

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
" ANTONIO NARRO "

DETERMINACION DE ALGUNOS COMPONENTES DE VALOR
ADAPTATIVO Y CARGA GENETICA DE UNA POBLACION
NATURAL DE Drosophila melanogaster.

HIRAM NOE ROCHA VALENCIA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OPTAR AL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

ESPECIALIDAD EN FITOMEJORAMIENTO

Universidad Autónoma Agraria
"ANTONIO NARRO"

BUENAVISTA, , COAHUILA.

BIBLIOTECA

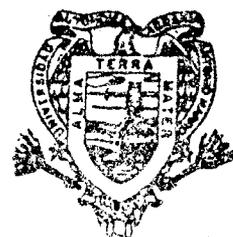
UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA

" ANTONIO NARRO "

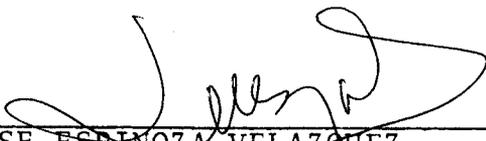
DETERMINACION DE ALGUNOS COMPONENTES DE VALOR
ADAPTATIVO Y CARGA GENETICA DE UNA POBLACION
NATURAL DE Drosophila melanogaster.

APROBADA POR EL COMITE PARTICULAR
DE INVESTIGACION DE

T E S I S



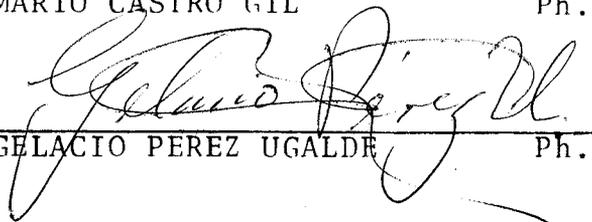
BIBLIOTECA
EGIDIO G. REBONATO
BANCO DE TESIS
U.A.A.A.N.



JOSE ESPINOZA VELAZQUEZ M.C.



MARIO CASTRO GIL Ph.D.



GELACIO PEREZ UGALDE Ph.D.

BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA

SEPTIEMBRE DE 1976

CON CARINO Y RESPETO

A MI ESPOSA

HILDA

A MIS HIJAS

JUDITH ALICIA Y SILVIA ELENA

A MIS PADRES

FELIX Y RAFAFLA

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

Agradezco a la Universidad Autónoma de Baja California y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología que con su apoyo moral y económico hicieron posible la realización de mis estudios, así como al Colegio de Graduados de la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro" por haberme dado la oportunidad de cursar la Maestría en la Rama de Fitomejoramiento.

Mi agradecimiento también a los Maestros del Colegio de Graduados, en especial a mi Asesor M.C. Ing. José Espinoza Velázquez por sus valiosas orientaciones en la elaboración de este trabajo, así como al Dr. Mario Castro Gil y a la Profra. Clotilde Villarreal por sus oportunas sugerencias.

Al Dr. Víctor M. Salceda, Catedrático de la Rama de Genética del Colegio de Postgraduados de la Escuela Nacional de Agricultura, por sus consejos y orientaciones.

Al Ing. Ricardo Olvera Ocampo, Director de la Escuela Superior de Agricultura de la Universidad Autónoma de Baja California por su interés y apoyo.

A mis Compañeros y Amigos.

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura No. 1. Técnica CyL/Pm para aislar un cromosoma de la naturaleza y comparar su influencia en la viabilidad de los individuos que lo portan en estado de homocigosis en relación al heterocigoto.

Figura No. 2. Curvas de velocidad de desarrollo en porcentajes acumulados de homocigotes de las clases normal, sub-vital y semi-letal.

Figura No. 3. Curvas de velocidad de desarrollo con porcentajes acumulados de heterocigotes Cy/normal, Cy/Sub-vital, Cy/semi-letal y Cy/Letal.

Cuadro No. 1. Porcentajes Acumulados de la Velocidad de Desarrollo en Homocigotes.

Cuadro No. 2. Porcentajes Acumulados de la Velocidad de Desarrollo en Heterocigotes.

I N D I C E .

	PAGINA
LISTA DE FIGURAS Y CUADROS.....	5
RESUMEN	7
INTRODUCCION	10
REVISION DE LITERATURA	14
Carga Genética	14
Componentes de Valor Adaptativo	21
MATERIALES Y METODOS	24
RESULTADOS	31
Carga Genética	31
Componentes de Valor Adaptativo	36
DISCUSION Y CONCLUSIONES	41
SUGERENCIAS	48
BIBLIOGRAFIA	49

R E S U M E N

Se hicieron determinaciones de componentes de adaptabilidad y carga genética, con el objeto de caracterizar a la población de Drosophila melanogaster (Meigen) que se desarrolla en el lugar localizado entre los 25°25'30" latitud Norte y 101°00'05" de longitud Oeste, con una altitud de 1,585 mts. S.N.M., en la zona urbana de la Ciudad de Saltillo, Coah.

Para tal objeto se colectó una muestra representativa de la población consistente en 200 individuos, los que se confinaron en una caja de población en el laboratorio de Drosophila de la U.A.A.A.N., para proceder posteriormente a hacer las observaciones de los parámetros correspondientes, habiendo encontrado los siguientes valores en lo que respecta a adaptabilidad:

El análisis de fecundidad se efectuó utilizando grupos de 5 parejas confinadas y una pareja por frasco, habiéndose obtenido una fecundidad de 2.78 y 2.81 oviposiciones por día por mosca respectivamente. Dicha diferencia muestra cierta tendencia (aunque no resultó significativa) a una mayor productividad atribuible al efecto que tiene la competencia por alimento y espacio en que se des

plaza el insecto.

Se encontró una viabilidad huevo-adulto de 48.71%, - lo que nos hizo pensar que la población debía portar una carga genética relativamente alta que influye en este parámetro.

En el renglón de esterilidad, tanto masculina como - femenina, se encontró en cada caso 1%, lo que puede catalogarse como extremadamente baja. Esto debe contrarrestar el efecto de los genes deletéreos que disminuyen la viabilidad, neutralizando su efecto en la adaptabilidad de la población al medio ambiente en que subsiste ésta.

El peso corporal observado fué de 1.25 mgs. por hembra y .83 mgs. por macho. Ligeramente más bajo que los reportados en climas con temperaturas medias en el verano - superiores a la observada en esta región.

En lo que respecta a la proporción sexual, que fué - de 107.25 hembras por cada 100.00 machos, se considera -- normal.

La determinación de la carga genética en el cromosoma II, se hizo utilizando la técnica CyL/Pm. Se efectuó - para tal efecto la categorización de los resultados obtenidos en: Letales, Semi-letales, Sub-vitales, Normales y-

Supervitales; habiéndose encontrado valores de 33.12%, -- 12.34%, 29.87%, 24.02%, y 0.65% respectivamente para cada una de las categorías que en su conjunto constituyen el 100% de la población. Estos datos se compararon con los reportados por otros autores en diferentes latitudes. En este análisis se encontró un efecto heterótico causado -- por genes deletéreos, más intenso en sub-vitales. La velocidad de desarrollo poblacional fué más uniforme y semejante entre sí en los semiletales y sub_vitales homocigotes, no así en los normales en donde tendió a ser más alta.

En lo correspondiente a heterocigotes, la categoría de sub-vitales presentó una menor velocidad de desarrollo y una mayor productividad, lo que nos indica que este tipo de letales al interaccionar con los genes silvestres -- ocasiona al individuo más adaptabilidad al medio.

Conjugando los resultados obtenidos, podemos concluir que los genes deletéreos detectados en el cromosoma II de la población de Drosophila melanogaster analizada por nosotros, confieren un efecto positivo al aumentar la productividad, pero observamos que la viabilidad un tanto baja encontrada equilibra en general los componentes de --- adaptabilidad, quedando estos dentro de los límites reportados por otros autores.

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

La mosca Drosophila, insecto holometabólico, cuyo género fué establecido en 1823 y la especie melanogaster, término debido a Meigen (1830), cultivada en el laboratorio inicialmente por el Dr. W.E. Castle de la Universidad de Harvard, fué introducida en la investigación genética en 1910 por el Dr. T.H. Morgan de la Universidad de Columbia, es y ha sido el material que más se ha utilizado para las investigaciones originales y para prácticas de aprendizaje de estudiantes de genética, ya que llenan los requisitos necesarios para ser un buen material experimental en este campo, por tener un corto ciclo de vida, producir abundante progenie, presentar un gran número de mutantes con variaciones fenotípicas claramente observables, número reducido de cromosomas, de los que los politécnicos de las glándulas salivales de la larva son 100 veces más grandes que los de otras células somáticas de este díptero y por ser este insecto de fácil manutención y manejo.

Drosophila es casi cosmopolita según asentó Dobzhansky (1965) y con ella podemos estudiar entre otros: mecanismos de herencia simple; genes ligados (autosómicos), he-

rencia ligada al sexo, mapeo cromosómico, varianzas genéticas (aditiva, de dominancia, ambiental, epistática y - sus interacciones), carga genética y medición de algunos parámetros de utilidad en estudios evolutivos.

En virtud de que en relación a la estructura genética de las poblaciones se han detectado porcentajes importantes pero variables de genes deletéreos, existe una serie de hipótesis para tratar de explicar los efectos de estos genes deletéreos en las poblaciones naturales.

Espinoza (1975), menciona las teorías sustentadas por diversos autores que tratan de explicar el efecto de los genes letales en los valores de adaptabilidad. La primera de ellas es en el sentido de que los genes letales, aún en condición heterocigótica traen consigo una disminución en el valor adaptativo (Wallace y King, 1951; Oshima y Kitagawa, 1961; Kitagawa, 1967). La segunda teoría, o teoría del "balance", nos dice que el efecto de muchos letales recesivos en condición heterocigota son neutrales o ligeramente ventajosos al compararse con la media de viabilidad de los organismos libres de letales (Dobzhansky et al., 1960; Wallace, 1965; Wallace y Madden, 1965).

Diversos estudios se han realizado en fechas recientes con relación a la estructura genética de las pobla -

ciones usando principalmente Drosophila, así tenemos que han realizado trabajos de carga genética entre otros a:- Crumpacker, D.W. (1967); Hadorn E. (1961); Sankaranarayanan, K. (1964, 1965, 1966); Temin, R.G.(1966); Mettler L.E., - Moyer y Ken-Ichi-Kojima (1969); Kitagawa, O., (1967); -- Marinkovic, D.(1967); Muller, H.J., (1950); Nair, P.S. - (1969); Tobarí, I. y M. Murata (1970); Tracey, M.L. y -- F.J. Ayala (1974); Wallace, B. (1950, 1968); Wallace, B., E. Zouros y C.B. Krimbas, (1966); Salceda, V.M., (1970)- y Espinoza (1975).

Los componentes de Valor Adaptativo están indicando en un momento dado el estado genético de una población.- Trabajos para detectar este tipo de fenómenos o aspectos correlacionados con la evolución han sido desarrollados- por diversos autores: Dobzhansky, (1948); Buzzati-Traverso (1955); Gallardo, R.C., (1973); Kitagawa, O., (1967), -- Salceda, V.M., (1970); Ayala, F., (1965); Sankaranarayanan, K. (1966).

Existen varios trabajos donde se indica que los individuos heterocigotes portadores de genes letales presentan ventajas en valor adaptativo sobre los individuos libres de letales (Stern et al., (1952); Mukai y Burdick, 1959; Crumpacker, 1966; Salceda, V.M. 1967; Dawson, 1968; Oshima, 1969; Tano, 1971). Por otra parte en otros experimentos, los efectos de los genes letales se han detec-

tado con una acción neutra en los heterocigotes, o bien se han considerado como deletéreos (Hiraizumi y Crow, -- 1960).

Con el objeto de contribuir a esclarecer estas interrogantes en relación a la presencia de genes deletéreos que portan en el cromosoma II las poblaciones de Drosophila melanogaster de diversas localidades con variaciones ambientales, y considerando que la cantidad de cromosomas con genes deletéreos portados en heterocigosis por las poblaciones panmícticas varían considerablemente de un lugar a otro disminuyendo generalmente sus componentes de adaptabilidad cuando se llevan a condición homocigota, se procedió a analizar una muestra de la población de -- Saltillo.

Este trabajo se llevó a cabo tomando en cuenta la viabilidad de los individuos llevados a homocigosis para determinar los diferentes niveles de letalidad portada en forma balanceada por las poblaciones.

Asimismo, la determinación de los componentes de valor adaptativo nos permiten caracterizar a la población y poder establecer comparaciones con otras poblaciones.

REVISION DE LITERATURA

Carga Genética

Los genes letales son originados por mutación de genes normales, y el significado de estas mutaciones radica esencialmente en que contribuyen al aumento de la variabilidad.

Wallace, (1970) señala que toda población que posea variación genética en relación al valor adaptativo, deberá por necesidad, poseer una carga genética.

Chetverikov, (1926) encontró el mecanismo que permitía cuantificar la variabilidad genética existente en -- una población, utilizando para ello Drosophila melanogaster, basándose en la viabilidad de los organismos en términos de números de descendientes dejados por pareja, constituyendo así diferentes categorías.

Muller en 1927 desarrolló técnicas que permiten obtener organismos en condición homocigótica para un determinado cromosoma, facilitando así una mejor caracterización de las categorías, posteriormente, en 1950 acuñó el término Carga Genética (Salceda, 1970).

Wallace, (1950) y Wallace y King, (1951) crearon la

técnica para determinar la Carga Genética en el cromosoma II de Drosophila, utilizando para ello los genes marcadores L y Cy que porta la línea mutante Cy-L/Pm. Las características fenotípicas de esta línea son: Alas rizadas (gene Cy) y ojos lobulados (gene L), ambos localizados en un mismo cromosoma II, y que resultan letales en condición homocigota, pero persisten debido a que están balanceados con un homólogo que porta el gene para ojos color ciruela (gene Plum), también letal en condición homocigota. Asimismo, una inversión en el cromosoma que lleva los genes CyL no permite el entrecruzamiento con su homólogo.

En lo concerniente a la frecuencia en que se presentan las mutaciones, Demerec (1937) observó que la frecuencia de las mutaciones espontáneas varían en las distintas líneas de Drosophila melanogaster. Encontró que la frecuencia de mutación de .0109 se debía al efecto de un gene recesivo en el segundo cromosoma (mu-F). Removiendo este gene, la frecuencia de las mutaciones recesivas letales decreció hasta 0.00075. Plought y Zwaitan (1941) trabajando con líneas diferentes llegaron a los mismos resultados.

Aunque la velocidad de mutación en machos puede ser similar a la de las hembras (Crow y Temin, 1964), han habido reportes en relación a que la velocidad de mutación

en hembras es substancialmente menor (Auerbach, 1941; -- Glass y Ritterhoff, 1956).

Se han hecho estudios comparativos de la velocidad de mutaciones espontáneas para el segundo y tercer cromosomas en los dos sexos de Drosophila melanogaster. No se encontraron diferencias significativas entre cromosomas o entre sexos en pruebas de 11,655 cromosomas. El promedio de la velocidad de mutación basada en una estimación directa (80 letales/11,655 pruebas), es igual a una tasa mutacional de .0069 (Bruce Wallace, 1968).

Cuando varias poblaciones son comparadas, las moscas no acarrean el mismo número de letales en un cromosoma en particular. Dobzhansky (1933) observó una diferencia significativa entre porcentajes de letales en el tercer cromosoma de Drosophila pseudoobscura de México y -- Guatemala (30 ± 4.2) y California (13.9 ± 1.0). Sin embargo, las moscas de la misma localidad portarán factores genéticos de viabilidad en cromosomas de igual tamaño (Band and Ives, 1963); Wallace et al. 1966; Paik, 1966), o proporcional a sus extensiones (Spassky et al. 1965) si la presencia de letales es un evento casual. En base a esto, pudieramos suponer que la carga genética que porte el -- cromosoma III de nuestra población tenga cierta semejanza con los resultados obtenidos para el II. Sin embargo, Allen (1969) analizando viabilidad para los cromosomas -

II y III en condición homocigota en seis poblaciones de Drosophila melanogaster en los E.U.A. encontró que tanto el cromosoma II como el III pueden mostrar diferencias - considerables en su contenido de genes letales, y atribuye estas diferencias a que algunos mecanismos de la selección natural que controlan la frecuencia de letales - bajo condiciones locales dadas, pueden ser diferentes para estos dos cromosomas heterólogos de aproximadamente - el mismo tamaño.

Bruce Wallace (1955) establece que, los cromosomas-deletéreos encontrados en las poblaciones son retenidos - por virtud de sus características en individuos heterocigotes. En general, esto sugiere que cualquier mutación - es retenida en una población porque es favorable portada en heterocigosis. No hay necesidad de que estas mutaciones sean favorables también en homocigosis y, por definición, la mayoría de las mutaciones encontradas dentro de una población serán heteróticas dentro del sistema genético de esa población.

Archie C. Allen (1969) dice: no hay duda que las poblaciones naturales de Drosophila acarrean variación genética oculta, pocas moscas en la naturaleza están libres de genes o complejos de genes que bajan su adaptabilidad cuando se llevan a condición homocigota. La frecuencia - de cromosomas drásticos acarreados por una población en-

heterocigosis varía considerablemente de una localidad a otra; así, en los E.U.A. Ives (1954) reporta promedios de 36.2% con un rango de 25.6 a 65.3% en nueve diferentes localidades; en Japón, Oshima y Kitagawa (1961) obtuvieron 12.9% de genes letales, con ligeras variaciones; en Colombia, Hoenisgsbiereg y de Navas (1965) para cinco diferentes poblaciones, obtuvieron un promedio de 18.2% -- con un rango de 9.2 a 25.3%. Cuando los semiletals son incluidos para estas poblaciones, el promedio aumentó a 37.8% con rangos de 25.3 a 48.1%. También en Colombia -- Wallace, Zouros y Krimbas (1966) reportan 44.7% de genes letales para el cromosoma II y 55.3% para el III; en Corea, Paik (1966) observó un promedio de 10.1% para el -- cromosoma II y 14.5% para el III, e incluyendo semi-letales, aumentó a 15.2% y 18.4% respectivamente.

Mukai, Chigusa y Yoshikawa (1965) sostienen la hipótesis de la heterocigosis, de acuerdo a la cual la viabilidad de los heterocigotes letales aumentan hasta llegar a un nivel óptimo, a partir del cual tiende a disminuir -- conforme aumenta el número de loci letales por cigote. -- Además, puede existir un efecto de posición de los letales (Mukai y Yamasaki, 1968), con resultados diferentes -- en posición cis y trans.

Existen varios trabajos donde se indica que los individuos heterocigotes portadores de genes letales pre --

sentan ventajas en valor adaptativo sobre los individuos libres de letales (Stern et al., 1952; Mukai y Burdick, 1959; Ytterborn, 1968; Oshima, 1969; Tano, 1971). Por otra parte, en otros experimentos, los efectos de los genes letales se han detectado en los heterocigotes con un efecto neutro, o bien se han considerado como deletéreos (Hiraizumi y Crow, 1960).

Algunos letales son detrimentales en sus portadores heterocigotes, otros pueden incrementar el valor adaptativo y aún otros pueden no tener efectos detectables (Ytterborn, 1968).

En general se ha encontrado que el efecto benéfico de genes letales sobre el valor adaptativo de sus portadores heterocigotes, se ve más favorecido en: complementos genéticos heterocigotes (Dobzhansky y Spassky, 1968) y dentro de niveles óptimos de heterocigosis en el complemento genético (Mukai, 1965; Kitagawa, 1967).

Los letales muestran una clara interacción con el complemento genético, el cual puede modificar sus efectos (Dobzhansky y Spassky, 1968). Asimismo, el comportamiento de los heterocigotes portadores de letales se ve afectado en función de diferentes rangos de temperatura fluctuante (Band, 1963; 1969; Tobari, 1966; Oshima y Watanabe, 1968).

Un número de genes letales en el segundo cromosoma de Drosophila melanogaster fueron descubiertos espontáneamente o inducidos por métodos artificiales. Estos letales serían eliminados de una población dada con diferente velocidad, de acuerdo a sus efectos detrimentales sobre la viabilidad de sus heterocigotes. Sin embargo, las frecuencias de letales heterocigotes son muy diferentes de una población a otra. En algunos casos, la frecuencia de genes letales de Drosophila melanogaster fue mantenida inesperadamente en alto nivel por un largo tiempo en poblaciones naturales (Burdick, 1961; Oshima, 1969; Watanabe y Oshima, 1970) o en cajas de población (Spiess et al., 1963; Ytterborn, 1968).

La carga genética puede ser alterada por el ritmo de las estaciones del año, la altitud y la latitud de la zona estudiada (Band, 1963); asimismo, puede ser alterada de un año a otro, aún en una misma localidad (Hoenigsberg et al. 1973).

El análisis de la carga genética en poblaciones naturales, ha permitido a los diversos investigadores, determinar la variabilidad existente en ellas, asimismo, permite conocer la dinámica poblacional, puesto que el monto de la carga genética puede fluctuar de localidad a localidad (Hoenigsberg y Navas, 1965) durante las diferentes estaciones (Band, 1963). Los cambios de frecuen-

cia de genes letales pueden detectarse a través del tiempo (Hoenigsberg et al. 1973).

Componentes de Valor Adaptativo.

Los análisis de componentes de valor adaptativo son de gran ayuda en el conocimiento de la constitución genética de una población.

Los trabajos de Buzzati-Traverso (1955) nos informan de métodos para determinar componentes genéticos de las poblaciones; tales métodos comprenden estudios sobre la viabilidad huevo-adulto, velocidad de desarrollo y longevidad.

Con respecto al componente productividad, las diferencias aunque pequeñas, indican que, en general, aquellos individuos que son heterocigóticos para un gene letal, tienen una mejor o igual capacidad de reproducirse. Esta ventaja les permite persistir en la población (Salceda, 1970).

Dobzhansky (1948) observó la persistencia de determinados arreglos cromosómicos en Drosophila pseudoobscura y Drosophila persimilis cuando se varían las condiciones ambientales, tales como temperatura, humedad y altitud, lo que sirve para analizar la competencia adaptativa por

tada por una población procedente de una determinada localidad.

Yuichiro Hiraizumi y James F. Crow (1960) estudiaron los efectos en heterocigotes sobre la viabilidad, fertilidad y velocidad de desarrollo y longevidad de Drosophila con cromosomas que son letales en homocigosis, indicando que no hay diferencia significativa en los efectos de heterocigotes con letales y semiletalles, pero aunados causan una reducción de 2.6% en la viabilidad. Los heterocigotes con letales, también tuvieron un desarrollo más lento. Hembras heterocigotas para un letal o semi-letal producen menos huevos en edad temprana aunque no hay una diferencia significativa en el total del tiempo de su vida-productiva. La longevidad de machos heterocigotes para letales es levemente reducida pero en hembras no se observa un efecto significativo. En general, heterocigotes para letales y semiletalles de una población natural tienen un efecto deletéreo apreciable en viabilidad y sobre componentes de adaptabilidad en adultos.

Salceda (1974) hace mención al trabajo realizado en el mismo año por Gallardo, Salceda y Márquez en el que encontraron valores de 24% a 90% de viabilidad cuando estudiaron el efecto de la consanguinidad sobre la viabilidad huevo-adulto. Esto permite señalar que poblaciones con baja viabilidad necesitan tener valores de fecundidad y fer

tilidad muy altos para poder sobrevivir.

La íntima relación entre la fecundidad de las hembras con letales en heterocigosis y la frecuencia de estos letales en equilibrio, es un importante factor en -- componentes de adaptabilidad y en la persistencia de letales.

MATERIALES Y METODOS.

Se fabricaron redes entomológicas especiales para el caso, con las que se colectó entre el 9 y 14 de Julio de 1975 una muestra de 200 moscas entre hembras y machos de la población de Drosophila melanogaster (Meigen) que se desarrolla en el lugar localizado entre los 25°25'30" Latitud Norte y 101°00'05" de Longitud Oeste, con una altitud de 1,585 mts. S.N.M. en la zona urbana de la ciudad de Saltillo, Coah. Dicha muestra se confinó en una caja de población bajo condiciones de laboratorio, de donde a su vez, ya establecida la población (dos generaciones después), se tomó una muestra representativa de 30 parejas que se utilizaron como progenitores para la obtención de las moscas necesarias para determinar componentes de adaptabilidad. Posteriormente se fueron extrayendo machos de la caja de población entre Septiembre y Octubre hasta completar 154, con el fin de determinar su carga genética. Dicho análisis se efectuó utilizando la línea CyL/Pm con que se cuenta en el laboratorio.

El equipo necesario, consistió en frascos lecheros 1/4 de litro y frascos homeopáticos, ambos con alimento en la base y con sus respectivos tapones de tela y algodón; 300 cucharas de plástico; un frasco anesteciador; frasco gotero con cloroformo; un embudo pequeño; aguja de disección; un pincel número 3; un extractor de moscas; un

un microscopio de disección con su respectiva platina y los componentes necesarios para preparar 20 litros de alimento. El medio alimenticio es a base de maíz, agar, levadura de cerveza, azúcares y desinfectantes, de acuerdo -- con la fórmula utilizada en el laboratorio de Drosophila de la U.A.A.A.N.

M E T O D O L O G I A :

FECUNDIDAD. - Es el promedio de postura diaria de -- una mosca hembra. Se midió este parámetro en forma individual y en grupos de 5 parejas. Para el primer caso, se -- utilizaron 100 parejas de Drosophila melagonaster que se colocaron en 100 frascos de 250 cc. y 100 parejas que se colocaron en grupos de 5 parejas en frascos de la misma -- capacidad. El alimento conteniendo carbón activado para -- proporcionar un medio de contraste y hacer más visibles -- las oviposiciones con auxilio del microscopio, se suministró por medio de cucharas que se cambiaron diariamente. -- Esta prueba tuvo una duración de 20 días.

PRODUCTIVIDAD.- Es el número de descendientes promedio que deja una hembra en un lapso de postura determinado. Se utilizaron para el caso 100 parejas que se colocaron en grupos de 5 en cada frasco de 250 cc. El alimento -- fué proporcionado por medio de cucharas que se cambiaron -- cada 24 horas trasvasándose a frascos de la misma capaci-

dad durante 6 ocasiones para formar las series A, B, C, D, E y F, de 20 frascos cada serie. Posteriormente se hicieron conteos a los 10, 12, 14 y 16 días de depositado el alimento con oviposiciones en cada serie para cuantificar el número de individuos producidos.

PESO CORPORAL. - Utilizando el material de la prueba de Productividad, se tomó una muestra de 500 hembras y 500 machos y se procedió a pesarlas independientemente, determinando así el peso por individuo.

ESTERILIDAD. - Consiste en la determinación de los individuos que estando en condiciones propicias no dejan descendencia. Se determina tanto la esterilidad masculina como la femenina. Para la primera se utilizan 100 machos y 300 hembras vírgenes, disponiendo a cada macho -- con 3 hembras en frascos individuales. Para la esterilidad femenina se procedió a la inversa. En ambos casos, - la evaluación se hizo a los 18 días, observando si hubo o no descendencia.

VIABILIDAD HUEVO-ADULTO. - Este parámetro se basa - en el porciento de huevos fértiles resultantes de una -- muestra conocida. Para hacer esta prueba, se utilizaron 200 moscas que se pusieron en frascos de 250 cc., tapa - dos con recipientes conteniendo alimento con carbón actiuvado, de donde a las 24 horas (con auxilio del microscopio)

pio) los huevecillos que se colocaron en grupos de 50 sobre bloques de alimento con carbón activado en frascos - de 1/4 de litro con alimento en la base, hasta completar 2,800 huevos y posteriormente se procedió a la cuantificación de la viabilidad huevo-adulto en su oportunidad.

VELOCIDAD DE DESARROLLO. - Con base en un período de postura determinado, se observó la cantidad de individuos que nacen diariamente. Este parámetro se midió utilizando los conteos hechos para la prueba de productividad, determinando la cantidad de individuos que nacieron diariamente, lo que permitió estimar la velocidad de desarrollo en un lapso de 6 días.

CARGA GENETICA. - Es la proporción de genes deletéreos que porta una población, y se determina a través de una serie de cruzas con la finalidad de llegar a tener cromosomas idénticos por descendencia para cada individuo proveniente de la naturaleza, detectándose de esta manera la presencia de genes deletéreos recesivos. Para este parámetro se analizaron 154 machos, que se fueron extrayendo de la caja de población mientras duró la investigación, para llevar a homocigosis el cromosoma II de su genotipo, utilizando para ello la técnica de - - - Wallace y King (Fig. 1), conocida como CyL/Pm, en la que los machos silvestres a analizar, son cruzados con hem -

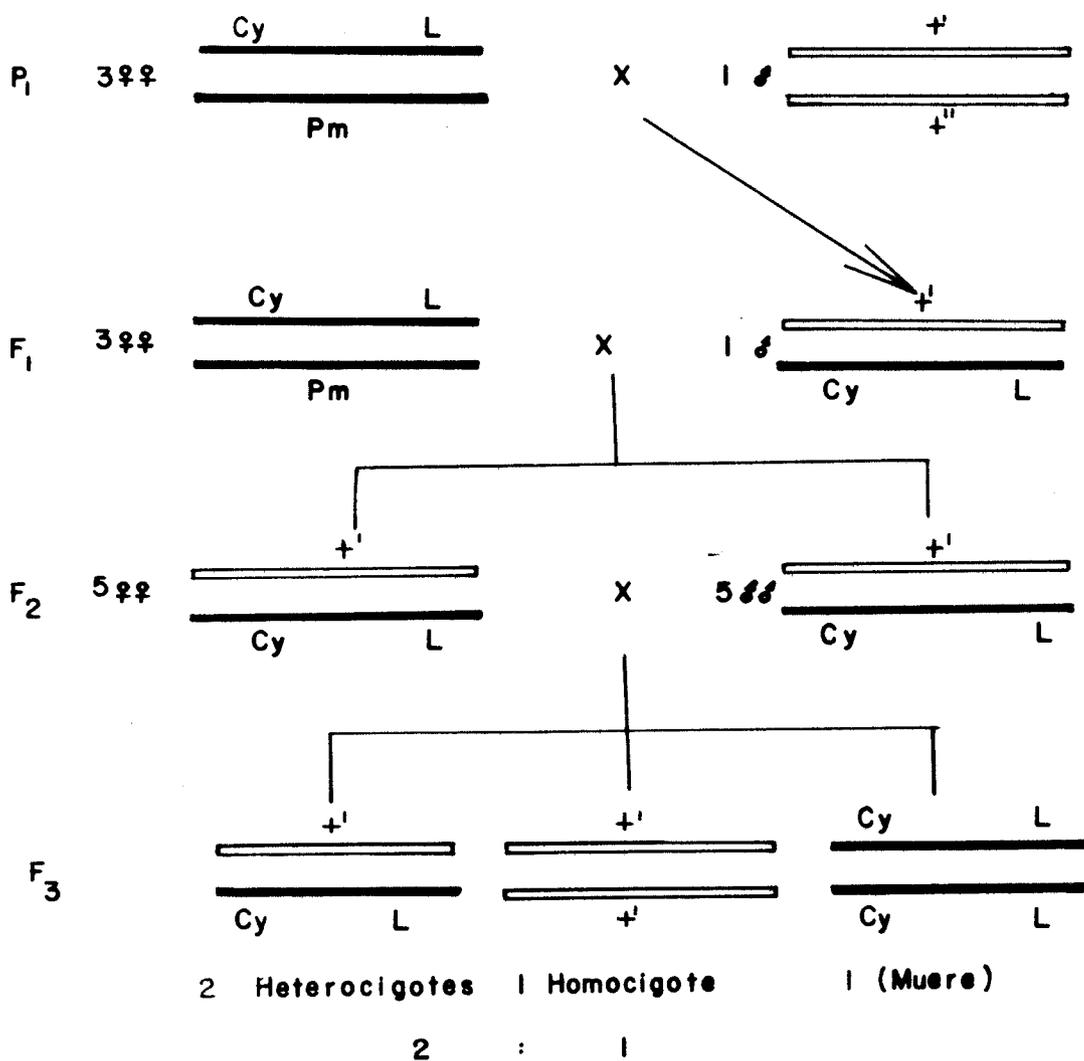


FIGURA 1. TECNICA CyL/Pm PARA AISLAR UN CROMOSOMA DE LA NATURALEZA Y COMPARAR SU INFLUENCIA EN LA VIABILIDAD DE LOS INDIVIDUOS QUE LO PORTAN EN ESTADO DE HOMOCIGOSIS EN RELACION AL HETEROCIGOTO.

bras vírgenes de la línea mutante CyL/Pm, y los descendientes F_1 machos con genotipo CyL/+, nuevamente se retrocruzan con hembras de la línea mutante para obtener F_2 con machos y hembras con igual genotipo (refiriéndonos exclusivamente al cromosoma II), de los que se toman 5 hembras y 5 machos, ambos conteniendo el mismo cromosoma II silvestre, así que al aparearse, esperaremos una proporción de dos CyL/+ por cada +/+ en caso de no haber genes letales, de lo contrario, la proporción varía según el efecto que en la viabilidad de los individuos homocigóticos se produzca.

Las cruzas se realizaron en frascos lecheros de 1/4 de litro con alimento sin carbón activado.

Para establecer el grado de viabilidad se categorizó a la población obtenida en 5 grupos basándose en lo que establecen Wallace (1950, 1955) y Wallace y King (1951). Se consideró letales a aquellos que mostraron una viabilidad de 0 a 3%; semi-letales a los que presentaron una viabilidad entre 3.1 y 16%. Los normales, considerando la proporción 2:1 que debería obtenerse en caso de no haber genes letales, equivale al 33% de homocigotes en la población, pero al apoyarse en una prueba de χ^2 se obtuvo un rango de 28 a 38%; superior a éste se consideraron como supervitales, e inferior, de 16.1 a 28% como sub-vitales, habiendo quedado la fijación de estos-

rangos como sigue:

LETALES de 0 a 3% de descendientes homocigotes
en relación a los heterocigotes produ-
cidos.

SEMI-LETALES..... de 3.1 al 16% de homocigotes.

SUB-VITALES de 16.1 a 28% de homocigotes.

NORMALES de 28.1 a 38% de homocigotes.

y SUPERVITALES ... más de 38% de homocigotes.

R E S U L T A D O S

Carga Genética.

Del total de 154 cromosomas analizados y basándonos en las categorías de viabilidad ya mencionadas, se obtuvieron los siguientes resultados:

<u>CATEGORIAS:</u>	<u>Núm. de Cromosomas.</u>	<u>Porcentajes.</u>	<u>Total de Individuos observados</u>
LETALES	51	33.12%	9,199
SEMI-LETALES	19	12.34%	3,888
SUB-VITALES	46	29.87%	11,155
NORMALES	37	24.02%	9,187
SUPERVITALES	1	0.65%	157
TOTAL :	154	100.00%	33,586

Para determinar la producción promedio de descendencia que se observó por hembra por día se dividió la producción total de cada 5 parejas entre 5 para obtener la producción total de cada pareja en las 6 series. Finalmente se dividió entre 6 y se obtuvo la producción promedio por día de cada hembra. Se hizo esto tanto para los heterocigotes como para los homocigotes, habiéndose observado los resultados que enseguida se detallan:

<u>CATEGORIAS.</u>	<u>HETEROCIGOTES.</u>	<u>HOMOCIGOTES.</u>
LETALES	6.01	0.00
SEMI-LETALES	6.11	0.71
SUB-VITALES	6.24	1.85
NORMALES	5.70	2.58
*SUPERVITALES	3.07	2.17

* (Este dato debe tomarse con reserva respecto a su confiabilidad por el bajo número de individuos y cromosomas analizados).

Utilizando los resultados de los conteos diarios se elaboraron curvas de velocidad de desarrollo poblacional con el fin de establecer comparaciones entre las diferentes categorías de viabilidad, utilizando para ello por - cientos acumulados. (Cuadros núms. 1 y 2 y Fig. 2)

CUADRO No. 1

PORCENTAJES ACUMULADOS DE LA VELOCIDAD DE DESARROLLO EN HOMOCIGOTES:

SEMILETALES:		SUB-VITALES:	
CONTEOS	%	CONTEOS	%
A los 10 días	9.66	A los 10 días	8.14
A los 12 días	45.07	A los 12 días	51.84
A los 14 días	78.55	A los 14 días	85.12
A los 16 días	100.00	A los 16 días	100.00

NORMALES:

CONTEOS	%
A los 10 días	19.13
A los 12 días	72.40
A los 14 días	96.19
A los 16 días	100.00

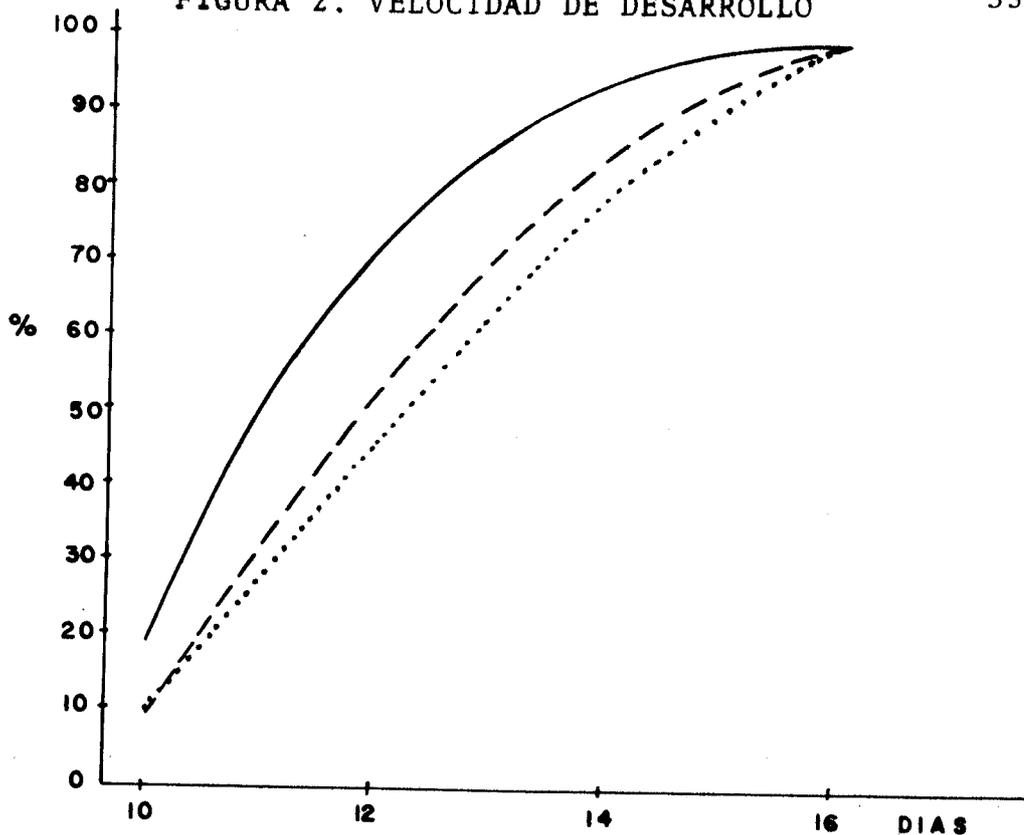
CUADRO No. 2

PORCENTAJES ACUMULADOS DE LA VELOCIDAD DE DESARROLLO EN HETEROCIGOTES:

LETALES:		SEMI-LETALES:	
CONTEOS	%	CONTEOS	%
A los 10 días	22.96	A los 10 días	29.07
A los 12 días	70.77	A los 12 días	68.05
A los 14 días	91.94	A los 14 días	90.55
A los 16 días	100.00	A los 16 días	100.00

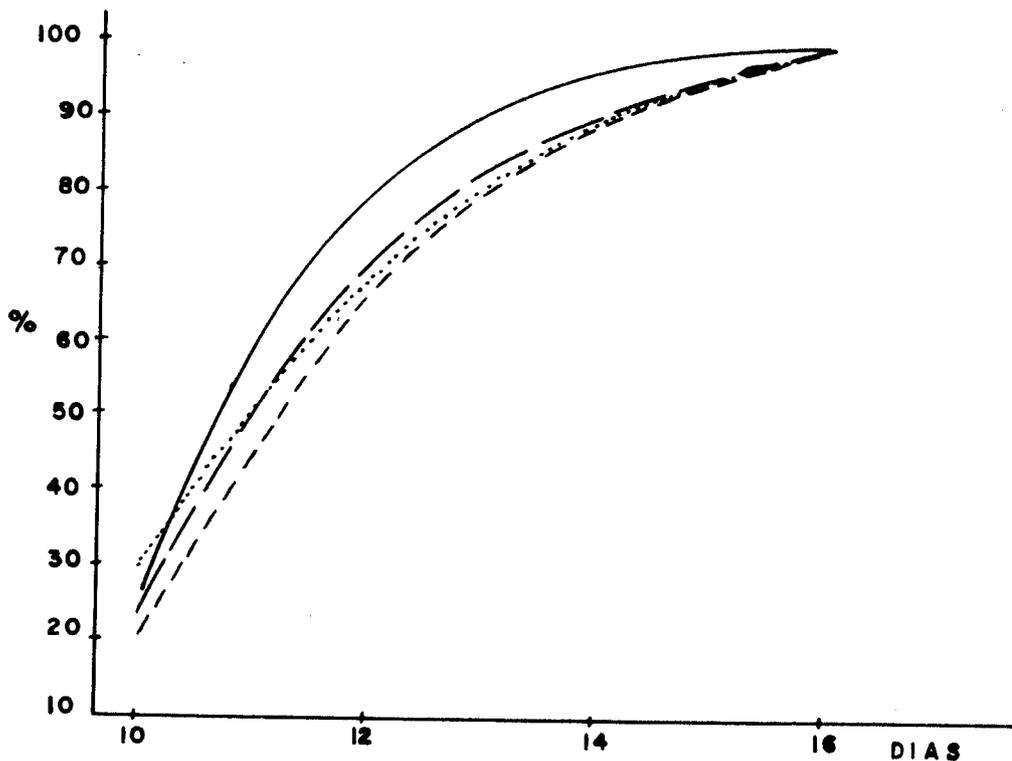
SUB-VITALES:		NORMALES:	
CONTEOS	%	CONTEOS	%
A los 10 días	20.03	A los 10 días	27.04
A los 12 días	67.02	A los 12 días	80.75
A los 14 días	91.44	A los 14 días	97.70
A los 16 días	100.00	A los 16 días	100.00

FIGURA 2. VELOCIDAD DE DESARROLLO



HOMOCIGOTES:

NORMALES.	_____
SUB-VITALES.	_____
SEMILETALES.	_____
LETALES.	_____



HETEROCIGOTES

Componentes de Valor Adaptativo.

A partir de una muestra de 30 parejas de moscas y siguiendo la metodología ya señalada, se estudiaron algunos componentes de valor adaptativo, consistentes en aquellos caracteres poligénicos que presentan los individuos y que son susceptibles de ser cuantificados. Dichos componentes determinan que los miembros que integran una población se adapten a un medio ambiente determinado.

Los resultados obtenidos se detallan en el Cuadro No. 3.

Se elaboró una gráfica en la que puede observarse la distribución de la fecundidad durante un lapso de 17 días a partir del quinto día de emergencia de las moscas. Se presenta también la gráfica obtenida por Espinoza, (1974) en Drosophila arizonensis, con el objeto de observar la similitud que guardan dichas distribuciones, Fig. 3.

Utilizando porcentajes acumulados se presenta otra gráfica comparativa de las especies melanogaster y arizonensis Fig. 4.

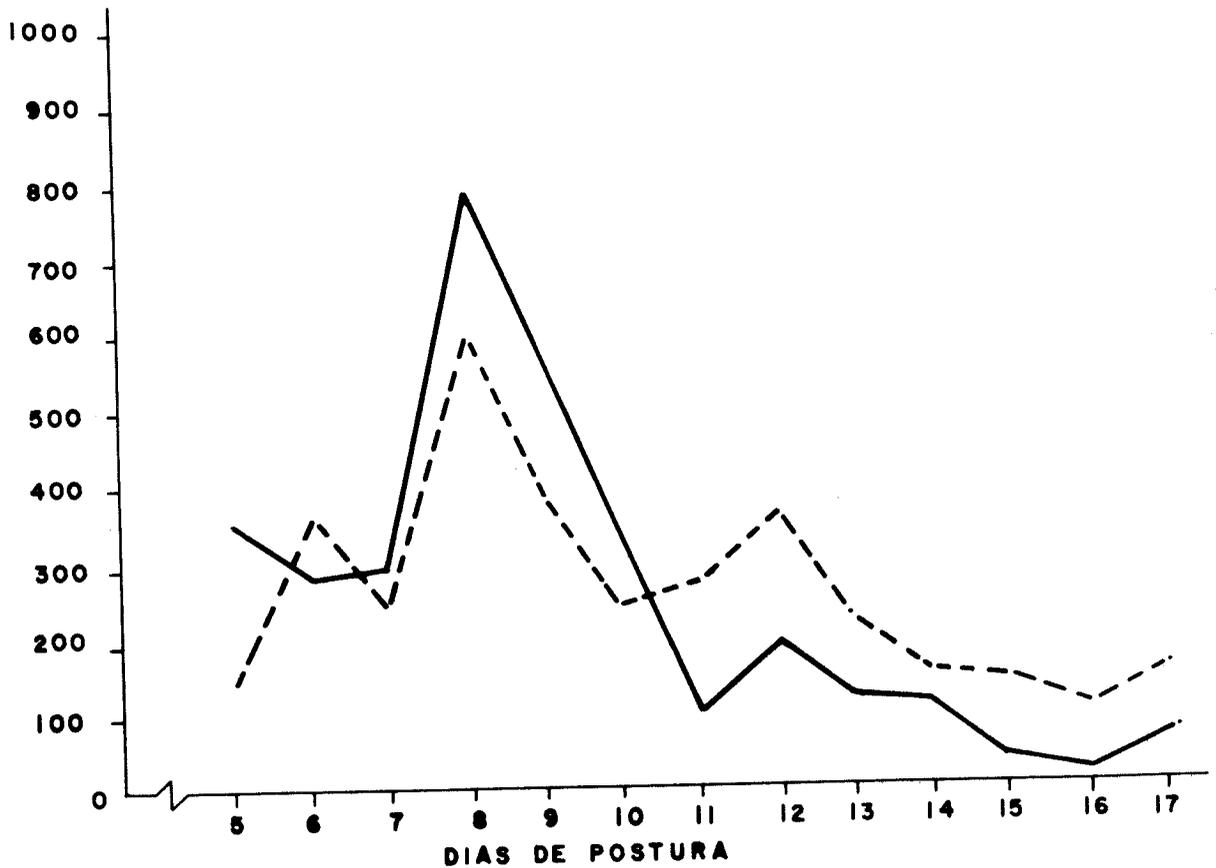
Una tercera comparación con Drosophila arizonensis es la correspondiente a velocidad de desarrollo, ya que no se encontraron datos de estos parámetros de otras poblaciones de melanogaster, Fig. 5.

CUADRO No. 3

VALORES OBTENIDOS EN VARIOS COMPONENTES DE VALOR ADAPTATIVO EN UNA POBLACION DE Drosophila melanogaster DE SALTILLO, COAH.

COMPONENTE	MUESTRA	VALOR.
Viabilidad huevo-adulto	2800 huevos	48.71%
Fecundidad:		
(5 parejas por frasco)	110 hembras	5812 huevos/19 días
	1 hembra	2.78 huevos/día
(1 pareja por frasco)	83 hembras	4665 huevos/20 días
	1 hembra	2.81 huevos/día
Productividad	100 parejas	4.81 entes diarios por mosca
Esterilidad:		
a) Femenina	100 hembras	1%
b) Masculina	100 machos	1%
Peso corporal:		
a) Hembras	500	1.26 mg/♀
b) Machos	500	.83 mg/♂
Proporción sexual	1494 ♀♀/1393 ♂♂	107.25 ♀♀/100 ♂♂

(Buenavista, Coah. 1975, Lab. Drosophila U.A.A.A.N.)



D. ARIZONENSIS —————

D. MELANOGASTER - - - - -

FIGURA 3. GRAFICA COMPARATIVA DE FECUNDIDAD ENTRE DROSOPHILA ARIZONENSIS Y DROSOPHILA MELANOGASTER. (BUENAVISTA, COAH., 1975. LABORATORIO DROSOPHILA).

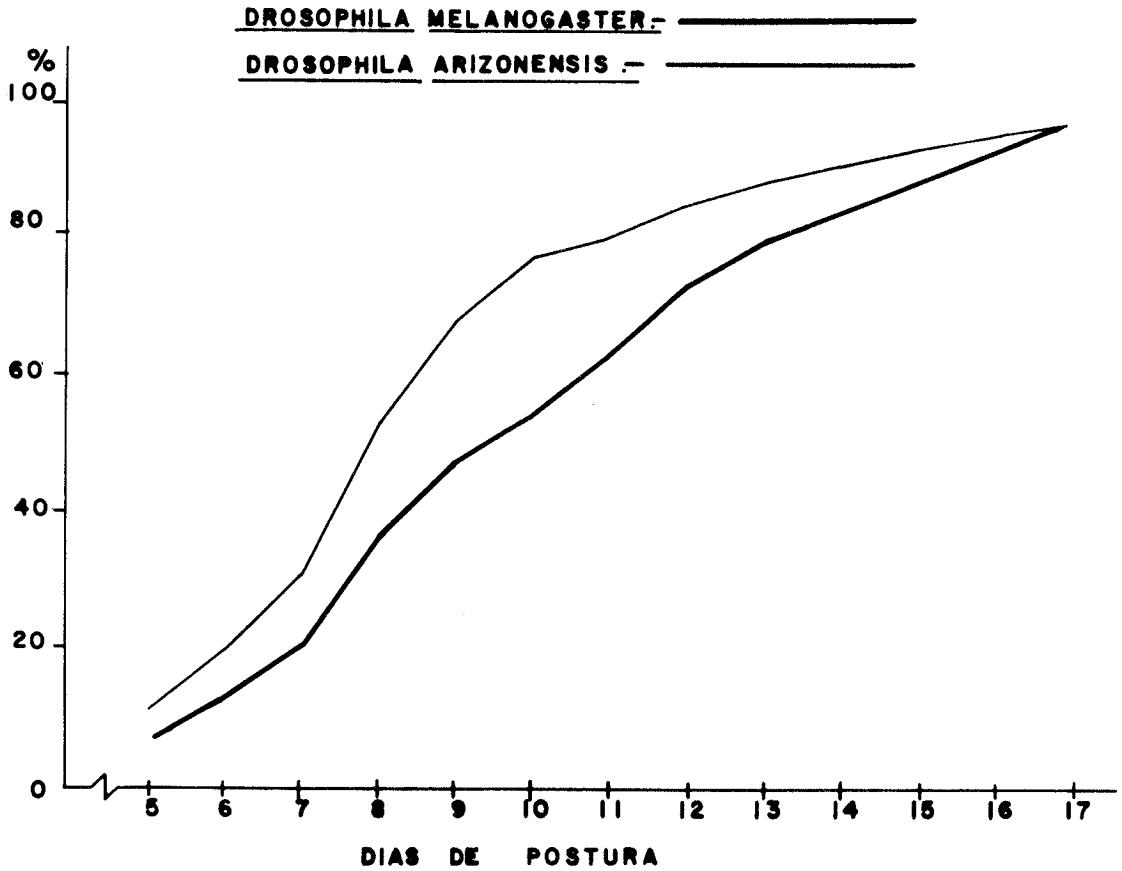


FIGURA 4. GRAFICA COMPARATIVA DE FECUNDIDAD ENTRE DOS ESPECIES DE DROSOPHILA. (BUENAVISTA, COAH.- 1975. LABORATORIO DROSOPHILA).

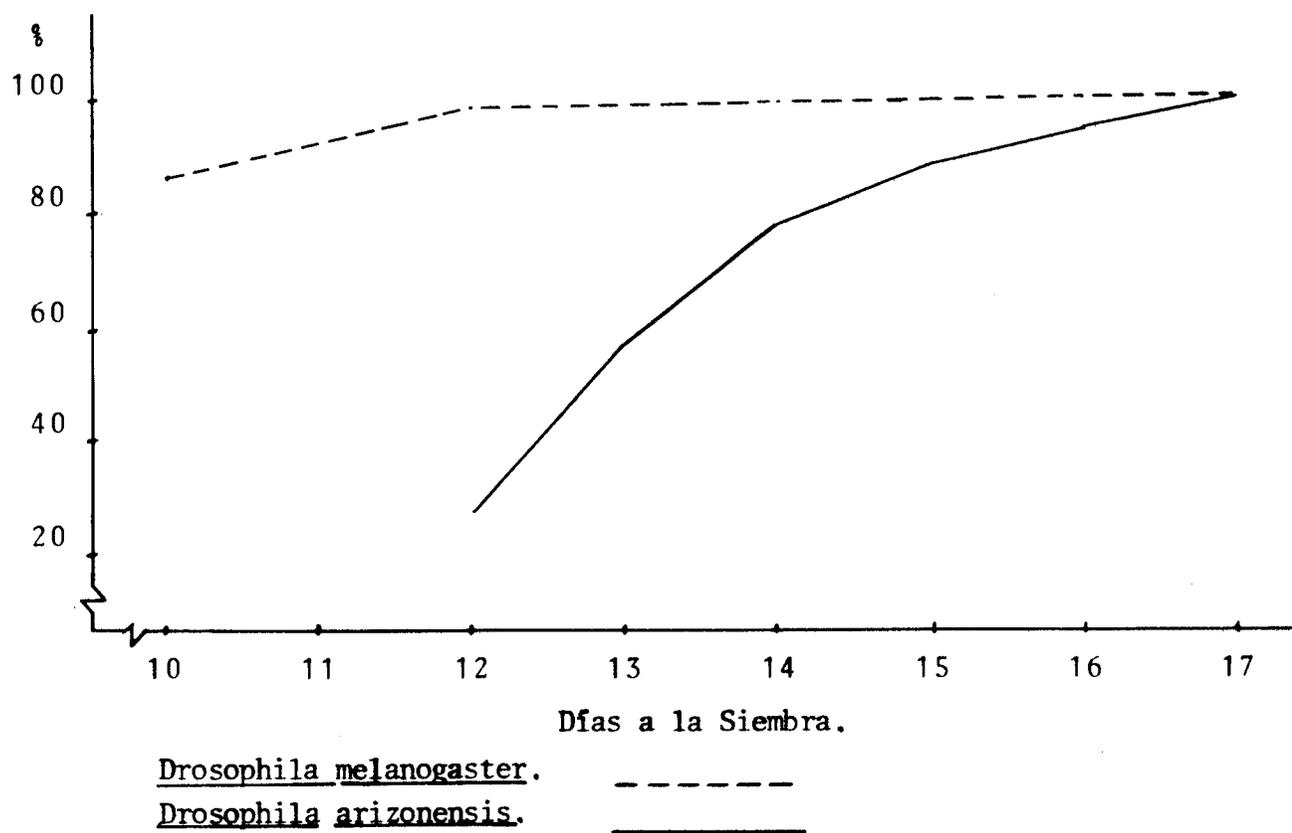


FIGURA 5. VELOCIDAD DE DESARROLLO, EXPRESADA EN PORCIENTOS ACUMULADOS DE DOS ESPECIES DE DROSOPHILA. (BUENAVISTA, COAH., 1975, LA BORATORIO DROSOPHILA).

DISCUSION Y CONCLUSIONES:

Los resultados obtenidos de los Componentes de Valor Adaptativo se confrontaron con los reportados por otros autores, así vemos que para viabilidad huevo-adulto Espinoza (1975) encontró 61.08% para Drosophila melanogaster colectada en Culiacán, Sin.; Salceda (1970) reporta en su población testigo de Drosophila melanogaster 84.20% y --- 85.27%; Buzzati-Traverso, (1955) obtuvo 61.79% en una línea y 60% en otra, y Gallardo (1973) encontró una viabilidad desde 44.28% hasta 75.60% en diferentes líneas de --- Drosophila melanogaster. De estas comparaciones iniciales, pudimos deducir que la población estudiada por nosotros con una viabilidad huevo-adulto de 48.71% es en general baja en relación a las mencionadas, por lo tanto, la población debía portar una alta proporción de genes con --- efectos que afectan este componente que debería ser ligeramente superior a la que porta la población analizada -- por Espinoza, proveniente de una región con latitud semejante a la nuestra.

En lo que respecta a fecundidad, se hicieron comparaciones con valores obtenidos por varios investigadores. De tal manera Gallardo, (1973) encontró valores de 3 a 12 oviposiciones diarias para diferentes grados de consanguinidad en Drosophila melanogaster; Salceda, (1974) en ---- Drosophila ananasae reporta 4.4 huevos por hembra por día,

y Espinoza, (1974) en Drosophila arizonensis observó 3.86 oviposiciones por día. Como puede verse, se carece de un dato concreto en Drosophila melanogaster para establecer comparaciones, pero considerando estos valores con los encontrados por nosotros que son de 2.78 y 2.81, vemos que la población Saltillo presenta una baja fecundidad con respecto a las mencionadas por otros autores.

La fecundidad es afectada por la competencia por alimento y espacio en que se desplaza el insecto. La máxima fecundidad en este trabajo se observó en el experimento de una pareja de moscas en un espacio de 250 cc.

El análisis de fecundidad es útil en cuanto a que nos indica la repercusión de la competencia en dicho parámetro, sin embargo, es necesario desarrollar una metodología que arroje datos más acordes con la realidad, -- pues pudo observarse que dicho parámetro se vio afectado seriamente por el manejo a que se sometieron las moscas.

La esterilidad detectada en nuestra población es muy baja si la comparamos con la encontrada por Espinoza, -- (1975) en Drosophila melanogaster de Culiacán, Sin.; quien reporta 12% en ambos sexos. Puede decirse que esta baja esterilidad en nuestra población contrarresta fuertemente el efecto de la baja viabilidad observada, lo que permite que se desarrolle una población más abundante.

El peso corporal puede compararse con el reportado por Espinoza, (1975) quien observó 1.57 mgs. como peso promedio por hembra y 0.97 mgs. por macho, en ambos casos superior a los encontrados por nosotros, que fueron de 1.26 mgs. por hembra y .83 mgs. por macho. Este dato se proporcionó sólo para aumentarse la información pues no se estableció la comparación.

Al observar la gráfica correspondiente a velocidad de desarrollo y con base en lo emitido por Salceda y Ramírez (1970) en cuestión de velocidad de desarrollo en relación a que la velocidad de desarrollo es inversamente proporcional a la pendiente de la curva que la representa en una gráfica, podemos observar que la encontrada por nosotros fué alta, (Fig. No. 5), lo que nos indica que la nancia de los individuos no está distribuída uniformemente en el tiempo considerado para la observación, lo que trae como consecuencia una mayor competencia por alimento en condiciones de confinamiento.

La productividad es una medida de la capacidad de adaptación de la población y consecuentemente de los genes que la misma porta.

La productividad obtenida por hembra fué de 4.81 individuos diarios, y dado que no se encontraron datos al respecto en Drosophila melanogaster, se mencionan los ob-

tenidos por Salceda (1974) en Drosophila ananasae, quien obtuvo 27.6 individuos por mosca por día y Espinoza (1973) en Drosophila arizonensis encontró una productividad de 12.15.

Comparando la carga genética encontrada, que fué de 33.12% de genes letales, con la reportada por Espinoza, (1975) en Culiacán, Sin. de 29.14%; y las reportadas por Salceda (1975) en Chapingo, Mex. 25.09%; Coyoacán, 29.89%; Mixcoac, D.F. 23.07%, Tuxtla Gutiérrez, Chis. 8.17% y Veracruz, Ver. 12.83%, observamos que el valor encontrado por nosotros es muy superior al encontrado en Tuxtla Gutiérrez, y ligeramente superior al de Culiacán, Sin.

Considerando que todas las muestras fueron analizadas durante el verano, la gran diversidad en valores de carga genética que portan las poblaciones, nos hace suponer que se presentan altos contenidos de genes letales cuando estos tienen en heterocigosis un valor alto de adaptabilidad al medio que les permite permanecer en la población. También se observaron fluctuaciones en comparaciones hechas con datos como los de Dadwood, (1961), quien reporta para una población de Egipto 29.40% para letales y semi-letales sumados, e Ives (1945) para Florida 61.3%, considerando también letales y semiletal en conjunto.

La carga genética observada es un tanto elevada, lo

que indica una alta variabilidad en la población.

La persistencia de genes letales, semi-letales y -- sub-vitales en una proporción tan alta, nos indica que - tienen ventajas selectivas y en consecuencia un alto valor de adaptabilidad en las condiciones del lugar en que se desarrolla esta población, y es también un indicador de la variabilidad genética, ya que los genes deletéreos son originados por mutación y esta a su vez es la responsable de la variabilidad genética de la población.

La velocidad de desarrollo poblacional en homocigotos fué mayor en la categoría de viabilidad de "normales" que en sub-vitales y semiletals, que tuvieron una velocidad de desarrollo semejante entre si (Fig.2), pero la productividad, como se observó, nos indica que la población heterocigota con genes deletéreos manifiesta más -- adaptabilidad al medio.

Se observó una mayor productividad en la categoría de sub-vitales, lo que indica una interacción de los genes deletéreos con el resto del complemento cromosómico obtenido por cruzamientos. Fué más productivo que el normal, presentando un efecto heterótico.

La productividad en la determinación de la carga genética para las diferentes categorías de viabilidad en -

los heterocigotes en todos los casos es superior a la obtenida directamente de la población original (con excepción de los supervitales), esto se atribuye a las condiciones diferentes de manejo a que fueron sometidas las moscas, ya que mientras que en el caso de la determinación de productividad de la población natural, se hicieron los trasvases de alimentos con oviposiciones cada 24 horas, cuando se determinó este parámetro para las diferentes categorías de viabilidad se trasvasaron las moscas y no sus oviposiciones, cada 48 horas. Esta mayor perturbación ocasionada por la técnica utilizada en el primer caso modifica el comportamiento de las moscas disminuyendo su productividad. Sin embargo, esto no quiere decir que las proporciones de las diferentes categorías de viabilidad se alteren en cuanto a la relación que guardan entre sí.

Otra consideración que debe ser tomada en cuenta, es el hecho de que los cromosomas II silvestres llevados a homocigosis están interaccionando con el 75% del complemento cromosómico de la línea CyL/Pm.

Tomando en cuenta todos los resultados que hemos obtenido y considerando las hipótesis que están establecidas sobre la presencia de genes deletéreos y su efecto en las poblaciones, podemos concluir que los genes letales detectados en el cromosoma II presentan un efecto he

terótico en la productividad.

Asimismo, podemos afirmar que como resultado de la interacción de los genes deletéreos en todos sus niveles portados en condición heterocigota en el cromosoma II de la población de Drosophila melanogaster estudiada por nosotros, se vió incrementado el parámetro de productividad, siendo más fuerte este efecto en la categoría de sub-vitales. Por otra parte, se encontró que el gene supervital detectado, al interaccionar con el resto del genomio disminuyó la productividad a un nivel inferior que el que muestran los individuos libres de letales.

Si aunamos a lo anterior la alta fertilidad y una viabilidad un tanto baja, veremos que en general la población muestra un efecto de "equilibrio" que mantiene su adaptabilidad en general dentro de los límites reportados por otros autores.

SUGERENCIAS :

Considerando que este es un trabajo preliminar aún cuando arroja abundante información, deberán realizarse posteriormente otros trabajos que lleven a determinar la estructura genética de la población, como sería el análisis de los letales encontrados mediante un diseño dialéctico, con el objeto de determinar la cantidad de genes deletéreos que están actuando en el genotipo de esta población, e incluso llegar a la identificación de estos genes a través de mapeo, asimismo, pueden establecerse comparaciones con los letales portados en Drosophila melanogaster de otras localidades, y observar si se trata de los mismos genes que en homocigosis presentan efectos deletéreos, y su relación con la latitud y altitud.

También sería conveniente realizar muestreos a través de las diferentes estaciones del año y analizar sus variaciones en cuanto a componentes de adaptabilidad y carga genética con el objeto de determinar como influyen las diferentes condiciones ambientales en estos parámetros.

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

- Allen, A.C. 1969. Lethal frequencies on second and third chromosomes in populations of Drosophila melanogaster Genetics 63: 629-637.
- Ayala, F. 1965. Evolution of Fitness in Experimental --- Populations of Drosophila serrata. Science, - 150: 903-905.
- Band, H.T. 1963. Genetic structure of populations II. -- Viabilities and variances of heterozygotes - in constant and fluctuating environments. --- Evolution 17: 307-319.
- Band, H.T. and P.T. Ives. 1963. Comparison of lethal and semilethal frequencies in second and third - chromosomes from a natural population of --- Drosophila melanogaster. Can. J. Genet. Cytol. 5:351-357.
- Buzzati-Traverso, A.A. 1955. Evolutionary changes in --- components of fitness and other polygenic -- traits in Drosophila melanogaster. Heredity- 9, 153-186.
- Crow, J.F., and R.G. Temin. 1964. Evidence for partial - dominance of recessive lethal genes in natural populations of Drosophila. Am. Naturalist -- 98: 21-33.
- Crumpacker, D.W. 1967. Genetic Load in Maize (Zea mays L.) and Other Cross-Fertilized Plants and ----- Animals. Evolutionary Biology Vol. I: 306-424.

- Crumpacker, D.W. 1966. Allelism and Overdominance of --- Chlorophyll Genes in Maize. Genetics 54: --- 1307-1314.
- Chetverikov, S.S. 1926. On certain features of the ----- evolutionary process from the viewpoint of - modern genetics. J. Exptl. Biol. (Russian) - 2: 3-54.
- Dawood, M.M. 1961. The genetic load in the second ----- chromosomes of some populations of Drosophila melanogaster in Egypt. Genetics 46: 239-246.
- Dawood, M.M. 1969. Larval viability and genetic load in- Drosophila melanogaster . Genetics 62: 811 - 818.
- Dawson, P.S. 1968. A mutant gene maintained at high ---- frequency in spite of complete selection --- against the homozigote. Genetics 59: 537-542.
- Demerec, M. y B.P. Kaufmann. 1962. Introducci3n a la gen3tica y citogen3tica de Drosophila ----- melanogaster. Traducci3n del Ingl3s por R. - F3lix Estrada. Comisi3n Nacional de Energfa- Nuclear. M3xico. 56pp.
- Dobzhansky, Th. 1933. Genetics of natural populations. IV Mexican and Guatemalan populations of ----- Drosophila pseudoobscura. Genetics 24: 391-- 412.
- Dobzhansky, Th. 1948. Genetics of Natural Populations -- XVI. Altitudinal and Seasonal Changes Produced by Natural Selection in Certain Populations-

of Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis. Genetics, 33: 158-176.

Dobzhansky, Th., and B. Sppassky, 1968. Genetics of ----
Natural Populations. XL. Heterotic and -----
Deleterious Effects of Recessive Lethals in-
Populations of Drosophila pseudoobscura. ---
Genetics 59: 411-425.

Espinoza, J. 00. Algunos componentes de valor adaptativo
en una población natural de Drosophila -----
arizonensis (Patterson and Wheeler) Revista-
Agrociencia. Chapingo. México.

Espinoza, J. 1975. Componentes Genéticos de una Población
Natural de Drosophila melanogaster de Culia-
cán, Sin. Tesis de Maestría, Rama de Genéti-
ca del Colegio de Postgraduados en la Escue-
la Nacional de Agricultura, Chapingo, Mex. -
47pp (mimeografiada).

Gallardo, R.C. 1973. Efectos de la consanguinidad sobre-
algunos componentes de valor adaptativo ----
(fitness) en la mosca del vinagre (Drosophila-
melanogaster, Meigen), Tesis M.C. Chapingo,-
México. Rama de Genética del Colegio de Post
graduados en la Escuela Nacional de Agricul-
tura. 60pp (mecanografiada).

Glass, B., and R.K. Ritterhoff, 1956. Spontaneous-mutation
rates at specific loci in Drosophila males -
and females. Science 124: 314-315.

Hadorn, E. 1961. Developmental Genetics and Lethal Factors.
London Methuen and Co. Ltd.

- 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. y Y.G. de Navas. 1965. Population ----
genetics in the american Tropics. I. Concealed
recessives in different bioclimatic regions.
Evolution 19: 506-513.
- Hoenigsberg, H.F., L.E. Castro, L.A. Granobles, and A. -
Saez. 1973. Population genetics in the -----
American Tropics. IX. Rhythmic genetic -----
changes that prove the adaptative nature of-
detrimental load in *Drosophila melanogaster*-
from Caracolisito, Colombia. En. *Genes, ----*
enzymes and populations. Ed. Adrian M. Srb.-
Plenum press. New York-London. p. 281-299.
- Ives, P.T. 1945. The genetic structure of american -----
populations of *Drosophila melanogaster*, ----
Genetics 30: 167-196.
- Ives, P.T. 1954. Genetic changes in American populations
of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad.*
Sci. U.S. 40: 87-92.
- Kitagawa, O. 1967. Interaction in fitness between lethal
genes in heterozygous condition in *Drosophila-*
melanogaster. *Genetics* 57: 809-820.
- Marinkovic, D. 1967. Genetic loads affecting fertility -
in natural populations of *Drosophila -----*
melanogaster. *Genetics* 57: 701-709.

- Mettler, L.E., S.E. Moyer and Ken-Ichi-Kojima. 1969. ---
Genetic loads in cage populations of -----
Drosophila. Genetics 54: 887-898.
- Mukai, T., and A.B. Burdick. 1969. Single gene heterosis
associated with a second chromosome recessive
lethal in Drosophila melanogaster. Genetics-
44:211-232.
- Mukai, T., S. Chigusa and 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.
Genetics 52: 493-501.
- Mukai, T., and T. Yamasaki. 1968. The Genetic Structure-
of Natural Populations of Drosophila -----
melanogaster.V. Coupling Repulsion Effect of
Spontaneous Mutant Polygenes Controlling ---
Viability. Genetics 59: 513-535.
- Muller, H.J. 1927. Artificial Transmutation of the gene.
Science 66: 84-87.
- Muller, H.J. 1950. Our load of mutations. Am. J. Hum. --
Genet. 2: 111-176.
- Nair, P.S. 1969. Genetic load in Drosophila robusta. ---
Genetics 63: 221-228.
- Oshima, C. and O. Kitagawa. 1961. The persistence of ---
deleterious genes in natural populations of-
Drosophila melanogaster. Proc. Japan Acad. -
37: 158-162.

- Oshima C. 1969. Persistence of Some Recessive Lethal --- Genes in Natural Populations of Drosophila melanogaster. Japan J: Genetics 44. Suppl. - 1: 209-216.
- Oshima, C. and T.K. Watanabe. 1968. Viability of Lethal-Heterozygotes Under Fluctuating Environment.- Natl. Inst. Gen. Japan 18: 77-79.
- Salceda, V.M. 1967. Recessive Lethals in Second Chromosome of Drosophila melanogaster with Radiation -- Histories. Genetics 57: 691-699.
- Salceda, V.M. 1970. Algunos componentes genéticos de cuatro poblaciones experimentales de Drosophila melanogaster. Tesis Doctoral. México. UNAM.- 61pp. (mecanografiada).
- Salceda, V.M. y J. Ramírez. 1970. Velocidad de Desarrollo Diferencial entre Portadores de Genes Letales y No-letales y su importancia en la Heterosis. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Tomo XXXI, 359-370.
- Salceda, V.M. 1975. Carga genética en poblaciones naturales de Drosophila melanogaster (Meigen) de diferentes localidades de México. Memorias del 10° Congreso Nacional de Entomología. México.
- Salceda, V.M. y A.J. Gallo. 1974. Algunos componentes de valor adaptativo en una población natural de Drosophila ananassae. (En prensa).
- Sankaranarayanan, K. 1964. Genetic Loads in Irradiated -

Experimental Populations of Drosophila -----
melanogaster. Genetics, 50: 131-150.

Sankaranarayanan, K. 1965. Further Data on the Genetic -
Loads Irradiated Experimental Populations of
Drosophila melanogaster. Genetics, 52: 153 -
164.

Sankaranarayanan, K. 1966. Some Components of the Genetic
Loads in Irradiated Experimental Populations
of Drosophila melanogaster. Genetics, 54: --
121-130.

Sankaranarayanan, K. 1967. Influence of Selection on the
Viability of Irradiated Experimental -----
Populations of Drosophila melanogaster.
Genetics, 57: 687-690.

Tano, S. 1971. Persistence of Recessive Lethal Genes on-
the Second Chromosome of Drosophila -----
melanogaster in Experimental Populations.
Japan J. Genetics Vol. 46, N° 3: 159-167.

Temin, R.G. 1966. Homozygous Viability and Fertility ---
Loads in Drosophila melanogaster. Genetics,-
53: 27-46.

Tobari, I. and M. Murata 1970. Effects of X rays on ----
genetic loads in a cage population of -----
Drosophila melanogaster. Genetic 65: 107-119.

Tobari, J. 1966. Effects of Temperature on the Viability
of Heterozigotes of Lethal Chromosomes in --
Drosophila melanogaster. Genetics 53:249-259.

- Tracey, M.L. and F.J. Ayala. 1974. Genetic load in ----- natural populations: is it compatible with - the hypothesis that many polymorphisms are - maintained by natural selection?. Genetics - 77: 569-589.
- Wallace, B. 1950. Autosomal lethals in experimental ---- populations of Drosophila melanogaster. Evolution 4: 172-174.
- Wallace, B. 1955. Studies on irradiated populations of - Drosophila melanogaster. J. Genet. 54: 280 - 293.
- Wallace, B. 1968. Mutation rates for autosomal lethals - in Drosophila melanogaster. Genetics 60: 389-393.
- Wallace, B. 1970. Genetic load. Its biological and ----- conceptual aspects. Prentice-Hall, Inc., --- Englewood Cliffs, N.J. 116pp.
- Wallace, B. and J.C. King. 1951. Genetic changes in ---- populations under irradiation. Amer. Nat. 85: 209-222.
- Wallace, B. and C. Madden. 1953. The frequencies of sub- and supervitals in experimental populations- of Drosophila melanogaster. Genetics 38: 456-470.
- Wallace, B., E. Zouros and C.B. Krimbas. 1966. Frequencies of second and third chromosome - lethals in a Tropical population of Drosophila melanogaster. Amer. Nat. 100 No. 912: 245 - 251.

Watanabe, T.K., and C. Oshima, 1970. Persistence of ----
lethal genes in Japanese natural populations
of Drosophila melanogaster. Genetics 64: 93-
106.

Ytterborn, 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.