, en contraste, la viabilidad preadult de

<sup>1</sup> Programa de Genética Humana, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile. Casilla 70061- Correo 7, Santiago, Chile. Fax: 56-2-7373158 E-mail: mbudnik@machi.med.uchile.cl

\* A quien dirigir la correspondencia.

*D. simulans* y *D. pavani* tiende a aumentar. Sin embargo, en estos experimentos el número inicial de preadultos de cada una de las especies competidoras era el mismo. Evidencias disponibles indican que el efecto de la competencia interespecífica puede modificarse si varía la proporción inicial de preadultos de cada especie (Barker, 1983; Bierbaum *et al.*, 1989; Mueller, 1988, 1995; Mauro *et al.*, 1997; Sgrò y Partridge, 2000). Por esto se consideró importante extender los estudios de la habilidad competitiva de preadultos de *D. subobscura* con *D. simulans* y *D. pavani* a condiciones biespecíficas, variando las proporciones iniciales de huevos.

#### MATERIAL Y MÉTODOS

Se usaron cepas pertenecientes a las siguientes 3 especies:

*D. subobscura*, *D. simulans*, ambas especies cosmopolitas, y *D. pavani*, especie endémica chilena. Todos los linajes fueron obtenidos de colectas realizadas en La Florida, localidad sur de Santiago. Las moscas de cada especie se mantuvieron en cultivos separados en el laboratorio alrededor de 6 meses previo al inicio de los experimentos.

La metodología fue similar a la descrita por Budnik y Brncic (1983), Budnik y Cifuentes (1995), Budnik *et al.*, (1997). Se usaron 10 tubos en cada situación experimental; cada tubo contenía 10 cc de medio de cultivo básico para *Drosophila* (harina de maíz, levadura y agar-agar). En cada tubo se sembraron 10, 50 ó 90 huevos fecundados de *D. subobscura* con 90, 50 ó 10 huevos fecundados, ya sea de *D. pavani* o *D. simulans*, completándose en cada caso un total de 100 huevos por tubo. Como controles se establecieron 10 tubos con la misma cantidad de medio de cultivo, en cada uno de los cuales se sembró 100 huevos fecundados de la misma edad, ya sea de *D. subobscura*, *D. pavani* o *D. simulans*. Experimentos anteriores, en los que se midió la viabilidad preadulta de estas especies en diferentes densidades larvales, mostraron que 100 larvas criadas en 10 cc de medio básico de cultivo representa una condición de alta competencia, disminuyendo la viabilidad de todas las especies consideradas (Budnik y Brncic, 1972, 1974; Ricci y Budnik, 1984). Los huevos provenientes de cada especie representaron una muestra al azar de aquellos ovipositados por 150 hembras inseminadas. Para permitir su desarrollo los huevos se dejaron en una cámara de temperatura constante de

18°C y diariamente se contabilizaron los adultos emergentes.

El efecto del componente de "explotación" e "interferencia" de la competencia (Park, 1954), se midió sobre los parámetros vitales: viabilidad (número de adultos emergidos/número de huevos sembrados) y tiempo de desarrollo huevo-adulto en días. Durante el segundo y tercer estadio larval se consume la mayor cantidad de recursos por lo que son el principal foco para el estudio de la viabilidad y tiempo de desarrollo (Barker, 1983; De Miranda y Eggleston, 1988a,b; Mueller, 1995; Roper *et al.*, 1996). Dado que no se observaron diferencias significativas en cuanto al número de adultos emergidos de los tubos, los datos pudieron agruparse. Se empleó la prueba del  $X^2$  para estimar la significancia de las diferencias de viabilidad en los diferentes grupos experimentales. Se compararon los promedios de tiempo de desarrollo mediante análisis de varianza paramétrico, con comparaciones múltiples mediante prueba de Tukey. En forma adicional, se compararon estos promedios usando el análisis de varianza no paramétrico (prueba de Kruskal Wallis) cuya estadística  $H$  tiene distribución  $X^2$ .

#### RESULTADOS

Las viabilidades de las tres especies se muestran en la Tabla 1 expresadas como porcentaje de adultos emergidos en cada experimento. Se puede apreciar que este porcentaje varía significativamente, dependiendo de la proporción inicial de huevos de la especie competidora ( $p < 0,05$ ).

*D. subobscura* reduce su viabilidad en relación al control, al competir con *D. pavani* y con *D. simulans*, especialmente cuando la densidad inicial de huevos de la especie competidora es mayor. *D. pavani* se facilita al competir con *D. subobscura*. *D. simulans* es interferida al competir con *D. subobscura*, pero con menor intensidad.

Los tiempos de desarrollo se muestran en la Tabla 2, y en la Tabla 3 se señalan los resultados de la comparación de éstos mediante el análisis de varianza. Las tres especies modifican significativamente sus tiempos de desarrollo respecto a los controles en cada una de las densidades estudiadas (Tabla 3). En cada experimento, además, se compararon los promedios de los tiempos de desarrollo mediante un análisis de varianza no paramétrico (prueba de Kruskal Wallis), cuyos resultados fueron totalmente consistentes

( $X^2_3 \geq 80$  en todos los casos) con el análisis de varianza paramétrico expuesto en la Tabla 3.

En todos los experimentos, con posterioridad al análisis de varianza, se hicieron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey. Éstas demostraron que *D. subobscura* al competir con *D. pavani* alarga significativamente su tiempo de desarrollo en todas las densidades; en cambio al competir con *D. simulans*, esta prolongación del tiempo de desarrollo es significativa sólo en el caso de 10 huevos de *D. subobscura* con 90 huevos de *D. simulans*.

*D. pavani* y *D. simulans* cuando compiten con *D. subobscura*, acortan su tiempo de desarrollo en todas las densidades con respecto a los controles (Tabla 2), y estas diferencias son significativas (Prueba de Tukey).

#### DISCUSIÓN

El hecho más relevante de estos resultados es que cada especie tiene una habilidad competitiva diferente que depende de la proporción inicial de los preadultos competidores.

La competencia es un fenómeno complejo y las evidencias respecto a su importancia relativa y la de otros factores dependientes de la densidad, como la depredación en la estructuración de comunidades de insectos, son controversiales (Strong *et al.* 1984). Sin

embargo, en términos generales, las especies animales tienden a competir cuando sus recursos ecológicos son parecidos y existe escasez de ellos, o cuando comparten otros factores limitantes del incremento de sus poblaciones, o cuando uno de los organismos, o bien los dos, se dañan al vivir en proximidad (Birch, 1957). En insectos holometabólicos parece ser que el estado preadulto es el más crítico en relación a competencia por alimento (Barker, 1983; De Miranda y Eggleston, 1988a, b; Mueller, 1995; Roper *et al.*, 1996; Sgrò y Partridge, 2000). Además del consumo de alimento, las larvas de *Drosophila* modifican el substrato en el que se desarrollan, tanto mecánicamente (excavación) como biológicamente. Esto último se expresa en acumulación de productos de desecho metabólico, y en los cambios en la flora de microorganismos que acompañan la degradación del substrato (Weisbrot, 1966; Dawood y Strickberger, 1969; Budnik y Brncic, 1976; Budnik y Gajardo, 1981; Botella *et al.*, 1985). Estos cambios pueden interferir con el desarrollo larval, y en algunos casos, facilitarlos. En condiciones de competencia interespecífica, estos factores juegan un papel decisivo en la capacidad de coexistencia o exclusión de especies (Weisbrot, 1966; Budnik y Brncic, 1974, 1976, 1983; Budnik, 1980).

Este mecanismo biológico podría explicar en parte nuestros resultados. En lo que respecta a *D. subobs-*

TABLA I

PORCENTAJE DE EMERGENCIA HUEVO-ADULTO DE *D. SUBOBSCURA*, *D. SIMULANS* Y *D. PAVANI* EN CONDICIONES DE COMPETENCIA INTERESPECÍFICA CON NÚMEROS DE HUEVOS INICIALES DIFERENTES. SE SEMBRÓ UN TOTAL DE 100 HUEVOS/TUBO EN DENSIDADES DE 10, 50 Y 90 HUEVOS PARA CADA ESPECIE Y 100 HUEVOS PARA LOS RESPECTIVOS CONTROLES. EL NÚMERO DE TUBOS FUE 10 PARA CADA SITUACIÓN.

N° de huevos x tubo		% de adultos emergidos	
<i>D. subobscura</i>	<i>D. pavani</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. pavani</i>
10	90	7,0	59,7
50	50	33,8	57,2
90	10	51,6	72,0
100	-	53,1	-
-	100	-	48,7
		$X^2_3 = 122,0$	$X^2_3 = 36,6$
<i>D. subobscura</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. simulans</i>
10	90	35,0	60,2
50	50	26,2	50,2
90	10	45,3	60,0
100	-	53,1	-
-	100	-	63,4
		$X^2_3 = 101,7$	$X^2_3 = 24,5$

cura, estudios previos (Budnik y Brncic 1983; Budnik y Cifuentes, 1989) encontraron que catabolitos larvales de *D. simulans* y *D. pavani* disminuían significativamente su viabilidad. Desafortunadamente, aún no se dispone de datos sobre el efecto de los catabolitos de *D. subobscura* sobre la viabilidad de *D. simulans* y *D. pavani*.

Experimentos anteriores mostraron que *D. subobscura*, en condiciones bi y triespecíficas, y en competencia seriada con *D. pavani* y *D. simulans*, mostró ser una mala competidora. (Benado y Budnik, 1995; Budnik *et al.*, 1997). Los presentes experimentos señalan una vez más el mismo resultado, pero éste varía según sea la proporción inicial de cada especie competidora.

En experimentos en los que varía la densidad larval, se ha encontrado efectos muy significativos sobre la viabilidad preadulta cuando las frecuencias larvales eran altas, y también sobre el tiempo de desarrollo, pero con densidades bajas e intermedias (Barker y Podger, 1970). Esto lo podemos apreciar en las respuestas de *D. simulans*. En experimentos anteriores *D. subobscura* no interfirió la viabilidad de *D. simulans*, pero ahora al variar las densidades competitivas, su viabilidad disminuye (Budnik y Brncic, 1983; Budnik *et al.*, 1997).

El tiempo de desarrollo huevo-adulto se alarga en *D. subobscura* cuando compite con *D. pavani* y con *D. simulans*, mientras que el de *D. pavani* y *D. simulans* se acorta. Según Santos *et al.*, (1992, 1994,

1977), Sevenster y Van Alphen, (1993) y Partridge y Fowler (1993), en *Drosophila*, un período de desarrollo corto aumenta la habilidad competitiva de una especie, puesto que sus larvas pueden completar más rápidamente su desarrollo antes que los recursos se agoten.

Las evidencias disponibles indican que la habilidad competitiva puede variar en la medida que las proporciones de las dos especies cambien. Según De Benedictis (1977), en general la competencia es dependiente de la frecuencia. Por otra parte, Wallace (1974), afirma que la selección dependiente de la frecuencia es la evidencia que se necesita para demostrar que dos especies no compiten igualmente por recursos idénticos. Esto significa que el concepto de competencia dependiente de la frecuencia está abierto a una intensa investigación.

Algunas consecuencias evolutivas que podría acarrear la competencia, son la exclusión de una especie por otra, la diversificación de hábitats, el desplazamiento de caracteres y la selección de genotipos con mayor habilidad competitiva. Por estas razones, es difícil la observación de interacciones competitivas en la naturaleza, ya que las especies, en general, se han adaptado para evitarlas. Sin embargo, Atkinson (1979), dio cuenta de competencia interespecífica en condiciones naturales al estudiar la emergencia de adultos obtenida en frutas fermentadas en un mercado hortofrutícola. Nunney (1990) también señaló que en el interior de naranjas individuales actuaba

TABLA 2

TIEMPO DE DESARROLLO HUEVO-ADULTO (EN DÍAS)  $X \pm$  E.S. DE *D. SUBOBSCURA*, *D. SIMULANS* Y *D. PAVANI* BAJO CONDICIONES DE COMPETENCIA INTERESPECÍFICA CON DIFERENTES NÚMEROS INICIALES DE HUEVOS. TIEMPO DE DESARROLLO SE EXPRESA COMO EL PROMEDIO (X) EN BASE A LOS 10 TUBOS.

N° de huevos x tubo		Tiempo de desarrollo en días	
		$X \pm$ e.s.	$X \pm$ e.s.
<i>D. subobscura</i>	<i>D. pavani</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. pavani</i>
10	90	26,7 $\pm$ 0,89	29,4 $\pm$ 0,14
50	50	27,9 $\pm$ 0,23	31,9 $\pm$ 0,30
90	10	26,6 $\pm$ 0,12	31,9 $\pm$ 0,42
100	—	25,4 $\pm$ 0,10	—
—	100	—	34,2 $\pm$ 0,25
<i>D. subobscura</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. simulans</i>
10	90	30,3 $\pm$ 0,53	23,8 $\pm$ 0,08
50	50	25,7 $\pm$ 0,15	22,6 $\pm$ 0,07
90	10	25,7 $\pm$ 0,08	22,7 $\pm$ 0,11
100	—	25,4 $\pm$ 0,10	—
—	100	—	26,0 $\pm$ 0,08

TABLA 3

ANÁLISIS DE VARIANZA DEL TIEMPO DE DESARROLLO HUEVO-ADULTO DE *D. SUBOBSCURA*, *D. SIMULANS* Y *D. PAVANI* EN CONDICIONES DE COMPETENCIA INTERESPECÍFICA CON DIFERENTES DENSIDADES INICIALES DE HUEVOS.

Experimento	Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F
<i>D. subobscura</i> / <i>D. pavani</i>	densidad	3	895,6	298,5	46,5
	error	1168	7493,9	6,4	
<i>D. subobscura</i> / <i>D. simulans</i>	densidad	3	804,7	268,2	60,8
	error	1101	4860,6	4,4	
<i>D. pavani</i> / <i>D. subobscura</i>	densidad	3	5841,2	1947,1	94,7
	error	1375	28285,7	20,6	
<i>D. simulans</i> / <i>D. subobscura</i>	densidad	3	2885,7	961,9	327,1
	error	1483	4361,2	2,9	

F<sub>3</sub>°, m 2.6; p | 0,05

la competencia al disminuir el número de imagos emergidos.

Cabe destacar que Brncic (1987), en observaciones de comunidades de *Drosophila* en una zona rural de Santiago en Chile Central, mostró evidencias que señalan que *D. subobscura* estaba en desventaja competitiva con otras especies que ovipositan en las mismas frutas fermentadas naturalmente. Incluso, sugiere que *D. subobscura* en condiciones naturales estaría sujeta a interacciones competitivas preadultas como las señaladas en el presente trabajo.

Dado que las especies de *Drosophila* tienen tendencia a ovipositar en forma gregaria, situación demostrada tanto en condiciones experimentales (Del Solar y Palomino, 1966) como en observaciones naturales (Brncic, 1987), lo más probable es que los huevos aportados por las diferentes especies en un mismo sitio de crianza estén en proporciones diferentes, influyendo en el éxito de las especies en competencia.

Los experimentos descritos tanto en éste como en trabajos anteriores, no son totalmente representativos de la compleja realidad prevalente en la naturaleza; ellos demuestran que la competencia por recursos puede ocurrir. La importancia relativa de este tipo de interacciones en ambientes naturales debe esperar futuras investigaciones.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Profesora Dra. Susi Koref-Santibáñez por su valiosa contribución en la revisión de este manuscrito, al Sr. Enrique Zárate por su colaboración técnica y a

la Sra. Natacha Salgado por sus servicios secretariales. Además, agradecemos a los revisores anónimos sus sugerencias y la acuciosidad de su trabajo.

#### REFERENCIAS

- ATKINSON, W.D., 1979. A field investigation of larval competition in domestic *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* 48: 91-102.
- BARKER, J.S.F., 1983. Interspecific competition. In: M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson (Eds.). *The genetic and Biology of Drosophila*. 286-341. Vol. 3c. Academic Press Inc., London
- BARKER, J.S. & R.N. PODGER, 1970. Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*: Effects of larval density on viability development period and adult body weight. *Ecology* 51: 170-189
- BENADO, M. & D. BRNCIC, 1994. An eight year phenological study of a local drosophilid community in Central Chile. *J. Zool. Syst. Evolut.-forsch.* 32: 51-63.
- BENADO, M. & M. BUDNIK, 1995. Serial transfer competition experiments between *Drosophila simulans*, *D. subobscura* and *D. pavani* from La Florida in Central Chile. *Evolución Biológica Vol. VIII & IX*: 157-175.
- BIERBAUM, T.J., L.D. MUELLER & F.J. AYALA, 1989. Density-dependent life history evolution in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 43: 382-392.
- BIRCH, L.C. 1957. The meaning of competition. *American Naturalist*. 91: 5-18.
- BOTELLA, L.M., A. MOYA, M.C. GONZÁLEZ, & J.L. MENSUA. 1995. Larval stop, delayed development and survival in overcrowded cultures of *Drosophila melanogaster*: Effect of urea and uric acid. *J. of Insect Physiology*, 31: 179-185.
- BRNCIC, D. 1987. Coexistencia de diferentes especies de *Drosophila* en frutas fermentadas naturalmente. *Medio Ambiente*. 8: 3-9.
- BRNCIC, D. & M. BUDNIK, 1980. Colonization of *Drosophila subobscura* Collin in Chile. *Drosophila Info. Serv.* 55: 20.
- BRNCIC, D. & M. BUDNIK, 1987. Some interactions of the colonizing species *Drosophila subobscura* with local *Drosophila* fauna in Chile. *Genet. Ibér.* 39: 249-267.

- BRNCIC, D., M. BUDNIK, & R. GUÍNEZ. 1985. An analysis of a *Drosophilidae* community in Central Chile during a three year period. *Z. F. zool. Syst. Evolut-forsch* 23: 90-100.
- BUDNIK, M. 1980. Alteration of the preadult viability induced by larval metabolic wastes in different species of *Drosophila*. *Ciencia e Cultura* 32(10): 1391-1394.
- BUDNIK, M. & D. BRNCIC. 1972. The effects of intraspecific and interspecific larval competition on viability, development rate and chromosomal polymorphism in *Drosophila pavani*. *Genetika (Yugoslavia)* 4: 281-285.
- BUDNIK, M. & D. BRNCIC. 1974. Preadult competition between *Drosophila pavani* and *Drosophila simulans*, and *Drosophila willistoni*. *Ecology (USA)* 55: 654-661.
- BUDNIK, M. & D. BRNCIC. 1976. Effects of larval biotic residues on viability in four species of *Drosophila*. *Evolution* 29: 777-780.
- BUDNIK, M. & D. BRNCIC. 1982. Colonización de *Drosophila subobscura* Collin en Chile. *Actas V Congr. Latinoam. Genética*. 177-188.
- BUDNIK, M. & D. BRNCIC. 1983. Preadult competition between colonizing populations of *Drosophila subobscura* and established population of *D. simulans* in Chile. *Oecologia (Berlin)* 58: 137-140.
- BUDNIK, M. & L. CIFUENTES, 1989. Larval interactions between a colonizing population of *Drosophila subobscura* and three established species of *Drosophila* in Chile. *Brazil J. Genetics* 12: 499-504.
- BUDNIK, M., & GAJARDO, G. 1981. Mechanical facilitation on preadult viability of *Drosophila pavani*. *Rev. Brasil. Genet.* 4: 513-524.
- BUDNIK, M., M. BENADO & L. CIFUENTES. 1997. Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile: Experimental preadult competition with local species under bi- and tri-specific conditions. *Netherlands Journal of Zoology* 47(2): 133-141.
- DAWOOD, H.M. & H.W. STRICKBERGER, 1969. The effects of larval interactions on viability in *Drosophila melanogaster*. III Effects of biotic residues. *Genetics* 63: 213-220.
- DE BENEDICTIS, P.A. 1977. The meaning and measurement of frequency-dependent viabilities. *Amer. Nat.* 110: 1013-1027.
- DE MIRANDA, J.R. & P. EGGLESTON. 1988a. Larval competition in *Drosophila melanogaster* I. Estimation of larval growth parameters. *Heredity* 60: 205-212.
- DE MIRANDA, J.R. & P. EGGLESTON. 1988b. Larval competition in *Drosophila melanogaster* II. Comparing biological and competitive parameters. *Heredity* 60: 213-219.
- DEL SOLAR, E. & H. PALOMINO. 1966. Choice of oviposition on *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* 100: 127-133.
- MUELLER, L.D. 1988. Evolution of competitive ability in *Drosophila* by density-dependent natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 85: 4383-4386.
- MUELLER, L.D. 1995. Adaptation and density-dependent natural selection. pp. 222-238 in L. Levine, ed. *Genetics of natural populations: The continuing importance of Theodosius Dobzhansky*. Columbia Univ. Press, New York.
- NUNNEY, L. 1990. *Drosophila* on oranges: colonization, competition and coexistence. *Ecology* 71: 1904-1905.
- PARK, T. 1954. Beetles, competition and populations. *Science* 138: 1369-1375.
- PARTRIDGE, L. & K. FOWLER, 1993. Direct and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 46:76-91.
- RICCI, M. & M. BUDNIK 1984. Influence of temperature density and interspecific competition on the preadult development of Chilean population of *Drosophila subobscura* and *Drosophila immigrans*. *Brasil J. Genetics* VII: 255-265.
- ROPER, C., P. PIGNATELLI & L. PATRIDGE. 1996. Evolutionary responses of *Drosophila melanogaster* life history to differences in larval density. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 609-622.
- SANTOS, M., A. RUIZ, J.E. QUEZADA-DÍAZ, A. BARBADILLA & A. FONTDEVILA. 1992. On the use of tester stocks to predict the competitive ability of genotypes. *Heredity* 69: 489-495.
- SANTOS, M., K. FOWLER & L. PATRIDGE. 1994. Gene-environment interaction for body size and larval density in *Drosophila melanogaster*: An investigation of effects of development time, thorax length and adult sex ratio. *Heredity* 72: 515-521.
- SANTOS, M., D.J. BORASH, A. YOSHI, N. BOUNLUTAY & L.D. MUELLER. 1997. Density-dependent natural selection in *Drosophila*: Evolution of growth rate and body size. *Evolution* 5(12): 420-432.
- SEVENSTER, J.G. & J.J.M. VAN ALPHEN. 1993. A life history trade-off in *Drosophila* species and community structure in variable environments. *J. Anim. Ecol.* 62: 720-736.
- SGRÒ, M.C. & L. PARTRIDGE. 2000. Evolutionary responses of the life history of wild-caught *Drosophila melanogaster* two standard methods of laboratory culture. *The Am. Nat.* 156 (4): 341-353.
- SHORROCKS, B. & J.G. SEVENSTER. 1995. Explaining local species diversity. *Proc. R. Soc. Lond.* B260: 305-309.
- STRONG, D.R., J.L. LAWTON & T.R. SOUTHWOOD, 1984. *Insects on plants*. Harvard. Cambridge, Mass.
- WALLACE, B. 1974. Studies on intra- and inter-specific competition in *Drosophila*. *Ecology* 55: 227-244.
- WEISBROT, D.R. 1966. Genotypic interactions among competing strains and species of *Drosophila*. *Genetics* 53: 427-435.