

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
" ANTONIO NARRO "**

**ANALISIS DE CRUZAS DIALELICAS ENTRE DOS POBLACIONES
DE Drosophila melanogaster**

LUIS ANGEL MUÑOZ ROMERO

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO
ACADEMICO DE**

MAESTRO EN CIENCIAS

ESPECIALIDAD FITOMEJORAMIENTO

Buenavista, Saltillo, Coahuila

1 9 7 6

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
"ANTONIO NARRO"



BIBLIOTECA
EGIDIO G. REBONATO
BANCO DE TESIS
U.A.A.A.N.

ANALISIS DE CRUZAS DIALELICAS ENTRE DOS POBLACIONES DE

Drosophila melanogaster

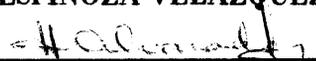
APROBADO POR EL COMITE PARTICULAR
DE INVESTIGACION DE

T E S I S



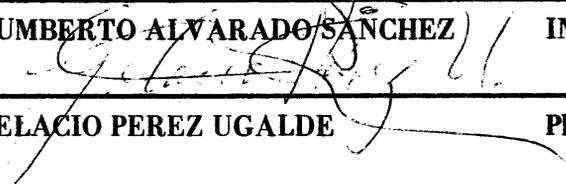
JOSE ESPINOZA VELAZQUEZ

ING. M.C.



HUMBERTO ALVARADO SANCHEZ

ING. M.C.



GELACIO PEREZ UGALDE

Ph. D.

Buenavista, Saltillo, Coah.

Noviembre 1976

D E D I C A T O R I A

Con amor a mi Esposa:

GLORIA SIRIA

Con cariño a mis hijos:

LUIS ANGEL, ULISES OMAR, ?

A mis padres a quien quiero y respeto:

LILIA Y EDUARDO

A mis Hermanas

A mis Suegros

A G R A D E C I M I E N T O

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su valiosa ayuda económica que hizo posible la realización de mis estudios.

Al Patronato para la Investigación y Experimentación Agrícola del Estado de Sonora por su apreciable apoyo para llevar adelante mis propósitos.

Al Insitituto Nacional de Investigaciones Agrícolas por el apoyo que me brindó durante mi estancia en la U.A.A.A.N.

Un especial agradecimiento al Ing. José Espinoza Velázquez por su desinteresada ayuda y valiosa orientación, para la culminación de este trabajo.

A todos mis maestros.

Al personal de Laboratorio de Drosophila de la U.A.A.A.N

A mis amigos y compañeros.

A MI ALMA MATER.

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
" ANTONIO NARRO "**

**ANALISIS DE CRUZAS DIALELICAS ENTRE DOS POBLACIONES
DE Drosophila melanogaster**

T E S I S

DE MAESTRO EN CIENCIAS

LUIS ANGEL MUÑOZ ROMERO

Buenavista, Saltillo, Coahuila

MEXICO

Noviembre de 1976

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
" ANTONIO NARRO "**

**ANALISIS DE CRUZAS DIALELICAS ENTRE DOS POBLACIONES
DE Drosophila melanogaster**

LUIS ANGEL MUÑOZ ROMERO

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO
ACADEMICO DE**

MAESTRO EN CIENCIAS

ESPECIALIDAD FITOMEJORAMIENTO

Buenavista, Saltillo, Coahuila

1 9 7 6

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
"ANTONIO NARRO"



BIBLIOTECA
EGIDIO G. REBONATO
BANCO DE TESIS
U.A.A.A.N.

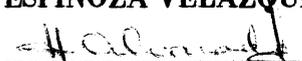
ANALISIS DE CRUZAS DIALELICAS ENTRE DOS POBLACIONES DE
Drosophila melanogaster

APROBADO POR EL COMITE PARTICULAR
DE INVESTIGACION DE

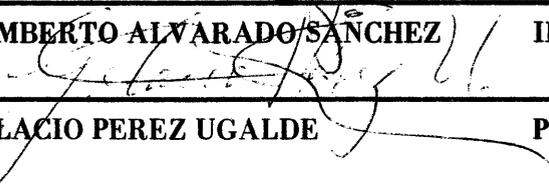
T E S I S



JOSE ESPINOZA VELAZQUEZ ING. M.C.



HUMBERTO ALVARADO SANCHEZ ING. M.C.



GELACIO PEREZ UGALDE Ph. D.

Buenavista, Saltillo, Coah.

Noviembre 1976

D E D I C A T O R I A

Con amor a mi Esposa:

GLORIA SIRIA

Con cariño a mis hijos:

LUIS ANGEL, ULISES OMAR, ?

A mis padres a quien quiero y respeto:

LILIA Y EDUARDO

À mis Hermanas

A mis Suegros

A G R A D E C I M I E N T O

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su valiosa ayuda económica que hizo posible la realización de mis estudios.

Al Patronato para la Investigación y Experimentación Agrícola del Estado de Sonora por su apreciable apoyo para llevar adelante mis propósitos.

Al Insitituto Nacional de Investigaciones Agrícolas por el apoyo que me brindó durante mi estancia en la U.A.A.A.N.

Un especial agradecimiento al Ing. José Espinoza Velázquez por su desinteresada ayuda y valiosa orientación, para la culminación de este trabajo.

A todos mis maestros.

Al personal de Laboratorio de Drosophila de la U.A.A.A.N

A mis amigos y compañeros.

A MI ALMA MATER.

LISTA DE GRAFICAS Y CUADROS

	Página
Técnica propuesta por Wallace para aislar un Cromo- soma portador de genes letales (Cr. II) - - - - -	19
Cuadro No.1 Proporción de moscas encontradas en las- diferentes categorías de viabilidad. - -	27
Cuadro No.2 Porcentajes de hembras y machos por re-- petición. - - - - -	27
Gráfica No.1 Porcentajes acumulados de hembras y ma-- chos. - - - - -	28
Cuadro No.3 Análisis de varianza general. - - - - -	29
Gráfica No.2 Velocidad de desarrollo en porcentajes-- acumulados de individuos portadores de - letales en posición trans. - - - - -	30
Gráfica No.3 Frecuencias de individuos de fenotipo sil- vestre de acuerdo a la edad de los proge- nitores. - - - - -	31
Cuadro No.4 Análisis de varianza, Diseño 4 de - - - Griffing. - - - - -	32
Cuadro No.5 Estima de los efectos de A C G. - - - - -	33
Cuadro No.6 Estima de los efectos de A C E. - - - - -	34
Cuadro No.7 Estima de las varianzas asociadas a cada progenitor. - - - - -	36

I N D I C E

	Página
LISTA DE GRAFICAS Y CUADROS - - - - -	E
RESUMEN - - - - -	1
INTRODUCCION - - - - -	3
REVISION DE LITERATURA- - - - -	6
MATERIALES Y METODOS- - - - -	19
RESULTADOS - - - - -	25
DISCUSION - - - - -	37
CONCLUSIONES - - - - -	45
SUGERENCIAS - - - - -	47
BIBLIOGRAFIA - - - - -	49
APENDICE I - - - - -	55
APENDICE II - - - - -	57

R E S U M E N

En el laboratorio de Drosophila de la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro", se llevó a cabo un experimento de cruza dialélicas entre líneas derivadas de dos poblaciones de Drosophila melanogaster con la finalidad de conocer el efecto que los genes letales tienen sobre algunos -- componentes del valor adaptativo de sus portadores heterocigotes. Existen dos teorías al respecto: la teoría clásica -- que supone que los efectos son neutros o perjudiciales, y -- la teoría del Balance que sugiere que los genes recesivos -- tienen efectos heteróticos sobre sus portadores heterocigotes.

Los resultados experimentales indicaron ausencia de -- alelismo; el 5.23% mostró efectos detrimentales ya que el -- número de moscas silvestres observado fué menor que el -- esperado, el 20.62% mostró efectos heteróticos y el resto -- fueron neutrales (74.15%). Se evaluó además la velocidad de -- desarrollo haciendo determinaciones de productividad a los -- 10, 12, 14 y 16 días después de la oviposición, encontrándose -- se que el comportamiento de las diferentes categorías es -- distinto, teniendo una velocidad de desarrollo más lenta -- las del grupo subvital y normal. Se efectuaron conteos por -- repetición en los cuales existían una diferencia de edad de

dos días entre ellas, se determinó la productividad por --- repetición y se encontró que la I repetición produjo significativamente menos moscas que las otras dos, diferentes resultados encontró Sánchez (1973) y eso se debió a que no -- sólo la edad de los progenitores, sino también las condiciones ambientales influyen en este carácter.

Se probó la A C G y A C E mediante el diseño 4 de - - Griffing para cruzas dialélicas, y se encontró diferencia - altamente significativa con respecto a valores de "F", siendo 8 de ellas las de mayor A C G, se procedió a comparar su valor a la de las varianzas asociadas de A C E y se encontró que el verdadero valor de la aptitud combinatoria de cada - línea depende de su habilidad para combinar bien con el resto, ya que los altos valores de A C G puede depender de que unas líneas combinen bien; pero en otras las combinaciones tienen valores muy por debajo de lo esperado, no transmitiendo uniformemente su característica a todas sus F1's. La línea 12 mostró los más altos valores de varianza para A C G y A C E.

Dado que algunos de nuestros resultados difieren a los obtenidos por otros investigadores, se sugiere que en trabajos futuros se tenga un perfecto control del ambiente (Humedad, temperatura, alimento, etc.), ya que se consideró que estos factores tuvieron influencia decisiva en los resultados obtenidos, y que a menudo pueden modificar el comportamiento de los letales en sus portadores heterocigotes.

I N T R O D U C C I O N

El estudio de las pruebas de alélismo puede ser de amplia utilidad tanto práctica como teórica para tratar de dilucidar el problema de la evolución de las poblaciones naturales; ya que con ellos se puede observar la importancia que juega la interacción de genes letales sobre algunos componentes del valor adaptativo, así como la razón de su persistencia o eliminación de una población.

El estudio de las mutaciones (naturales e inducidas) - dentro de la genética de poblaciones, ha ocupado una posición clave para tratar de explicar el origen y mantenimiento de las variaciones genéticas en todas las especies de reproducción sexual; se ha demostrado que los genes recesivos, por regla general, causan efectos deletéreos sobre sus portadores en estado homocigótico; sin embargo, los numerosos estudios realizados sobre el efecto que tales letales tienen sobre sus portadores heterocigotes no ha sido aclarado aún, unos autores opinan que sus efectos son neutrales sobre algunos componentes del valor adaptativo (Wallace, 1941), - - otros opinan que sus efectos son detrimentales (Murata y Tobarí, 1973), y otros más que apoyan la hipótesis de que los portadores heterocigotes favorecen algunos componentes del valor adaptativo (Tano, 1971).

Es importante hacer notar que el cúmulo de información

obtenida acerca de los efectos que sobre algunos componentes del valor adaptativo tienen los portadores heterocigotes de genes letales, ha traído como consecuencia serias contradicciones, debido quizá al enfoque que sobre un problema en particular se le dan a los trabajos de investigación, a la técnica usada, o al origen de los mutantes en estudio.

Rocha (1976) y Sánchez (1973) sugieren la realización de pruebas de alelismo entre letales provenientes de regiones geográficas diferentes, para observar si se trata de los mismos genes que en homocigosis presentan efectos deletéreos, ya que Wallace (1966) reconoce que la frecuencia de alelismo entre dos poblaciones depende del parentesco genético y lo de la distancia que los separa. Ya se ha detectado alelismo intrapoblacional (Espinosa, sin publicar) tanto en la población Saltillo como Jalapa. Por lo tanto el propósito del presente trabajo es tratar de observar, de acuerdo con las sugerencias anteriores, la presencia o ausencia de alelismo interpoblacional, y el efecto de los genes letales no alélicos (posición trans.) sobre dos componentes del valor adaptativo; como son, velocidad de desarrollo y productividad.

La premisa de que se parte es de que los genes deletéreos que portan las dos poblaciones son los mismos, y además, que los efectos que los letales tienen sobre sus portadores heterocigotes son neutros, es decir, sin ninguna influencia

sobre algunos componentes del valor adaptativo.

Los genes letales en estudio son naturales o espontáneos, localizados en el cromosoma II de Drosophila melanogaster, y aislados mediante la técnica de Wallace (1951), en las dos poblaciones en estudio, Saltillo y Jalapa.

REVISION DE LITERATURA

Existen diversos estudios del efecto que sobre algunos componentes del valor adaptativo tienen los genes recesivos letales; la mayoría de los trabajos realizados con la mosca del vinagre (Drosophila melanogaster).

Se mencionan dos tesis que tratan de explicar satisfactoriamente el efecto que los genes letales tienen sobre algunos componentes del valor adaptativo; Dobzhansky (1960), - - Wallace (1959), sustentan "La teoría del Balance" que asume que la mayoría de los genes letales en condición heterocigótica muestran una ligera heterosis o son de efectos neutrales; pero que bajo homocigosis son deletéreos, y "La teoría clásica", (Kitagawa 1967) sostiene que los genes mutantes -- disminuyen el valor adaptativo en condición tanto homocigótica como heterocigótica.

Masing (1938-1959), encontró que algunos genes recesivos letales detectados en poblaciones naturales de D. melanogaster tuvieron efectos heteróticos, Wallace (1941) afirma que -- no encontró evidencia de ninguna pérdida de viabilidad en -- portadores heterocigotes de cromosomas letales, semiletal y subvital.

Berg (1942) consideró que los genes letales en poblaciones naturales de D. melanogaster son completamente recesivos

y causantes de algunos efectos detrimentales sobre los componentes del valor adaptativo de sus portadores; Dubinin (1946) discute que los trabajos en que Berg se basó pudieron haber sido sobre un problema particular lo que no le permitió una visión más amplia de los efectos y naturaleza de los mutantes; Hiraizumi y Crow (1960) concluyen de sus trabajos que los efectos que los genes letales tienen sobre sus portadores heterocigotes son considerados en la mayoría de los casos de efectos neutros, o bien detrimentales.

En otros estudios realizados, se ha intentado determinar la influencia de los mutantes en interacción con el valor adaptativo de sus portadores; Kitagawa (1967), concluye de sus trabajos, que el valor adaptativo de un cromosoma alcanza su máximo dentro de su propio complemento genético; y por otra parte que los efectos deletéreos son cada vez mayores cuando el complemento es homocigote o de otro origen; sin embargo los resultados obtenidos por Tano (1971), muestran que algunos letales tuvieron efectos heteróticos en el complemento genético homocigote, debido a una alta fecundidad; estos resultados inducen a pensar que algunos genes tienen diferente comportamiento; es decir, que sus efectos pueden ser diferentes para cada mutante. Dobzhansky y Spassky (1968) trabajando con D. pseudoobscura encontraron que la viabilidad de heterocigotes letales y heterocigotes normales variaba dentro de ciertos límites, y esto dependía del complemento genético total

sobre el cual los efectos heteróticos de los letales fueron portados, Ytterborn (1968) en sus trabajos realizados con D. melanogaster sobre letales inducidos, encontró que la mayoría de éstos disminuían el valor adaptativo de sus portadores heterocigotes, y que aquellos que mostraban sobredominancia la perdían más tarde, debido quizá a cambios en los complementos genéticos de población después de varias generaciones de apareamiento aleatorio; el mismo Ytterborn (1971), estudiando la persistencia y comportamiento de un letal en interacción con tres complementos genéticos diferentes, encontró que el complemento genético donde había sido mantenido mostraba sobredominancia, pero que fué perjudicial en los otros dos complementos extraños, atribuyendo este comportamiento a que los diferentes genotipos estaban adaptados a sus complementos genéticos, y/o a los diferentes grados de heterocigosis de las pilas genéticas; Oshima y Watanabe (1968) estudiando la frecuencia de cromosomas II portadores de genes letales en dos poblaciones naturales de Japón, encontraron que los cromosomas portadores de letales no mostraron cambios en un complemento genético extraído de la población natural, concluyendo que la frecuencia de cromosomas que portaban genes perjudiciales podían ser influenciados por el complemento genético de la línea con que se efectuaron las cruas.

Algunos autores sugieren que existen ciertos mecanismos que ayudan a que los organismos tengan un mejor valor adapta

tivo; Sweet y Spiess (1962) realizaron un estudio para determinar la esterilidad de una población de D. melanogaster, donde midieron la esterilidad y fertilidad en función del número de descendientes; encontraron que los factores de esterilidad existían en una frecuencia de 4.5%, y que uno de los factores pareció conferir mejoramiento en la viabilidad de los heterocigotes; dado que los factores de esterilidad se mantienen en frecuencias altas, cabe esperar que los heterocigotes portadores de letales posean una ventaja adaptativa mejor; y de ésta manera contribuir al balance de la carga de la población por selección en contra de esterilidad y baja viabilidad; Watanabe (1966) sugiere que la productividad pudiera ser un mecanismo eficiente para el mantenimiento de genes letales en la población, basando su hipótesis en un trabajo efectuado en D. melanogaster, donde comparó la viabilidad de heterocigotes normales (Cy/N) contra la de los heterocigotes letales (Cy/letal); encontrando que se produjeron significativamente más moscas por heterocigotes letales que normales, aún cuando variara la edad de los progenitores; Salceda (1971) señala que poblaciones con baja viabilidad necesitan tener altos valores de fecundidad y fertilidad para sobrevivir.

Temin (1966) reporta asociación de esterilidad con baja viabilidad; sus datos indican que la baja viabilidad estuvo asociada con la esterilidad de los machos, lo que sugiere que algunos genes que controlan la productividad de los machos, -

deben o pudieran ser los mismos genes que están controlando la viabilidad; Oshima y Watanabe (1973), en sus estudios sobre la correlación entre productividad y viabilidad muestran que por el contrario a la opinión de Temin, la baja viabilidad estuvo más bien asociada a la esterilidad de las hembras.

Mukai et-al (1965), postulan la hipótesis conocida como Heterocigosis, de acuerdo a la cual la viabilidad de los heterocigotes letales aumenta hasta llegar a un nivel óptimo - a partir del cual dicha viabilidad tiende a disminuir conforme aumenta el número de loci letales por cigote; esto es, que sobrepasan el nivel óptimo de heterocigosis, donde además puede existir un efecto en la posición de los letales (cis ó - - trans) en ambos cromosomas homólogos, con resultados diferentes; Mukai y Yamasaki (1968) encontraron que el número de mutantes ligados con los cuales la viabilidad alcanza su nivel-óptimo de sobredominancia, es de once; a partir del cual comienza a disminuir, lo que hace suponer que ésta rara vez se presenta en poblaciones naturales debido quizá a que el número de letales siempre está por arriba del nivel óptimo de heterocigosis.

Aún cuando no existe una evidencia de peso para tomar un sesgo hacia el apoyo de cualesquiera de las teorías "La clásica y la del Balance" el cúmulo de información obtenida sobre el efecto benéfico que los genes letales tienen sobre el valor

adaptativo de sus portadores heterocigotes, se ve favorecido en el sentido de que el complemento genético total sobre el cual los efectos heteróticos de los letales son probados (Dobzhansky y Spassky, 1968) sí como al nivel óptimo de heterocigosis que puede soportar una población cualquiera. (Mukai et-al, 1965).

Varios autores encontraron que las condiciones ambientales tienen una marcada influencia sobre los efectos de los individuos portadores de genes letales, Bradshaw (1965), muestra en sus estudios realizados, que el medio ambiente puede no solamente tener un profundo efecto sobre los procesos evolutivos; sino que además puede tener influencia directa en la estructura de las poblaciones; Band (1963) menciona que la carga genética de una población puede ser alterada por el cambio de temperatura en las estaciones dentro de un mismo año, y de un año a otro.

De acuerdo con lo expuesto, se presume que los mutantes tienen una clara interacción, no solo con el complemento genético sino también con las condiciones ambientales en las cuales se desarrollan los individuos portadores de letales; Kosuda et-al (1969) reportan que la frecuencia de machos estériles en Drosophila melanogaster, se incrementó de 14% a 18% en principios de invierno en Katsuma y Grenobles, demostrando que la frecuencia de esterilidad varía con la temperatura.

tura; estos resultados corroboran que ciertas condiciones ambientales como, temperatura, humedad, alimentación, etc; pueden tener marcada influencia sobre algunos componentes del valor adaptativo; pero también se menciona que depende a la vez del complemento genético. Band (1963) encontró comparando viabilidades de normal/normal, normal/deletéreo y deletéreo/deletéreo, que los heterocigotes D/D y N/D, mostraron la más alta viabilidad en un rango estrecho de temperatura fluctuante; y que los heterocigotes N/N mostraron un viabilidad más alta en un mayor rango; pero que a temperatura constante los D/D muestran la más alta viabilidad.

Algunos otros letales sensibles a temperatura han sido reportados. Susuki y Procunier (1968) reportaron dos letales-dominantes sensibles a temperatura, reconocidos en los cromosomas II y III de D. melanogaster, los cuales en condición heterocigótica causan la muerte a 29°C, pero son completamente viables a temperaturas de 22°C; Rizki (1955), encontró que el factor recesivo 2WB, es un letal a temperatura de 25°C, el cual a temperaturas más bajas pierde su condición de letalidad, produciendo fenotipos completamente viables que puedan ser reconocidos por alas recortadas; por otra parte se ha demostrado la supervivencia de estos mismos fenotipos aún a temperaturas de 25°C, pero esto es debido a su combinación con genotipos silvestres atribuyéndoseles la acción de modificadores de viabilidad; de esta forma se pone de manifiesto la interacción antes mencionada mutante-ambiente-complemento genético.

En términos generales podemos decir que todas las poblaciones en estudio, no llevan el mismo número de letales en sus cromosomas, ya que esto no es una situación casual, sino que en cierta medida está controlada por el medio; Allen (1969), estudiando la viabilidad de los cromosomas II y III en sus poblaciones de D. melanogaster encontró que existen diferencias significativas en el contenido de letales de dichos cromosomas, concluyendo que es debido a la presencia de algunos mecanismos de selección natural, que bajo ciertas condiciones ambientales dadas controlan dicha frecuencia.

Hasta aquí sólo se ha analizado el efecto que las condiciones ambientales ejercen sobre los portadores de genes deletéreos; sin embargo existen otros factores que tienen influencia directa sobre los componentes del valor adaptativo como es el origen genético de los mutantes, y el complemento genético.

Es importante considerar el origen de los mutantes, ya que la permanencia de la carga genética de las poblaciones depende de su origen; esto es, si los mutantes han sido inducidos o surgieron espontáneamente en la población; Carson (1963) y Dobzansky y Spassky (1968), concluyen que los mutantes inducidos por radiación, se pierden rápidamente cuando ésta cesa; ya que la carga genética en poblaciones que fueron irradiadas, fué elevada en relación con los testigos; ésta carga sin embargo desapareció en las primeras generaciones y en cambio los mutantes espontáneos pueden permanecer durante varias generacio-

nes donde sufren la selección hecha por el medio; por lo tanto las mutaciones inducidas no parecen proveer un importante origen de diversidad genética en poblaciones experimentales - donde no se permite que opere la selección natural.

Murata y Tobarí (1973), concluyen que los genes letales inducidos por radiación con considerables efectos deletéreos sobre la proporción de sus portadores heterocigotes, fueron - rápidamente eliminados de la población en generaciones tempranas.

Las pruebas de alelismo efectuadas entre genes letales inducidos fueron evidentemente deletéreos en condiciones homocigóticas.

Moll et-al (1965), intercruzaron poblaciones de cuatro -- diferentes regiones geográficas (dos de U.S.A., una de Puerto-Rico y otra de México), para observar la heterosis producida - entre materiales de diferente origen; los grados de diversidad genética entre las poblaciones fué inferido de un examen de -- las relaciones ancestrales y de la separación geográfica con - adaptación a diferentes medios. Los padres, las generaciones - F_1 y F_2 , fueron cultivadas en las cuatro regiones; los resultados indicaron que la heterosis se incrementó con el incremento en la divergencia, pero cuando ésta fué extrema las cruzas resultantes tuvieron un decrecimiento en heterosis; East y Wu -- (1939), y Johnson & Hayes (1940) ya habían aceptado que las cruz

zas realizadas entre progenitores más distantes, mostraban - mucho más heterosis que las cruzas entre progenitores cercanos.

Wallace (1966), en sus estudios sobre la relación que - existe entre la distancia geográfica y el alelismo de letales, encontró que el 80% de los 119 genomas estudiados en Drosophila melanogaster capturados en Bogotá, Colombia a distancias de 0.30, 60 y 90 mts., mostraron ser letales cuando se cruzaron - dentro de la misma distancia; sin embargo, cuando se aparearon entre distancias encontró que menos de la mitad del número esperado fueron considerados como alélicas, concluyendo que ésto es debido a que las frecuencias de alelismo decrecen linealmente conforme aumenta la distancia; estos resultados sugieren que el porcentaje de alelismo entre individuos portadores de letales, colectados en áreas cercanas, será considerablemente más alta que en aquellos portadores de letales separados por grandes distancias; es decir que el alelismo es más frecuente entre poblaciones cercanas que entre poblaciones lejanas; Crumpacker (1967), ha reconocido que aún cuando la presencia de letales y semiletalles pueden ser reducidos, la frecuencia de alelismo puede ser alta en pequeñas poblaciones y esto es debido al origen de la pila genética y/o a la endocría.

Minamori et-al (1943), concluyen por otra parte que el -- incremento en las frecuencias de letales y el decrecimiento en las frecuencias de alelismo, en D. melanogaster; se debieron a un incremento en el tamaño poblacional durante una década; don

de tal vez también influyó los cambios del medio producidos por el hombre; resultados similares reportaron Oshima y Choo (1972) en el sentido de que la frecuencia de letales y semi-letales incrementó en la medida que decreció la frecuencia de alelismo.

Existen casos en que algunos letales no pueden ser eliminados de una población, aún cuando se hace selección en contra, confiriendo características de gran importancia sobre la capacidad del valor adaptativo de las poblaciones en estudio; Oshima y Watanabe (1969) en experimentos realizados con D. melanogaster sobre la persistencia de algunos letales, sugieren que el no poderlos eliminar de la población, obedece a que se encuentran ligados con algunos complejos de genes; asociados con inversiones, en donde incluso influyen los rangos de temperatura; Dobzansky (1948) observó que determinados arreglos -- cromosómicos persistían virtud de las condiciones ambientales donde se desarrollarán las poblaciones como temperatura, humedad, altitud, etc; reportando además que la viabilidad de éstos mutantes persistentes fué superior o igual a la de los heterocigotes normales, lo que les confiere un mayor valor adaptativo.

Oshima y Watanabe (1968), confirmaron que seis clases de genes letales han persistido en una población con una frecuencia relativamente alta, dado que se encuentran ligados, y que

los probables efectos deletéreos de sus portadores heterocigotes quedarían ocultos por la acción de epistasis de un gene complejo del complemento genético; concluyendo que de hecho un letal puede persistir si está situado dentro de un -- complejo génico o bloque, Dawson (1968) encontró que el gen Thu en Trifolium confusum no pudo ser eliminado de la población, aún cuando se hizo selección en contra durante varias generaciones, aduciendo que los resultados obtenidos se debían a que ese mutante se encontraba en un bloque de genes; y que en estado heterocigótico confería un valor adaptativo más alto (desarrollo más rápido).

Wallace (1955) opina que cualquier mutación puede ser retenida dentro de una población; no porque sea favorable en condición de homocigosis, sino porque son favorables en sus portadores heterocigóticos que les confiere un mayor valor adaptativo para su persistencia; y que la mayoría de los mutantes encontrados dentro de cualquier población serán por lo común heteróticos dentro del sistema genético de esa población.

Las desviaciones en las proporciones 1:1 esperadas en los sexos puede deberse a factores que operan antes de la fertilización o subsecuente a ella, por lo cual cambian las proporciones de los sexos; en el segundo de los casos puede deberse a un gene letal recesivo ligado al sexo. La hipótesis más razonable se basa en la sugerencia de Peacock y Erickson (1965) de que

existen polos funcionales y no funcionales en espermatoцитos en anafase I, ellos opinan que los espermatozoides que se desarrollan en el polo no funcional, no desempeñan ningún papel en la fertilización, existe por lo tanto un mecanismo por el cual los cromosomas segregan preferencialmente a cualesquiera de los polos; resultando una desproporción en la progenie, -- esta hipótesis es similar a la sugerida por Novitski y Sandler (1957) que resulta con el fenómeno de la distorsión de la segregación (SD), que sugiere que la edad de los padres está relacionada en el cambio en la proporción de sexos; ya que los cromosomas "Y" tienen la tendencia de irse al polo funcional -- conforme incrementa la edad de los machos.

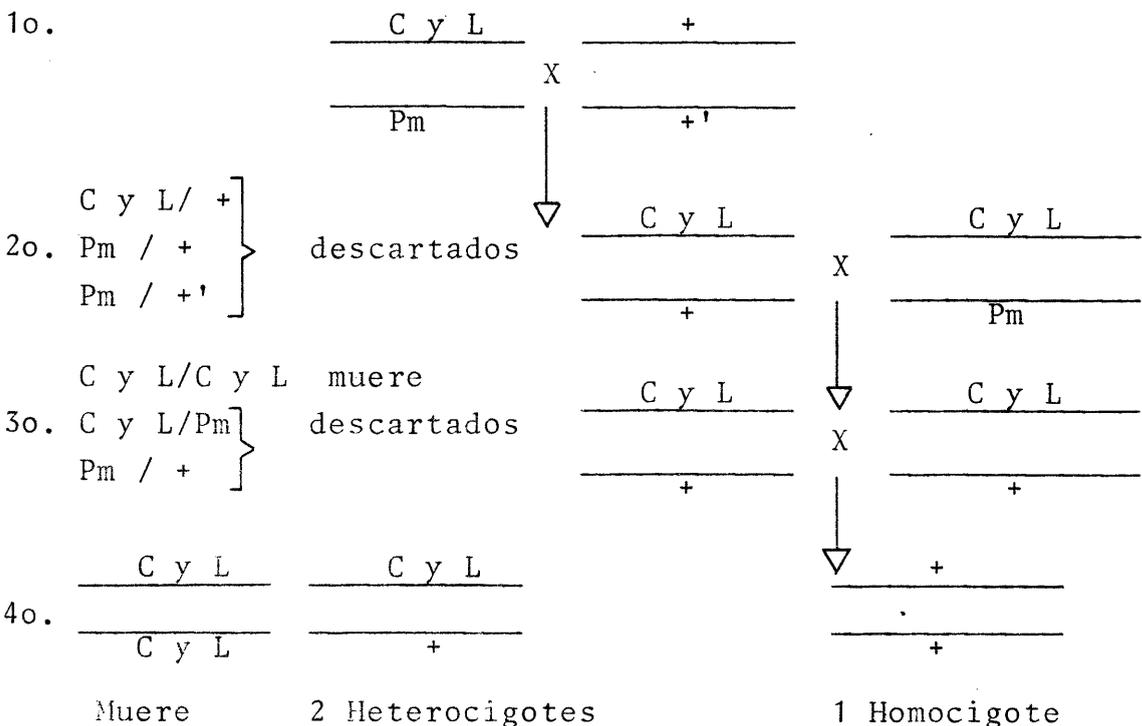
Yanders (1964) trabajó con D. melanogaster, y apareando machos de 1, 7 y 14 días de edad con hembras vírgenes encontró que la proporción de sexos en la progenie mostraba una tendencia hacia una mayor proporción de hembras conforme aumentaba la edad de los machos al tiempo del apareamiento; ésto sugiere una explicación satisfactoria a la hipótesis de Novitski y Sandler (1965).

MATERIALES Y METODOS

El presente trabajo de laboratorio se llevó a cabo del día 2 de Julio al 11 de Agosto de 1976. El material biológico utilizado fueron líneas derivadas de dos poblaciones de Drosophila melanogaster; 25 de Saltillo y 25 de Jalapa. La técnica usada para el aislamiento de las líneas es la descrita por -- Wallace (1951), en la cual se utilizaron marcadores de laboratorio que son los Curly Lode/Plum (C y L/Pm), para obtener finalmente las líneas heterocigóticas en condición de letalidad balanceada para cada par de cromosomas II.

La técnica utilizada para el aislamiento de líneas portadoras de genes letales es la que a continuación se indica:

Pasos:



TECNICA PROPUESTA POR WALLACE PARA AISLAR UN CROMOSOMA PORTA
DOR DE GENES LETALES (Cr II)

Con estas líneas así obtenidas, las cuales fueron porta
doras (cada una de ellas), de al menos un gene letal recesivo,
se procedió a hacer todos los cruzamientos posibles entre - -
ellos, utilizando como hembras las líneas derivadas de la po-
blación Saltillo y como machos las líneas obtenidas de la po-
blación Jalapa, utilizando para ello un diseño dialélico que
arrojó un total de 325 cruzas. En este trabajo no se efectua-
ron cruzas recíprocas.

Los cruzamientos se efectuaron siguiendo el presente es-
quema:

	C y L/li	X	C y L/Lj	
F ₁	C y L/C y L	C y L/li	C y L/lj	Li/lj
	muere			
	li letal	i	-	ésimo
	lj letal	j	-	ésimo

La proporción esperada de fenotipos alas curvadas y sil-
vestres es 2:1 respectivamente, pero en el caso de los letales
li/lj sean alelos, toda la descendencia será del fenotipo Curly
(alas curvadas).

Los cruzamientos realizados se mantuvieron en cultivos he-
chos en frascos lecheros de 250 c.c., utilizando como medio de

desarrollo el material que a continuación se apunta:

<u>Ingredientes</u>	<u>Cantidad</u>
Agua destilada	1 lt.
Agar	12 gr.
Harina de maíz	50 gr.
Azúcar	20 gr.
Dextrosa	20 gr.
Levadura de Cerveza	12 gr.
Acido Propiónico	4 c.c.
Togosept	4 c.c.

(El ácido propiónico y el togosept como desinfectantes)

Dentro de cada uno de los frascos se introdujeron 5 hembras vírgenes de cada una de las líneas "Saltillo", las cuales fueron previamente sexadas cada 5-6 horas asegurándose de esta forma su virginidad, y 5 machos de cada una de las líneas "Jalapa" que intervinieron en las respectivas cruzas.

Con el propósito de obtener tres repeticiones por cruza las parejas de cada frasco se trasvasaron con períodos de dos días, de tal forma que los progenitores de la III repetición fueron - cuatro días más viejos que en la I repetición. Los conteos por cruza se efectuaron a partir del décimo día después de la siembra de acuerdo con las fechas marcadas en las hojas de registro (Apéndice I), haciendo cuatro conteos por repetición (10, 12, 14 y 16 días después de la siembra) con la finalidad de calcular posteriormente la velocidad de desarrollo.

Cabe hacer notar que las condiciones ambientales bajo - las cuales se llevó a cabo el experimento, no fueron constantes, ya que el laboratorio de Drosophila de la U.A.A.A.N., no cuenta con un local apropiado para un perfecto control del medio, por lo tanto el experimento establecido estuvo sujeto a fluctuaciones ambientales no predecibles.

Análisis Estadístico

Con la finalidad de poder detectar las posibles diferencias existentes entre las diferentes variables medibles, se efectuó un análisis de varianza con diseño en bloques al azar cuyas fuentes de variación fueron: repeticiones, fechas, cruzas, interacción fechas por cruza, error y total.

En los casos que se encontró que la proporción de individuos observados se desvió de la esperada, se procedió a categorizarlos de acuerdo a una tabla previamente establecida, la -- cual se originó en base a la prueba de χ^2 (Ji cuadrada) para desviaciones observadas, y de esta forma poder detectar si eran o no significativas.

Por otra parte se efectuó un análisis para pruebas de A C G y A C E debido a la participación del factor cruzas en estos dos compuestos. El método utilizado fué el diseño 4 propuesto por Griffing para cruzas dialélicas (Apéndice II), según el cual no se considera efectos maternos, es decir, que se trabaja bajo

la suposición de que es indiferente emplear los progenitores ya sea como hembras o como machos. El modelo se reduce a:

$$Y_{ijkl} = \mu + g_i = S_{ij} = \frac{1}{bc} \sum_{k=1}^c \sum_{l=1}^c \epsilon_{ijkl}$$

Donde:

Y_{ijkl} es el valor genotípico observado de la $ijkl$ - ésima observación con los progenitores ij en el bloque k - - - ésima

g_i es el efecto de la aptitud combinatoria general del - - progenitor i (semejante para g_j)

S_{ij} es el efecto de la aptitud combinatoria específica - - de la cruce ij

ϵ_{ijkl} es el efecto del error correspondiente a la observación $ijkl$ - ésima

μ media general

$$\sum_{i=1}^n g_i = 0 \quad \text{y} \quad \sum_{i \neq j} S_{ij} = 0$$

Ahora bien, para estimar los efectos de la A C G y A C E , se usaron las siguientes fórmulas:

$$\hat{g}_i = \frac{PG_i - 2Y_{...}}{P(P-2)}$$

Y

$$\hat{S}_{ij} = X_{ij} - \frac{G_i + G_j}{P-2} + \frac{2Y_{...}}{(P-1)(P-2)}$$

Donde:

G_i y G_j son las sumas de las observaciones de una línea en sus cruces con las $(P-1)$ líneas restantes.

$2Y_{...}$ es la suma total de las observaciones de la N cru - -

zas.

Y_{ij} es el valor de la ij - ésima observación.

Para comparar el comportamiento de las líneas individuales, se calcularon las varianzas asociadas a los valores de las aptitudes combinatorias tanto general como específicas -- de acuerdo con las fórmulas:

$$\hat{\sigma}^2_{gi} = \hat{g}_i^2 - \frac{P - 1}{P(P-2)} \sigma^2$$

Y

$$\hat{\sigma}^2_{Si} = \frac{\sum_{j \neq i} \hat{S}_{ij}^2}{P-2} - \frac{P-3}{P-2} \sigma^2$$

Donde:

$\sum_{j \neq i} \hat{S}_{ij}^2$ y \hat{g}_i^2 son los cuadrados de los valores estimados de las A C E y A C G de la ij - ésima observación respectivamente.

σ^2 es la varianza del error.

De esta forma se puede apreciar el verdadero valor de las diferentes aptitudes (A C G y A C E), al comparar una línea -- que interviene en una serie de cruza, con otra línea diferente que interviene en otra serie de cruza.

R E S U L T A D O S

A las 325 cruzas resultantes, donde se utilizaron 25 líneas de la población Saltillo y 25 líneas de la población -- Jalapa, se les sometió a diferentes análisis con la finalidad de poder observar el efecto que los genes letales tuvieron sobre algunos componentes del valor adaptativo.

En el Cuadro No.1 se puede observar las desviaciones del número esperado 2:1, ésta proporción se debe a que los individuos heterocigotes pueden ser reconocidos por alas curvadas del gene marcador Curly (CY) en la proporción de dos, contra uno de alas silvestres portador de genes letales en posición "trans". En ninguna de las cruzas se detectó alelismo, ya que se obtuvo un 0.00% de letales, es decir que todas están en posición trans; 84 de ellas que corresponde al 25.85% del total, mostraron desviaciones significativas con relación al número esperado lo que permitió hacer una clasificación de categorías, solamente 17 cruzas (5.23% del total), tuvieron una mayor proporción de moscas de fenotipo alas curvadas (curly); y el resto, 67 cruzas (20.61%), mostraron mucha mayor proporción del número esperado de moscas silvestres, el resto de las cruzas - 241 (74.15% del total) no tuvieron ningún efecto detectable, es decir, se consideró de efecto neutro.

Los resultados obtenidos sugieren que una pequeña propor-

ción (5.23%), tuvieron efectos detrimentales sobre sus portadores heterocigóticos y el resto (20.62%) tuvieron efectos heteróticos, debido a la interacción de cromosomas portadores de genes letales que no fueron alélicos.

Cuadro No. 1. PROPORCION DE MOSCAS ENCONTRADAS EN LAS DIFERENTES CATEGORIAS (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA).

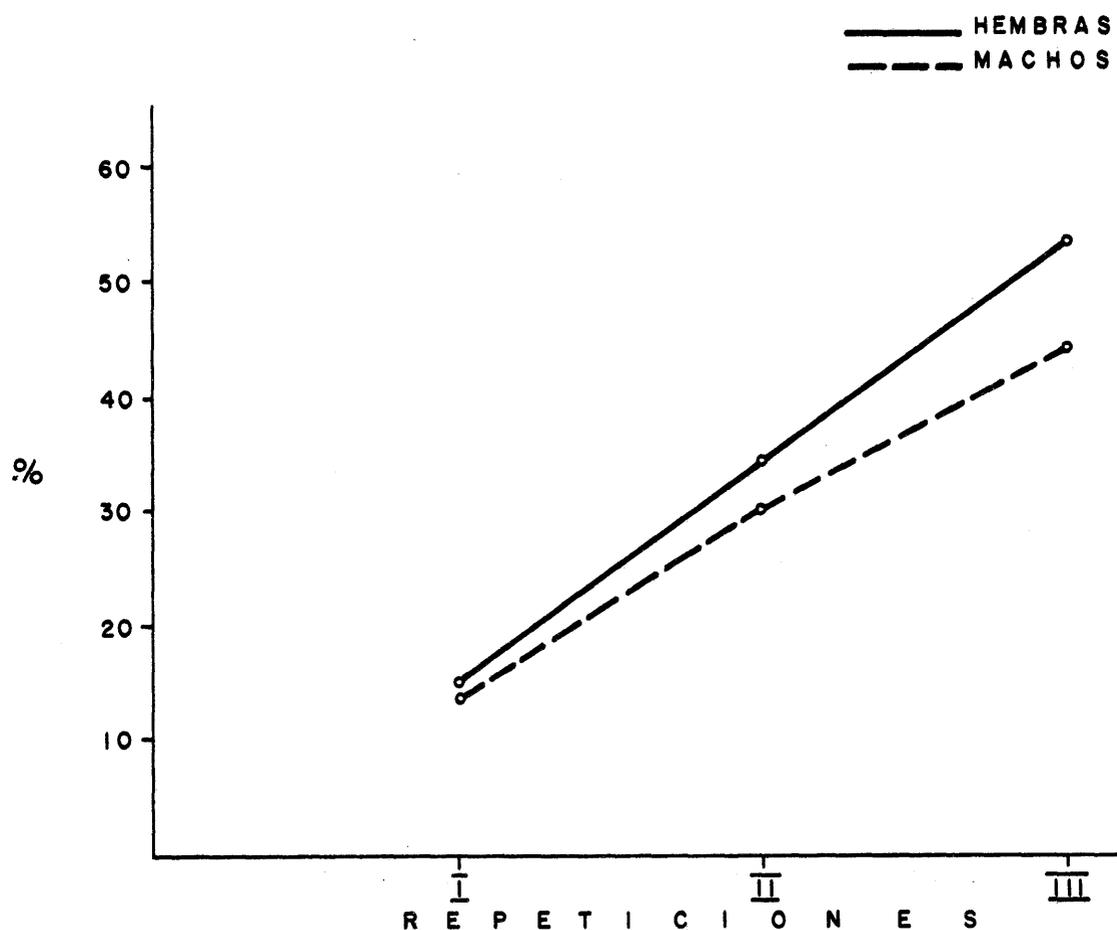
Categorías	No. Cruzas Observadas	Porcentaje
Letales	0	0.00 %
Subletales	1	0.31 %
Subvitales	16	4.92 %
Normales	241	74.15 %
Supervitales	67	20.62 %
T o t a l	325	100.00 %

Por lo que respecta a la proporción de sexos se puede observar en el cuadro No. 2, que existe una desviación de la proporción teórica esperada 1:1; donde la prueba de Ji cuadrada (X^2) nos mostró que existen diferencias significativas; en la gráfica 1, se presentan los porcentajes acumulados de hembras y machos de acuerdo a las repeticiones (I, II, III), donde los progenitores de la III repetición son dos días más viejos que los de la II y cuatro días que los de la I repetición; aquí se observa que conforme aumenta la edad de los progenitores las diferencias entre sexos cada vez se va acentuando más.

Cuadro No. 2 PORCENTAJES DE HEMBRAS Y MACHOS EN LAS DIFERENTES REPETICIONES (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE - - DROSOPHILA).

Conteos	Porcentaje hembras	Machos
I Rep.	14.94 %	13.92 %
II Rep.	20.19 %	17.15 %
III Rep.	18.80 %	15.00 %
Subtotal	53.93 %	46.07 %

Gráfica No. 1 PORCENTAJES ACUMULADOS DE HEMBRAS Y MACHOS POR REPETICION. (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA).



En el análisis de varianza general (Cuadro No. 3) se puede observar que al efectuar la prueba de "F" se encontraron diferencias altamente significativas, tanto para cruzas como para fechas, así como para la interacción fecha por cruzas.

Cuadro No. 3. ANALISIS DE VARIANZA (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA)

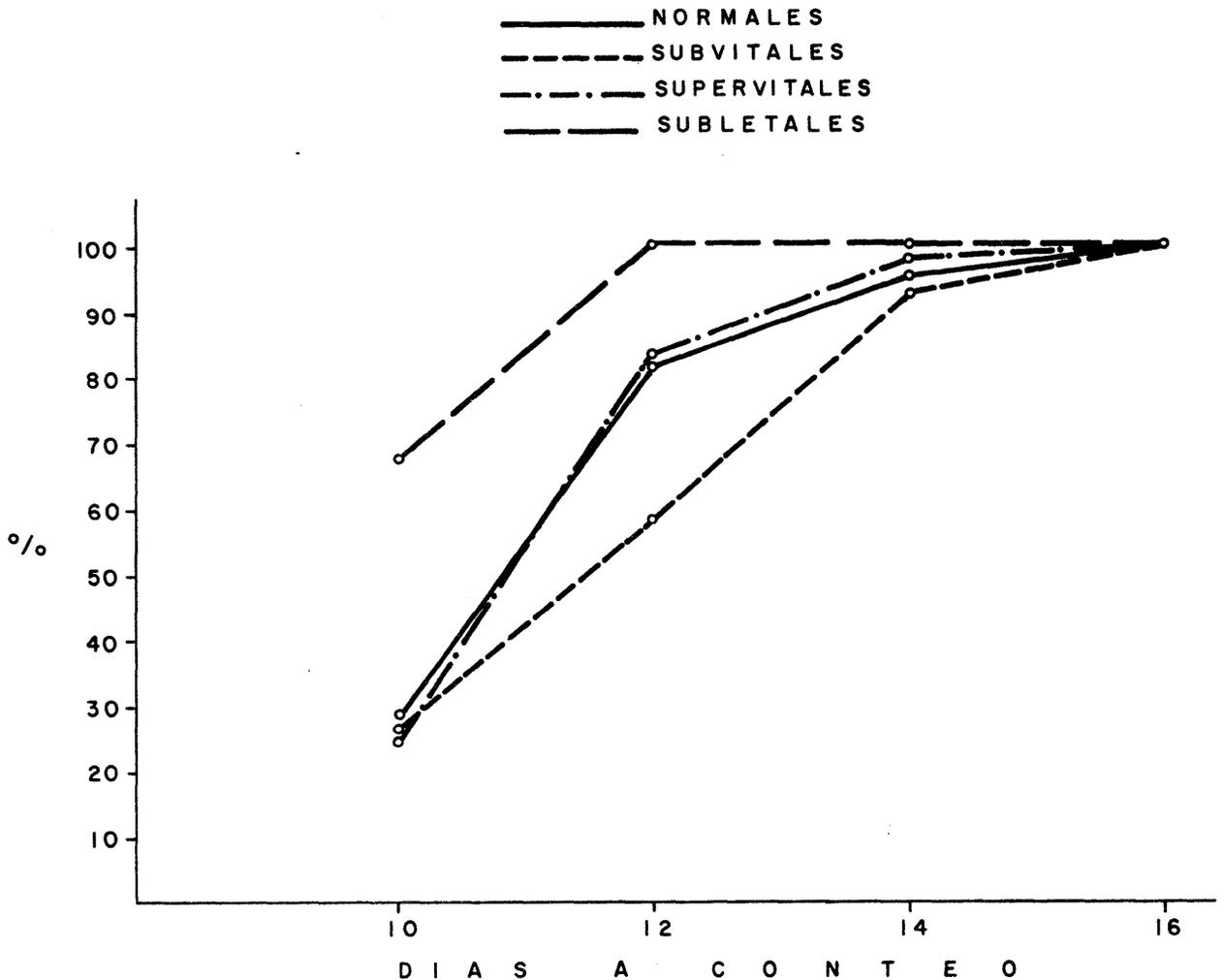
F.V.	G.L.	S.C.	C.M.	F. calc.
Repeticiones	2	76.69	38.35	24.74 **
Fechas	3	5317.66	1772.55	1143.58 **
Cruzas	324	625.32	1.93	1.25 **
Fecha X Cruzas	972	5608.44	5.77	3.72 **
Error	2570	3983.50	1.55	
T o t a l	3871	15611.60		

C. V. = 17.12 %

** Significativa al 1%

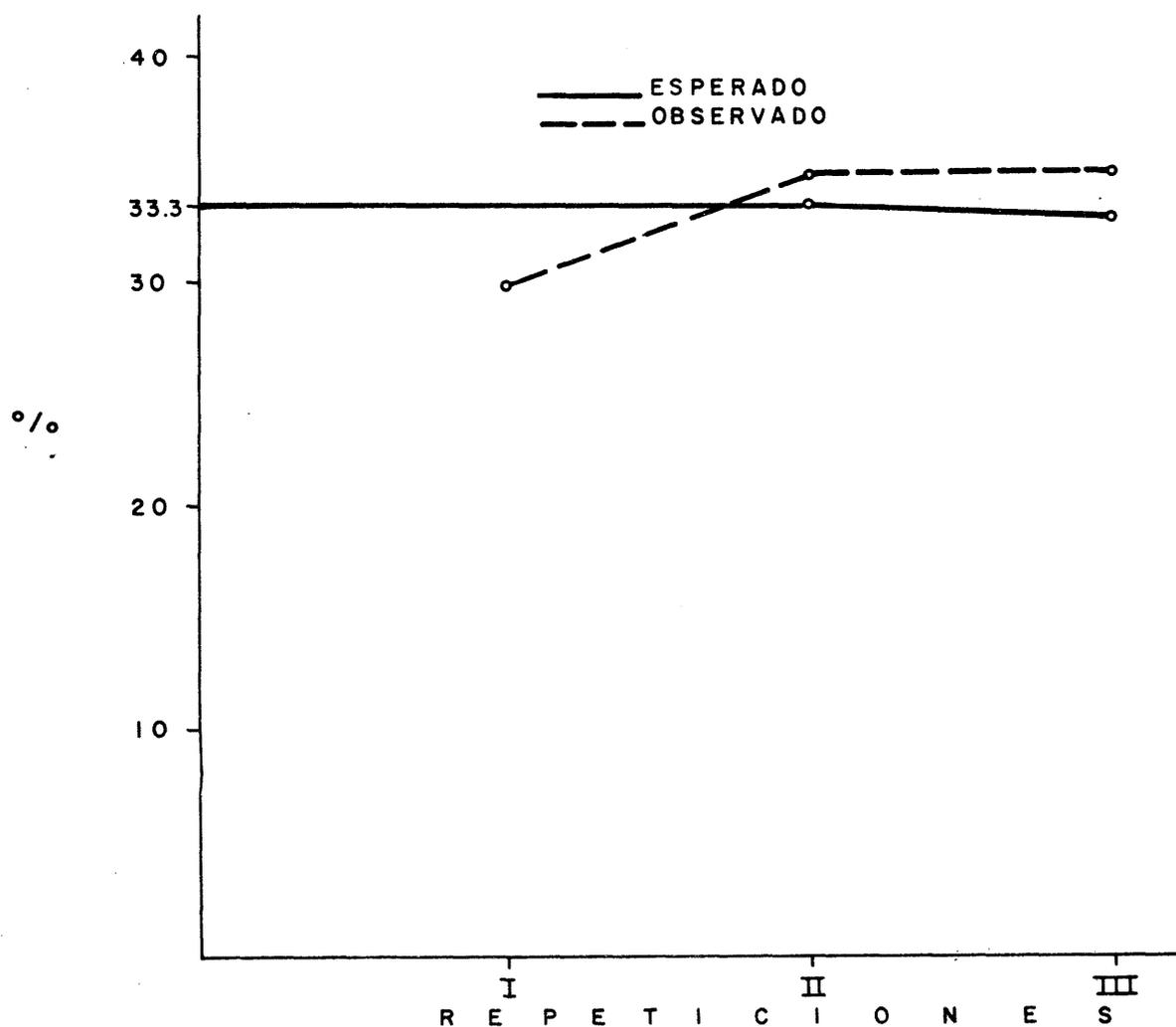
Se consideró de interés comparar la velocidad de desarrollo de los individuos pertenecientes a las diferentes categorías (Gráfica No.2), utilizando para ello los conteos por fecha (10, 12, 14, 16 días después de la oviposición), en porcentajes acumulados donde se puede observar que existen diferencias en velocidad de desarrollo de acuerdo con las categorías encontradas, teniendo una mayor velocidad la perteneciente al grupo de subletales y subvitales.

Gráfica No. 2 VELOCIDAD DE DESARROLLO EN PORCENTAJES ACUMULADOS. (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA).



De acuerdo con el resultado de análisis de varianza se procedió a efectuar la comparación entre medias para repeticiones, las cuales fueron diferentes entre sí, siendo la segunda y tercera fechas superior significativamente a la primera, y no habiendo diferencias entre ellas (Gráfica No. 3).

Gráfica No. 3 PROPORCION DE INDIVIDUOS DE FENOTIPO SILVESTRE DE ACUERDO A LAS REPETICIONES (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA).



Se puede observar que la proporción de individuos fué menor en la primera repetición de acuerdo al número esperado, y en las otras dos ligeramente mayor.

Análisis de aptitud combinatoria

Debido a que en el análisis de varianza general se encontró alta significancia en cruza (Cuadro No. 3), se procedió a hacer la partición de suma de cuadrados para descomponerlo en sus componentes de aptitud combinatoria general (A C G) y aptitud combinatoria específica (A C E).

En el Cuadro No. 4 se resumen los resultados obtenidos para el análisis de aptitud combinatoria, de acuerdo al diseño 4 de Griffing en bloques completos al azar.

Cuadro No. 4 ANALISIS DE VARIANZA. DISEÑO 4 DE GRIFFING.
(U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA).

F.V.	G.L.	S.C.	C.M.	F. Calc.
A C G	25	4944.474	197.779	54.665 **
A C E	299	1887.942	6.314	1.745 **
Error	648	2345.024	3.618	

** Significancia al 1%

Como se puede observar hubo alta significancia, por lo que se procedió a efectuar los estimadores de los efectos de aptitud combinatoria general (\hat{g}_i); y los de aptitud combinatoria es pecífica (\hat{S}_{ij}); los cuales se resumen en los cuadros No. 5 y - No. 6 respectivamente.

Cuadro No. 5 ESTIMAS DE LOS EFECTOS DE A C G (\hat{g}_i) POR PROGENITOR (U.A.A.A.N. 1976, LABORATORIO DE DRÖ-SOPHILA).

Progenitor	A C G	(\hat{g}_i)
1	1.488	6a.
2	1.331	8a.
3	-4.042	
4	-3.921	
5	-1.972	
6	-3.697	
7	-3.668	
8	-6.156	
9	-0.605	
10	1.386	7a.
11	0.554	
12	5.431	1a.
13	2.711	3a.
14	2.684	4a.
15	1.024	
16	4.567	2a.
17	1.028	
18	0.946	
19	1.052	
20	-0.115	
21	-1.234	
22	-0.518	
23	1.923	5a.
24	-0.390	
25	0.195	

$$\Sigma \hat{g}_i = 0.000$$

Cuadro No. 6 ESTIMAS DE LOS EFECTOS DE A C E (U.A.A.N. 1976. LABORATORIO DE DROSOPHILA)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
4.99	0.92	1.67	3.14	-1.65	8.51	3.93	-2.04	3.49	0.64	-0.85	4.76	0.97	-0.76	10.64	-0.03	1.69	-3.46	1.04	6.93	-0.38	-6.99	5.02	-9.06	-3.94
2	-0.65	-0.92	-2.22	0.80	2.75	-2.06	-0.60	6.06	2.24	6.84	1.77	2.46	4.83	-0.04	8.97	-2.66	1.92	-3.40	4.88	0.87	-2.35	0.03	3.54	-2.77
3	-4.38	-1.41	-6.94	10.42	-3.09	-8.68	-3.89	-4.91	-1.72	-5.36	-8.07	-0.95	-7.87	-0.90	-3.86	-4.59	-5.72	-3.28	-3.54	-3.47	-4.99	-7.46	-4.93	
4	-4.52	7.43	-1.91	-3.03	-1.01	-5.06	1.60	-6.02	-6.78	-4.37	0.60	-3.60	-0.27	-2.06	1.67	-3.30	-2.64	-0.17	-5.42	-4.61	-16.06	-10.83		
5	0.15	1.55	-0.95	-4.81	-1.78	-3.87	0.33	2.27	-7.03	-0.92	-0.75	-1.07	0.57	-2.28	-6.86	-3.21	-3.81	1.64	-1.73	1.06	-2.51			
6	-7.98	-5.64	-6.42	-5.95	-4.76	-3.02	-0.04	-6.81	1.12	-4.92	-6.45	-3.41	-4.75	-5.78	-8.34	-5.14	-2.65	-6.83	-7.26	-3.39				
7	1.59	2.14	-8.61	-2.58	-8.68	-9.17	-1.73	0.11	-2.62	0.27	-3.57	5.86	-0.11	-1.88	-7.50	-3.45	-6.40	-11.01	-6.11					
8	-2.14	-10.61	-7.97	-6.67	-6.46	-4.17	-6.69	-10.32	-1.98	-12.28	-6.99	-4.94	-7.14	-4.54	-12.39	5.69	-11.09	-6.86						
9	-0.05	3.20	-3.22	13.70	5.92	1.64	-3.96	5.14	-1.79	-2.71	3.54	-4.35	2.13	-3.29	5.69	-1.22	-7.95							
10	0.81	0.75	16.94	8.31	-0.34	0.24	10.47	3.02	0.50	-1.15	-1.06	-2.58	-1.88	7.91	3.16	-1.44								
11	7.96	23.55	12.11	3.23	-3.88	3.27	0.68	8.17	0.85	0.88	-13.16	-3.17	-2.69	-5.17	-5.64									
12	7.20	10.21	3.84	-4.45	8.29	8.31	6.74	9.56	1.17	9.90	12.76	8.20	1.59	-0.84										
13	5.98	2.94	7.78	2.79	8.64	5.60	4.00	-1.75	1.59	2.09	3.76	-0.10	5.21											
14	5.27	2.83	1.24	2.04	0.54	10.14	9.15	-0.68	1.69	6.64	8.60	0.30												
15	6.36	4.31	7.02	6.41	5.06	-1.79	0.69	2.76	-0.77	5.31	2.70													
16	9.09	5.37	10.94	-7.80	5.05	6.94	6.01	6.55	4.55	-0.45														
17	-1.06	3.34	8.54	5.50	3.41	0.60	-0.57	0.29	-3.12															
18	-4.97	5.76	2.74	-2.01	-0.33	2.47	0.38	7.44																
19	-6.06	-1.03	2.15	1.32	0.43	6.63	1.74																	
20	0.73	-4.49	-2.95	1.19	-2.06	4.31																		
21	-6.00	-4.18	-0.18	4.58	3.66																			
22	-0.48	3.91	4.16	1.35																				
23	3.91	0.45	-0.94																					
24	6.84	3.49																						
25	17.97																							

La comparación de medias en el Cuadro No. 5 nos indicó que no hubo diferencias al 0.05% entre las líneas 12 y 16; pero fueron diferentes al resto al .01 de probabilidad, las cuales a la vez fueron iguales entre sí; por lo tanto podemos decir que estas líneas fueron las que tuvieron mayores valores de A C G.

Sin embargo para calcular y comparar la A C E promedio de una serie de cruza implicando una línea, con la A C E de otra serie de cruza implicando una línea diferente, se procedió a estimar las varianzas de A C asociados a la observación ij - ésima, con el propósito de valorar las magnitudes de la A C G., ya que se puede dar el caso que líneas con muy buena A C G no presentan los valores más altos en la A C E.

En el Cuadro No. 7, se resumen los resultados obtenidos con las 8 líneas de mejor A C G, y sus valores de varianza asociados.

Se puede observar que la línea 12 tiene las más altas varianzas tanto de A C G como de A C E, por otra parte se puede constatar que la línea 16 aún cuando presenta un valor de varianza de A C G casi tres veces mayor que la línea 13, sus varianzas de A C E son casi iguales, la línea 16 presenta valores de varianza estimadas de A C G casi 12 veces mayor que la línea 10, pero las varianzas de A C E difieren muy poco.

Cuadro No. 7 ESTIMAS DE VARIANZA ASOCIADOS A CADA PROGENITOR
(U.A.A.A.N., 1976, LABORATORIO DE DROSOPHILA)

Línea	$\hat{\sigma}^2_{gi}$	$\hat{\sigma}^2_{Sij}$
12	29.3448	86.0447
16	20.7065	32.9316
13	7.1985	32.1997
14	7.0529	16.4717
23	3.5469	18.5043
1	2.0602	19.1301
10	1.7700	27.5747
12	1.6206	9.0849

D I S C U S I O N

Los resultados obtenidos en el presente trabajo de tesis confirman por una parte los resultados obtenidos en otras investigaciones, sobre el efecto que los genes recesivos letales tienen sobre algunos componentes del valor adaptativo de sus portadores heterocigotes; pero por otra parte, difieren grandemente en otros aspectos debido tal vez a la forma de conducción de los experimentos.

El hecho de que ninguna de las cruzas exhiba la categoría letal, sugiere que los genes recesivos aislados de las dos poblaciones en estudio, no fueron alélicos, esto podría deberse a que las dos poblaciones evolucionaron en forma diferente -- adaptando su genotipo a los complementos genéticos de donde provienen, así como a las condiciones del medio de donde fueron extraídas, es decir, al origen de sus pilas genéticas. Estos resultados apoyan las observaciones de Bradsaw (1965) y Band (1963) en el sentido de que la influencia del medio donde se originaron los mutantes influye en la carga genética de las poblaciones, y que puede tener decisiva influencia sobre los procesos evolutivos. Por otra parte el hecho de que las dos poblaciones en estudio sean de regiones geográficas diferentes reduce las posibilidades de presencia de genes recesivos alélicos, o con efectos detrimentales, dado que entre mayor sea la distancia que los separa menor será la probabilidad

de apareamiento natural, lo que lógicamente redundará en que el complemento genético de una población no se influenciada por genes extraños, pero también hay que tomar en cuenta que puede existir migración no solo por desplazamiento natural, sino a través de acarreo (huevo o larva) de fruta, y que puede influir en los complementos genéticos, sin embargo este supuesto se puede comprobar usando técnicas adecuadas como serían, la utilización de material radioactivo o genes marcadores tanto en una como en otra región y posteriormente mediante muestreos comprobar si en realidad existe tal migración, Wallace (1966) y Crumpacker (1967) reconocen que la frecuencia de alelismo está en relación al parentesco genético de sus progenitores, y que a su vez depende de la distancia geográfica que los separa, es decir a la pila genética y a la endocría. Por lo tanto se espera que el alelismo sea mayor en pruebas realizadas intrapoblacionalmente.

Puede existir otra explicación sobre el mismo problema y esto es debido al hecho de que las condiciones de ambiente bajo las cuales se desarrolló el experimento no fueron controladas, de tal forma que sufrieron el efecto de las fluctuaciones diarias de humedad y temperatura dentro del mismo día, y de un día a otro. Como las siembras se efectuaron por períodos, las primeras fechas coincidieron con períodos de lluvias y temperaturas bajas, no así las últimas siembras. Paik y Sung (1969) indican que el comportamiento de los letales puede ser altera-

do por las condiciones del medio (físicas o bióticas) a las cuales están expuestas; por lo tanto se supone que la ausencia de alelismo y que pudo haberse presentado en algunas cruzas estuvo influenciada por las condiciones ambientales antes anotadas que en determinado momento no permitieron que ésta se manifestara. Susuki y Procunier (1969), Rizki (1955) encontraron que la temperatura fué un factor decisivo en la presencia o ausencia de alelismo entre genes letales bajo -- condiciones de temperatura fluctuante.

Algunos mutantes encontrados en las poblaciones, pueden tener diferente influencia sobre algunos componentes del valor adaptativo de sus portadores heterocigotes; pueden ser favorables, pueden no tener ningún efecto detectable, o bien ser detrimentales. Hirazumi y Crow (1960) reportaron que no han encontrado evidencia de efectos favorables con el material biogenético que han utilizado y que esto posiblemente se deba al origen de los mutantes, o bien a la baja frecuencia de ellos. Ytterborn (1971), reportó sobredominancia de letales, en el mismo complemento genético, pero cuando intervinieron complementos extraños el efecto fué detrimental. Los mismos resultados fueron obtenidos por Kitagawa (1967).

Nuestros resultados indican, sobre la proporción de individuos portadores de letales que gran proporción de ellos manifiestan efectos heteróticos (20.62% contra 16.0% reportado por Sánchez, 1963); es decir que fueron favorables, y solo --

una pequeña parte tuvieron efectos detrimentales. Esta heterosis se atribuye a la gran y diferente diversidad genética de los progenitores en estudio, dado que como se explicó antes debido a la gran distancia que los separa, evolucionan de acuerdo al medio en el cual se desarrollan y donde no comparten la misma pila genética; resultados similares fueron reportados por Moo et-al (1965) trabajando con maíz. Ahora bien quizá algunos de los resultados obtenidos por otros investigadores se deba a que trabajaron en mutantes inducidos, los cuales quizá no serían las mismas que se producirían por mutaciones naturales, y que por lo tanto sería lógico suponer que si persisten en una población será porque son benéficos sobre los componentes del valor adaptativo; no así las inducidas las cuales son eliminadas rápidamente de la población (Murata y Tobarí 1973) y cuyos efectos son deletéreos en condición homocigótica.

En lo que se refiere a la proporción de sexos, se encontraron resultados que indican que en efecto existe más producción de hembras que de machos conforme aumenta la edad de los progenitores, estos resultados coinciden con los obtenidos por Yanders (1964) y apoya la hipótesis sustentada por Novitski y Sandler (1957) de la segregación preferencial de cromosomas "y" hacia polos no funcionales durante la meiosis. Sin embargo nuestros datos deben tomarse con cierta reserva dado que la edad de los progenitores sobre todo la de los ma

chos no fué del todo controlada.

La velocidad de desarrollo está en relación inversa a la pendiente de la curva, esto es, que mientras mayor sea la pendiente menor será la velocidad de desarrollo. Observando la Gráfica 2 podemos ver que las cuatro categorías se comportan diferentes en cuanto a la velocidad de desarrollo de sus progenies, la de las normales y supervitales es más lenta pero desuniforme, es decir que casi la totalidad de los individuos nacieron entre el 12o. y 14o. día, mientras que las de las categorías subletales y subvitales tuvieron una mejor -- distribución de sus individuos. Parece ser que en las primeras categorías el hecho de que el efecto de los genes letales sean neutros o heteróticos, proporciona cierta seguridad a la población para que sus individuos compitan más fuertemente por alimento y espacio en un lugar confinado, mientras que en las otras dos categorías la buena distribución de la progenie permite que esa competencia se vea reducida, y que por lo tanto en un momento dado tengan más posibilidades de sobrevivencia. Puede ser que este comportamiento sea un mecanismo homeostático con el cual se busca un equilibrio en la población. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Rocha (1976), sin embargo en ambos casos no se controló la cantidad de alimento por frascos (aunque se consideró que no fué limitante), ni las condiciones ambientales, pudo traer como consecuencia observaciones que fueron erróneas.

Al observar la Gráfica 3, encontramos que la cantidad de individuos que nacieron en la I repetición fué inferior a la de los individuos que nacieron en la II y III repetición. Sánchez (1973) encontró que fué a la inversa; es decir, que la I repetición fué la que tuvo más descendientes, aduciendo que los resultados obtenidos se debían a que la fertilidad se ve reducida con la edad, y por lo tanto la cantidad de individuos decrece conforme aumenta la edad de los progenitores. Posiblemente esa sea la tendencia cuando las condiciones ambientales son controladas, pero en nuestro caso las bajas temperaturas imperantes durante una gran parte del desarrollo -- del experimento hicieron que la actividad sexual de los progenitores se viera reducida, regularizándose cuando dichas condiciones fueron favorables, de esta forma se pone de manifiesto que la temperatura y demás condiciones ambientales también pueden influir sobre los componentes del valor adaptativo de los individuos.

Los análisis realizados para probar la A C G y A C E de las líneas, se debió a que los resultados obtenidos con el análisis de varianza general indicaron alta significancia en el factor cruzas, procediéndose por lo tanto a la partición de su suma de cuadrados (Diseño 4 de Griffing) en las dos componentes mencionadas. Los resultados de nuestro trabajo indican que hubo 8 progenitores con buena A C G, en los cuales sobresalen las líneas 12 y 16 (Cuadro No. 5), sin embargo este-

valor por si solo puede en ciertos casos no tener un valor práctico en ciertos trabajos de investigación con otro tipo de materiales de reproducción sexual en mejoramiento. Para apreciar su verdadero valor hubo necesidad de comparar las varianzas asociadas al valor de A C E (Cuadro No. 7), ahí se puede observar que las líneas 12 y 16 tienen valores de A C G muy similares, sin embargo, en los valores de varianza de A C E la línea 12 es casi tres veces mayor; si se comparan los valores de la línea 16 con los de la línea 13, se observa que la primera tiene un valor de A C G casi tres veces mayor, pero sus varianzas específicas son casi iguales. Estos resultados indican la importancia de los parámetros de comparación gracias a los cuales se puede asegurar que la línea 12 tiene un gran valor para transmitir uniformemente sus características a toda su progenie. Si comparamos las varianzas de A C E asociadas a los progenitores 13 y 14 se puede observar que el primer progenitor tiene un valor dos veces mayor que el segundo, aún cuando los valores de A C G son casi iguales, esto indica que el progenitor 13 transmite más uniformemente su habilidad a sus F_1 's para incrementar la productividad, mientras que los valores de la línea 14 son más específicos, esto es más potente si se comparan las líneas 10 y 2, donde se puede observar la misma situación, es decir, que el verdadero valor de la línea 2 es más específico que el de la línea 10 y que mientras unas cruzas rinden más de lo esperado, el valor de otras está muy por debajo de

lo que se esperaba, observando únicamente la A C G. Resultados similares son reportados por Sánchez (1973).

C O N C L U S I O N E S

En base a este trabajo se concluye lo siguiente:

1. La ausencia de alelismo, y los efectos benéficos manifestados por la heterosis en un 20.62% de las cruzas, se deben principalmente a que los progenitores no están emparentados y/o a las condiciones del medio donde se desarrollaron las cruzas.
2. La mayor producción de hembras en relación a los machos aumenta conforme los progenitores van siendo cada vez más viejos.
3. La uniformidad en la velocidad de desarrollo de los portadores de genes letales no alélicos depende de las categorías de viabilidad en que aquellos estén situados, siendo mejor en las categorías de sub-letales y sub-vitales.
4. La productividad de una población depende no solo de la edad de los progenitores, sino también de las condiciones del medio ambiente externo.
5. La línea 12 presentó la más alta varianza asociada al promedio de A C E; lo que demuestra su habilidad para combinar bien con cualquier línea, además las únicas categorías encontradas en sus F_1 's fueron normales y supervitales.

6. Los valores reales de A C G de cualquier línea dependen de su uniformidad para combinar bien con otro grupo de líneas.

7. El valor relativo de las teorías tanto "clásica" como la del "balance", sobre el efecto que los genes recesivos letales tienen sobre sus portadores heterocigotes depende:
 - a) Del origen de los mutantes (inducidos o naturales)
 - b) De la similitud de la estructura genética de las poblaciones en estudio.
 - c) De los componentes del Valor Adaptativo que deseen compararse y/o de la técnica experimental empleada.
 - d) De las condiciones ambientales bajo las cuales se lleve a cabo el experimento.

SUGERENCIAS

Se sugiere realizar un experimento similar pero que reúna las siguientes condiciones:

1.- Condiciones de ambiente controladas; con el fin de que el resultado proveniente de las observaciones sean más confiables y uniformes; o bien con fluctuaciones periódicas pero con lapsos determinados que afecten por igual a todas las cruces (temperatura, humedad y alimento).

2.- Incluir en cada caso las cruces recíprocas con la finalidad de no ignorar, o trabajar bajo el supuesto de la no existencia de efectos maternos.

Por otra parte sería conveniente continuar, bajo las restricciones impuestas en los puntos anteriores, con las pruebas de alelismo entre estas dos poblaciones a fin de poder determinar la persistencia de los letales dentro de la población y/o el efecto posterior que puedan tener sobre los componentes en estudio del Valor Adaptativo de sus individuos portadores.

Sería conveniente cruzar poblaciones de diferentes regiones geográficas con distintas distancias entre ellas, para constatar hasta que punto de grado de parentesco puede influir en la presencia o ausencia tanto de alelismo como de efectos heteróticos.

Por último un experimento pequeño, donde se crucen progenitores hembras y machos de diferentes edades; para observar no sólo la proporción de hembras y machos en F_1 's, sino la influencia que la edad tiene sobre algunos componentes - del Valor Adaptativo.

B I B L I O G R A F I A

- ALLEN, A. 1969. Lethal frequencies on second and third - - chromosomes in population of Drosophila melanogaster Genetics. 63:629-637.
- BRADSHAW, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Genetics 13:115-155.
- BAND, H. T. 1963. Genetic structure of populations. II. Viabilities and variances of heterozygotes in constant and fluctuating environments. Evolution 17:307-319.
- CARSON, L. H. 1963. Population size and genetic load in - - irradiated populations of Drosophila melanogaster. -- Genetics 49:521-528.
- CRUMPACKER, D. W. 1967. Genetics loads in maize and other - cross fertilized plants and animals. Evol. Biol. 1: 306-424.
- DAWSON, D. S. 1968. A mutant gene maintained at high frequency in spite of complete selection against the homozygote. Genetics. 59:537-542.
- DOBZHANSKY, Th. 1948. Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of Drosophila melano- gaster and Drosophila pseudoobscura. Genetics 33:158-176.

- _____, and S. Wright, 1941. Relation Between mutation rate and accumulation of lethals in population of Drosophila pseudoobscura. Genetics 26:23-51.
- DUBININ, J. A. 1946. On lethals mutations in natural populations. Genetics. 31:21-28.
- HIRAIZUMI, Y. and J. F. Crow, 1960. Heterozygous effects on viability, fertility, rate of development, and longevity of Drosophila chromosomes that are lethal when homozygous. Genetics 45:1071-1083.
- HOENIGSBERG, H. F. and Y. G. Navas, 1965. Populations genetics in the american tropics. I. concealed recessives in - - different bioclimatic regions. Evolution 19:506-513.
- KITAGAWA, O. 1967. Interaction in fitness between lethal genes in heterozygous condition in Drosophila melanogaster. Genetics 57:809-820.
- KOSUDA, K; O. KITAGAWA; D. Moriwaki. 1969. A. reasonal suney - of the genetics structure in natural populations of - -- Drosophila melanogaster. Japanese Journal of Genetics -- 44:247-258.
- MINAMORI, M; K. ITO; A. Nakamura and Y. Ando. 1973. Increasing Trend in frequencies of lethals and similethal chromosomes in a natural population of Drosophila melanogaster. Japanese Journal of Genetics Vol. 48 No.1 41-51.

- MOLL, R. H. and J. H. Lonnquist. 1965. The relationship of heterosis and genetics divergency in maize. *Genetics* 52:145-156.
- MURATA, M. and I. Tobari. 1973. Changes in frequency of lethals second chromosomes in experimental populations of Drosophila melanogaster. *Genetics* 48:349-359.
- MUKAI, T; S. CHIGUSA; I. Yoshikawa. 1965. The genetic structure of natural populations of Drosophila melanogaster. III. Dominance effect of spontaneous mutant polygenes - controlling viability in heterozygous genetic backgrounds. *Genetic*. 52:493-501.
- _____, and T. Yamasaki. 1968. The genetic structure of natural population of Drosophila melanogaster. V. Coupling - - repulsion effect of spontaneous mutant polygenes controlling viability, *Genetics* 59:513-535.
- NOVITSKI, E. and I. Sandler; 1957. Are all products of spermatogenesis regular functional. *Pro. Nat. Academy Sci. U.S.* 43:318-324.
- OSHIMA, C. 1969. The persistence of some recessive lethal - - genes in natural populations of Drosophila melanogaster Japan. I. *Genetics* 44. suppl. 1:209-216.

_____, and O. Kitagawa. 1961. The persistence of deleterious genes in natural populations of Drosophila melanogaster. Proc. Japan Academy 37:158-162.

_____, and T. K. Watanabe. 1968. Allelic rate between lethal genes extracted from Japanese natural populations of Drosophila melanogaster. Natl. Institute Genetic Japan 18:76-77.

_____, and _____. 1968. Viability of lethal heterozygotes under fluctuating environment Natl. Institute Genetic - Japan 18:77-79.

_____, and _____. 1969. Significance of loci of the - - persisting lethal genes. Natl. Institute Genetic Japan 19:53-54.

PAIK, Y. K. and K. C. Sung. 1969. Behavior of lethals in - - Drosophila melanogaster populations. Japan I. Genetics 44 Suppl. 1:180-192.

PEACOCK, W. J. and J. Erickson. 1965. Segregation distortion on regular non functional products of spermatogenesis in Drosophila melanogaster. Genetics 51:313-328.

ROCHA, V. 1976. Determinación de algunos componentes de valor adaptativo y carga genética en una población natural de Drosophila melanogaster. Tesis de Maestro en Ciencias, Rama de Genética. Colegio de Graduados UAAAN. México - 57 p. (mimeografiada).

- RIZKI, M. T. M. 1955. Genetic modification of a temperature sensitive lethal in Drosophila willistoni. Genetics 40:130-136.
- SALCEDA, V. M. y A. J. Galo. 1974. Algunos componentes del valor adaptativo en una población natural de Drosophila ananasse.
- SANCHEZ, D. 1973. Efectos de genes letales recesivos en posición trans en el cromosoma II de Drosophila melanogaster (Meigen) sobre algunos componentes del valor adaptativo. Tesis de Maestría en Ciencias. Rama de Genética. Colegio de Postgraduados E.N.A. México. 60 p.
- STERN, C.; G. CARSON; M. Kinst; E. Novitski and D. Uphoff. 1952. The viability of heterocygotes for lethals. Genetics - - 37:413-449.
- SWEET, E. E., and E. B. Spiess. 1962. Frequency of sterility in laboratory poplutations of Drosophila melanogaster. Genetics 3:159-167.
- TANO, S. 1971. Persistence of recessive lethal genes on the - second chromosome of Drosophila melanogaster in experimental populations. Japan J. Genetics 3:159-167.
- WALLACE, B. and J. C. King. 1951. Genetic changes in populations under irradiation. Amer. Nat. 85:209-222. .

- _____, 1956. Studies on irradiated populations of Drosophila melanogaster. *Journal Genetics* 54:280-293.
- _____, 1966. Distance and the allelism of lethals in a tropical populations of Drosophila melanogaster. *Amer. Nat.* Vol. 100 No. 916:521-526.
- WATANABE, T. K. 1966. A mechanism of persistence of some lethal genes in natural populations of Drosophila melanogaster. *Natl. Institute Genetic Japan* 17:80-81.
- _____, and C. Oshima. 1973. Correlation between productivity and viability. *Japan J. Genetics* Vol. 48 5:337-347.
- YANDERS, F. A. 1964. A relationship between sex ratio and - - paternal age in Drosophila. *Genetics* 51:481-486.
- YTERBORN, K. H. 1968. The persistency in experimental populations of second chromosome recessive lethals obtained after irradiation of spermatogonia and spermatozoa in Drosophila melanogaster. *Hereditas* 60:33-71.
- _____, 1971. Influence of the populations genetic background on the persistence of a recessive lethal in Drosophila melanogaster. *Genetics* 17:103-111.

APENDICE I

Drosophila melanogaster

Cromosoma II

FECHA	LINEA	C _y		SILVESTRE		PROPORCION		NOTAS	TOTAL
		♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	C _y	Silvestre		
		♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀/♂	♀/♂		
17/VII		----	-----	----	---	----		No progresó la cruce De la 1a. repetición	
19/VII		----	-----	----	---	----			
21/VII		----	-----	----	---	----			
23/VII		----	-----	----	---	----			
19/VII		----	-----	----	---	----			
21/VII		10	3	4	2	2.45			
23/VII		6	7	3	3	2.45			
23/VII		----	-----	----	---	----			
							4.90	24.010	
21/VII		----	-----	----	---	----			
23/VII		7	10	3	5	2.83			
25/VII		10	1	3	4	2.65			
27/VII		1	-----	----	---	----			
		34	21	13	14		5.48	30.030	82
		67.07 %		32.93 %			10.38		

APENDICE II

DISEÑO 4 DE GRIFFING PARA CRUZAS DIALELICAS EN BLOQUES AL AZAR

F.V.	G.L.	S.C.	C.M.	F. calc.
Repeticiones	(1) $r-1$	(7) $\frac{\sum Y_{..k}^2}{P(P-1)} - \frac{2Y_{...}^2}{rp(P-1)}$	(13) $\frac{7}{1}$	$\frac{13}{17}$
Cruzas	(2) $\frac{P(P-1)}{2} - 1$	(8) $\frac{\sum \sum Y_{ij.}^2}{r} - \frac{2Y_{...}^2}{rp(P-1)}$	(14) $\frac{8}{2}$	$\frac{14}{17}$
A C G	(3) $P - 1$	(9) $\frac{G_i}{r(P-2)} - \frac{4Y_{...}^2}{rp(P-2)}$	(15) $\frac{9}{3}$	$\frac{15}{17}$
A C E	(4) $\frac{P(P-1)}{2} - P$	(10) $SC_{cruzas} - SC_{ACG}$	(16) $\frac{10}{4}$	$\frac{16}{17}$
Error	(5) Por diferencia	(11) Por diferencia	(17) $\frac{11}{5}$	
Total	(6) $\frac{rp(P-1)}{2} - 1$	(12) $\frac{\sum \sum \sum Y_{ijk}^2}{ijk} - \frac{2Y_{...}^2}{rp(P-1)}$		