

EMBRAPA
AINFO / CNPMA



TESIS DE MAESTRIA EN CIENCIAS

Estructura genetica de una ...
1977 TS-PP-1977.00423



CNPMA-10240-1

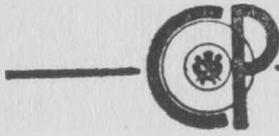
ESTRUCTURA GENETICA DE UNA POBLACION
NATURAL DE DROSOPHILA MELANOGASTER
ORIGINARIA DE URUAPAN, MICHOACAN.

CELIA MARIA MAGANHOTTO DE SOUZA SILVA



ESCUELA NACIONAL DE AGRICULTURA
COLEGIO DE POSTGRUADOS
Chapingo, México

1977.00423



ESCUELA NACIONAL DE AGRICULTURA
COLEGIO DE POSTGRUADOS
Chapingo, México

RAMA DE GENETICA

ESTRUCTURA GENETICA DE UNA POBLACION
NATURAL DE DROSOPHILA MELANOGASTER
ORIGINARIA DE URUAPAN, MICHOACAN.

CELIA MARIA MAGANHOTTO DE SOUZA SILVA

T E S I S

Presentada como requisito parcial
para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

Esta tesis fue realizada bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS, ESPECIALISTA EN
GENETICA

Chapingo, Méx., 22 de Marzo de 1977

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO


DR. VICTOR MANUEL SALCEDA

ASESOR


DR. GUILLERMO CARRILLO

A mis padres

Que con su ayuda hicieron posible la culminación de
mi carrera.

A mis hermanos

Denize

Edilson

Solange

Simone

AGRADECIMIENTOS

La culminación del presente trabajo es el resultado del estímulo y apoyo constante en los momentos más difíciles brindados por mi esposo.

Mi más sincero agradecimiento al Dr. Guillermo Carrillo C. y al Dr. Salvador Miranda C. por su inapreciable auxilio en el asesoramiento y revisión de este trabajo.

Al Dr. José Molina Galan por el gran interés que puso en la realización de mis estudios.

A la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria EMBRAPA por brindarme la oportunidad de hacer estos estudios.

A la Sra. Marina O. de Molina y Sra. Maria do Socorro M. R. Santos por su ayuda técnica.

A los amigos que supieron serlo en la época en que más necesité de ellos.

DESEO EXPRESAR MI SINCERO RECONOCIMIENTO AL
DR. VICTOR MANUEL SALCEDA, POR LA IDEA DEL
TEMA, LA INAPRECIABLE ORIENTACION, LA REVI-
SION DEL MANUSCRITO, LA CORRECCION DEL ESPA
ÑOL, EN ESTE TRABAJO Y EL CONSTANTE APOYO
QUE ME BRINDO DURANTE MI PERMANENCIA EN LA
RAMA DE GENETICA.

CONTENIDO

	Pag.
Lista de Figuras -----	v
Lista de Tablas -----	vi
Resumen -----	1
Introducción -----	4
Revisión de Literatura -----	9
Materiales y Métodos -----	10
Resultados -----	20
Discusión	
Carga Genética -----	35
Viabilidad -----	39
Efecto de la proporción sexual -----	42
Componentes de valor adaptativo -----	44
Conclusiones -----	47
Bibliografía -----	48

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Sistema de cruas para detectar cromosomas letales en los cromosomas X, II y III en *D. melanogaster*.
- Figura 2. Curvas de velocidad de desarrollo expresada en porcentaje acumulado para el cromosoma X.
- Figura 3: Curvas de velocidad de desarrollo, expresada en porcentaje acumulado para el cromosoma II.
- Figura 4: Curvas de velocidad de desarrollo, expresada en porcentaje acumulado para el cromosoma III.

LISTA DE TABLAS

- TABLA 1: Frecuencia de letales y semiletal para el cromosoma II de *D. melanogaster* de Uruapan-Mich.
- TABLA 2: Frecuencia de letales y semiletal para el cromosoma III.
- TABLA 3: Valores de carga genética considerando los cromosomas II, III e interacción II+III.
- TABLA 4: Frecuencias de las diferentes clases de viabilidad para el cromosoma II.
- TABLA 5: Frecuencias de las diferentes clases de viabilidad para el cromosoma III.
- TABLA 6: Frecuencias de las diferentes clases de viabilidad considerando los cromosomas II, III e interacción II+III.
- TABLA 7: Frecuencias de las diferentes categorías de viabilidad con respecto a la proporción sexual para el cromosoma X.
- TABLA 8: Frecuencias de las diferentes categorías de viabilidad con respecto a la proporción sexual para el cromosoma II.
- TABLA 9: Frecuencias de las diferentes categorías de viabilidad con respecto a la proporción sexual para el cromosoma III.
- TABLA 10: Valores de los componentes de valor adaptativo para una población de *D. melanogaster* de Uruapan-Mich.
- TABLA 11: Valores de velocidad de desarrollo para el cromosoma X.
- TABLA 12: Valores de velocidad de desarrollo para el cromosoma II.
- TABLA 13: Valores de velocidad de desarrollo para el cromosoma III.

RESUMEN

Fu  realizado el an lisis de la composici n gen tica de una poblaci n natural de *D. melanogaster* procedente de Uruapan Mich., estudiando simult neamente el efecto limitado al sexo de los cromosomas X, II y III, as  mismo se determin  la variabilidad gen tica "oculta", es decir, la carga gen tica y su efecto sobre algunos componentes de va los adaptativo, tales como: velocidad de desarrollo; viabi lidad huevo-adulto, fecundidad y esterilidad tanto masculi i na como femenina.

Los sistemas de apareamiento requeridos a lo largo del experimento se basaron en los establecidos por Wallace (1950), Wallace y King (1951) en lo concerniente a los cro mosomas II y III, as  como el sistema descrito por Gallo (1970) para el an lisis del cromosoma X.

El estudio comprendi  el an lisis de 243 genomas, los cuales para un an lisis m s minucioso correspondieron por un lado a 131 cromosomas X y 119 cromosomas II y III simul t neos (la reducci n del n mero original a estos valores se describen en el texto).

Al hacer el an lisis de las frecuencias de letales y semiletales existentes en los cromosomas II y III se obser v   que los valores conjuntos de las mencionadas frecuencias

correspondieron a 6.4% para el segundo cromosoma y de 9.93% para el tercero, siendo por lo tanto estos valores más bajos que los reportados en la literatura. Por otra parte el análisis respectivo para el cromosoma X no indicó frecuencia alguna por no aparecer genes con estas características.

El análisis referente a la viabilidad para cada una de las posibles combinaciones de cromosomas no demostró diferencia significativa entre los valores medios de viabilidad de aquellos individuos en condición homocigótica para las clases normales y subvitalas dentro del cromosoma III, por otra parte se encontraron diferencias al compararse los valores para los cromosomas X y II.

Fue realizado el análisis para las interacciones respectivas pudiendo citarse la diferencia existente para interacción entre los cromosomas II y III para las categorías subvitalas y subletales con respecto a las otras categorías.

La velocidad de desarrollo demostró ser mayor en individuos homocigotos para los cromosomas II y III no ocurriendo lo mismo en el cromosoma X en donde la ventaja estuvo a favor del heterocigoto.

Con lo que respecta al análisis de fecundidad, esta fue determinada en un conjunto de 240 parejas, las cuales dieron un total de 29472 descendientes que equivalen a 21

moscas por hembra por día.

La viabilidad huevo-adulto fué determinada a partir de una muestra de individuos extraída de la caja de población, comprendió el análisis de 2400 huevecillos de los cuales 41.87% alcanzo el estado adulto.

Los valores de esterilidad fueron nulos para el sexo femenino, y de 1% para el masculino.

INTRODUCCION

Los factores evolutivos conocidos actualmente (mutación, selección, flujo genético, oscilación génica, deriva genética) al mismo tiempo que garantizan la variabilidad genética y promueven las diversificaciones de las poblaciones, también generan como un sub-producto las cargas genéticas.

A partir del trabajo pionero de Chetverikov (1927) varias especies del género *Drosophila* y en especial de *D. melanogaster* han sido material favorito para relacionar el estudio de las cargas genéticas con componentes biológicos de valor adaptativo.

La mayoría de los autores se han preocupado en determinar las frecuencias de genes letales y semiletales en un solo cromosoma; existen sin embargo, relativamente pocos estudios referentes al análisis conjunto y simultáneo de 2 ó mas cromosomas, entre ellos podremos mencionar los trabajos de Spiess y Allen (1961), Band y Ives (1963), Wallace, Zouros y Krimbas (1966), Paik (1966) y Allen (1966 y 1969), todos ellos utilizando como organismo de estudio *D. melanogaster*.

Estos estudios convergen en el análisis de frecuencias de cromosomas portadores de genes deletéreos presentes en poblaciones de diferente origen geográfico, como también estudios comparativos de la mayor ó menor ocurrencia de este

tipo de genes en las diferentes épocas del año.

Los genes deletéreos portados en condición heterocigota por diferentes individuos que forman parte de una población varían considerablemente en frecuencia de una localidad a otra, además cuando son llevados a condición homocigótica disminuyen los valores de algunos de sus componentes de valor adaptativo. Por lo tanto la presencia de genes recesivos deletéreos en las poblaciones dependerá de sus efectos sobre el valor adaptativo manifestado en los organismos portadores cuando éste gene se encuentra en condición heterocigótica.

Para explicar este fenómeno se han desarrollado 2 teorías a saber:

- 1) La clásica la cual dice que los genes letales recesivos aún en condición heterocigótica ocasionan disminución en el valor adaptativo (fitness), según lo expresado por Wallace y King (1951), Oshima y Kitagawa (1961), Kitagawa (1967).
- 2) La teoría del balance que dice que el efecto aditivo de varios letales recesivos en condición heterocigota son ligeramente ventajosos al compararse con la media de viabilidad de los organismos libres de letales como lo manifiestan Dobzhansky y colaboradores (1960), Wallace (1965), Wallace y Maden (1965).

El concepto de carga genética se ha ido desarrollando a través de aportaciones teóricas y experimentales de algunos eminentes investigadores, tales como Haldane, Chetver-

kov, Timofeef-Ressovsky, Morton, Crow y Muller, entre otros. La carga genética ha sido definida por Crow (1958) como "la cantidad proporcional en que el promedio del valor adaptativo ó de cualquier otro fenómeno biológico medible de una población, es reducida con relación a aquella del genotipo óptimo".

La carga genética de una población puede ser determinada mediante una serie de cruces que permitirán llevar a condición homocigota uno o mas cromosomas provenientes de muestras de una o varias poblaciones. Tales técnicas han sido ampliamente descritas por Wallace (1950), Wallace y King (1951) y Gallo (1970).

Al analizar los valores de carga genética para los diferentes cromosomas se ha encontrado que este valor es mínimo cuando el análisis se refiere al cromosoma X cuya frecuencia para genes letales no sobrepasa al 1%; no así para los autosomas en los cuales existe un alto rango de variabilidad.

El efecto limitado al sexo femenino estudiado por Kerr y Kerr (1952), Descher (1964) y Gallo (1970), en poblaciones naturales de *D. melanogaster* ha demostrado la importancia de esta categoría génica en los sistemas haplo-diploides, esto es importante puesto que en poblaciones cuya reproducción es mediante en sistema de fecundación cruzada, los genes portados en el cromosoma X, con un efecto limitado al sexo femenino, aumentan la variabilidad genética, lo cual

proporciona al sistema haplo-diploide una mayor plasticidad genética igualable a los otros sistemas diploides.

El efecto limitado al sexo fué examinado en función de las frecuencias de machos y hembras que aparecen entre los descendientes de los cruzamientos realizados para el aislamiento y subsecuente formación de homocigotos de cromosoma silvestre. Esto ha sido hecho fundamentalmente para el análisis mediante las técnicas Muller 5 (basc) para el cromosoma sexual.

En *Drosophila* el cromosoma X es el poseedor de la mayoría de los genes determinantes del sexo femenino y los genes portados en los cromosomas II y III los determinantes del sexo masculino, Kerr (1962 y 1966).

En el presente trabajo nos avocamos al estudio simultáneo del efecto limitado al sexo femenino para los cromosomas X, II y III; determinación de la variabilidad genética oculta o carga genética, para los tres cromosomas mayores; la constitución genética de la población en relación a las frecuencias de diferentes categorías genéticas originadas por diferencia en viabilidad y finalmente el efecto de estas categorías sobre los siguientes componentes de valor adaptativo: velocidad de desarrollo, fecundidad, complementando el estudio con las comparaciones pertinentes y además la determinación de la viabilidad huevo-adulto, esterilidad femenina y masculina en una población natural de *D. melanogaster*, Meigen, provenientes de Uruapan, Mich. y mantenida en

laboratorio en una caja de población.

REVISION DE LITERATURA

Dentro de los insectos del orden Dipterae se encuentra el género *Drosophila* establecido en 1823. A este género pertenece la especie *D. melanogaster*, Meigen (1830), la cual presenta una amplia distribución geográfica, no encontrándose se en las zonas árticas.

Una población de esta especie, procedente de Uruapan, Mich., sirvió para el presente análisis.

Dubinín y colaboradores (1937), Dubinín y Tiniakov -- (1945), Dobzhansky y Wright (1942 y 1943), Dobzhansky y colaboradores (1955), Dobzhansky y Spassky (1947 y 1954) iniciaron los estudios referentes a la carga genética en poblaciones naturales, los primeros en Rusia analizando *D. melanogaster* y los segundos, poblaciones originarias del oeste de Estados Unidos de la especie *D. pseudoobscura*, estos estudios revelaron que las poblaciones naturales presentan un alto grado de frecuencia para genes deletéreos de varios tipos.

Por otra parte los diversos estudios mostraron que las frecuencias en letalidad pueden variar de acuerdo con el origen geográfico de la población analizada, por otra parte se ha podido determinar que *D. melanogaster* en el continente americano se encuentra formando grandes poblaciones que presentan continuidad anual tanto en zonas tropicales y

subtropicales como también en zonas templadas. Sin embargo, esta condición no se encuentra en poblaciones de la misma especie originarios de Rusia ó bien poblaciones americanas del mismo género incluyendo *D. pseudoobscura*, *D. hydei*, *D. immigrans* y *D. virilis*.

En general se puede corroborar la existencia de una diferencia en la frecuencia de genes letales para todas las poblaciones analizadas en Rusia, consideradas como un grupo y todas las americanas como otro, existiendo dudas referentes a si dichas diferencias son reales o no, presumiblemente originadas por la estructura y comportamiento de las poblaciones de esta especie en ambos continentes. Las diferencias entre diversas poblaciones americanas de *D. melanogaster* con respecto a la frecuencia de genes letales parece debida a habitats distintos, Ives (1944).

Los estudios de Timofeeff-Ressovsky (1940) y de Dobzhansky y Wright (1943) referentes a la distribución y dispersión de *D. melanogaster* llegan a concluir que esta especie puede también presentar un tamaño pequeño de población que caracteriza a las otras especies de *Drosophila*.

Dawood (1969) comparó la magnitud de la carga genética en *D. melanogaster* de Egipto con la carga genética de diferentes localidades de los Estados Unidos, la incidencia de letales y semiletales para el segundo cromosoma, obtenida por Ives (1945) en Massachussets fue de $48.8 \pm 2.2\%$ en el

período de 1938 a 1956 y de $35.9 \pm 1.4\%$ en el período 1947-1952, y para las poblaciones de Florida $65.3 \pm 2.6\%$ en el período 1940-1942 y de $51.1 \pm 4.4\%$ en 1951, los datos obtenidos por Dawood en Egipto corresponden a $29.61 \pm 2.6\%$ siendo por lo tanto un valor significativamente mas bajo que aquellos encontrados por Ives en las zonas mencionadas.

Estudios realizados en poblaciones originarias de Israel y analizadas por Goldschmidt (1951), Goldschmidt y colaboradores (1955) demuestra que las frecuencias para letales y semiletals corresponden a un valor de $39.1 \pm 1.4\%$, valor que difiere del obtenido para Egipto y puede semejarse a los valores de Massachussets en el período de 1947-1952.

Los datos obtenidos por Hoenigsberg y Navas (1965) en poblaciones de *D. melanogaster* originarios de Colombia, demuestran la existencia de una considerable carga genética variable desde valores de 9% hasta aquellos de 25%.

En México Salceda (1976a y 1976b), Espinoza, Salceda y Carrillo (1976), Espinoza (1976) y Rocha (1976) en un análisis que comprende a nueve localidades diferentes ecológicamente señalan valores para la carga genética en el segundo cromosoma desde 8.17% hasta 39.76% exclusivamente para frecuencia de letales en el segundo cromosoma siendo necesario mencionar que cuando se toman en cuenta los semiletals, los valores correspondientes a la carga se incrementan.

Por otro lado Salceda y Gallo (1976) haciendo un estu-

dio conjunto para la carga genética en los cromosomas II y III señalan, al hacer un análisis comparativo entre las poblaciones por ellos estudiado y otros estudios similares, las diferencias en interacciones existentes y el efecto de estas sobre la carga genética.

Por otra parte, los diferentes datos obtenidos a partir de los estudios de carga genética permiten ya sea en forma experimental o bien mediante un análisis mas refinado de los datos, la posibilidad de cuantificar en términos de viabilidad el efecto de un gene letal portado en un determinado cromosoma originandose de esta forma diferentes categorías genéticas (letales, subletales, subvitalas, normales, supernormales) como lo señalaron Wallace y King (1951) mismo que fué utilizado entre otros por Espinoza y Salceda -- (1976) para poblaciones Mexicanas.

El efecto de genes letales ó semiletas en diferentes combinaciones cromosómicas ha sido utilizado por varios autores y bajo diferentes aspectos.

Así, Hiraizumi y Crow (1950) encontraron que heterocigotos para letales y semiletas provenientes de una población natural no mostraron efecto deletéreo en la viabilidad pre-adulto ni en componentes de valor adaptativo.

Band e Ives (1963) al someter experimentalmente los cromosomas II de *D. melanogaster* portadores de genes letales en diferentes combinaciones con cromosomas marcadores, a dos condiciones de temperaturas constantes 17°C y 25°C, con

cluyeron que la carga genética es fundamentalmente del tipo balanceada.

Wallace y Dobzhansky (1962) no encontraron evidencias de pérdida de viabilidad de heterocigotos para cromosomas portadores de genes que son letales, semiletales o subvitalles lo cual apoya la teoría del balance.

Medidas referentes al efecto de las diferentes categorías cromosómicas, en términos de viabilidad, con relación a la influencia que pueden tener sobre otras características tales como aquellas de valor adaptativo han sido llevadas a cabo por diversos autores tratando de encontrar correlaciones adecuadas.

Algunos intentos han sido llevados a cabo con respecto a la carga genética para dos cromosomas analizados simultáneamente. Son de nuestro interés aquellos realizados en *D. melanogaster*, que, como se mencionó, son pocos sobresaliendo los trabajos de Spiess y Allen (1961), Band e Ives (1963), Wallace, Zouros y Krimbas (1966), Paik (1966) Allen (1966 y 1969) y mas recientemente en poblaciones mexicanas, Salceda y Gallo (1976), todos ellos corresponden a muestras de diferentes orígenes geográficos y señalan no solo el valor de la carga genética para cada cromosoma en particular sino para la interacción entre ambos cromosomas.

Los valores encontrados por Salceda y Gallo (1976) fluctúan en las tres categorías (cromosoma II, cromosoma III, interacciones cromosoma II+III) desde 15.2% hasta 54.72%

Estudios similares han sido llevados a cabo para otras especies del género *Drosophila* pudiendo citar entre ellos los trabajos de Dobzhansky y Spassky (1953) para *D. pseudoobscura* y *D. persimilis* en poblaciones naturales de Estados Unidos y las de Dobzhansky y colaboradores (1963) para *Drosophila pseudoobscura* de Colombia.

Así mismo se tienen datos referentes a *Drosophila prosaltans* y *D. willistoni* (citado por Strickberger 1970).

Si bien los estudios referentes a carga genética por un lado y los que se refieren a los componentes de valor adaptativo por otro han sido extensamente utilizados, en estudios referentes a la estructura de poblaciones naturales, no fué sino a fines de la década de 1960 en la cual empezó a aparecer información y se ve la influencia de los primeros sobre los segundos.

Así, Marinkovic (1967) detectó una disminución de 4.6% en la viabilidad huevo-adulto de individuos de *D. pseudoobscura* que portaron un cromosoma II en condición homocigota en relación a aquellos que lo presentaron en condición heterocigota, sin embargo el promedio de la progenie de hembras heterocigoras portadoras de letales y heterocigotas libres de letales fué el mismo.

Así mismo Sved y Ayala (1970) desarrollaron un método a través del cual puede ser evaluado el valor adaptativo (Fitness) para organismos homocigotos encontrado así, para el segundo cromosoma libre de letales de *D. pseudoobscura* un

valor de este parámetro de ± 0.30 . Posteriormente Sved (1971) realizó un estudio similar en *D. melanogaster* con valores de 0.15 y finalmente Mourão, Ayala y Anderson (1972) determinaron un valor de 0.33 para *D. willistoni*.

Posteriormente Tracey y Ayala (1974) lograron medir este valor en poblaciones experimentales de *D. melanogaster* analizando simultáneamente los cromosomas II y III, encontrando un valor de 0.12 y 0.13 respectivamente.

Por otro lado Dawood (1969) relaciona la carga genética y viabilidad larvaria, encontrando además cierto efecto de la densidad de población.

Finalmente estudios relativos a componentes de valor adaptativo han sido ampliamente analizados por diversos investigadores, entre los cuales podremos mencionar como pionero el de Buzzati-Traverso (1955), existiendo indudablemente en época reciente una serie de trabajos entre los cuales podemos mencionar: Espinoza (1976) en *D. arizonensis*; Salceda y Gallo (1975) en *D. ananassae*; además de otros más específicos cuyas aportaciones son mencionadas en las dos últimas referencias.

MATERIALES Y METODOS

El presente estudio fue realizado en el laboratorio de *Drosophila* de la Rama de Genética del Colegio de Postgraduados, utilizandose como material de estudio una población de *D. melanogaster* colectada en la ciudad de Uruapan, Mich., del 25 al 27 de agosto de 1973, que constituyó la muestra a partir de la cual se formó una población la cual fué mantenida en cajas de población desde esta fecha. La muestra original consistió de 360 ♂♂ y 242 ♀♀.

Las cajas de poblaciones utilizadas en el laboratorio consisten en una caja de plástico con 12 oradaciones en el fondo de la caja, en las que se conecta la boca de frascos que contiene alimento. Cada tercer día se cambia alimento fresco. Tienen lateralmente ventanillas cubiertas con tela de alambre de cobre que permiten la aereación.

Por otra parte se tienen en el laboratorio varios cultivos de las líneas:

sc^{s1} B In=Sw^a sc⁸ (Muller-5), específica para el cromosoma X.
SMI al² CySP²/Pm, In (3LR) Ubx¹³⁰, Ubx¹³⁰ e^s/Sb, específica para los cromosomas II y III.

Todos los apareamientos necesarios fueron llevados a cabo en frascos lecheros de 1/4 de litro, previamente esterilizados, con la cantidad de alimento normalmente utilizado, este es un atole que tiene la siguiente composición.

Agua destilada	5000 cc
Agar-Agar en fibra	60 gr
Harina de Maíz	250 gr
Azúcar (sacarosa)	140 gr
Dextrosa	100 gr
Levadura de cerveza de samargada en polvo o en escamas	60 gr
Agua destilada	800 gr
Acido propiónico	20 cc
Tegosept	20 cc

Todos los cultivos así como la caja de población fueron mantenidos a temperatura constante de $25^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$.

El procedimiento general consistió en la extracción semanal de 20 machos provenientes de la caja de población, los cuales mediante una serie de cruza, que se describen adelante nos permitieron en la F_3 tener los cromosomas silvestres en condición homocigótica. Normalmente un macho de esta condición genotípica se cruzaba con tres hembras.

El sistema de cruza a que antes hicimos mención fué descrito originalmente por Wallace y King (1951) el cual se refiere a los autosomas, sin embargo, el esquema general para los tres cromosomas fué descrito por Gallo y Salceda (comunicación personal).

La figura No. 1 nos representa en forma esquemática los apareamientos realizados.

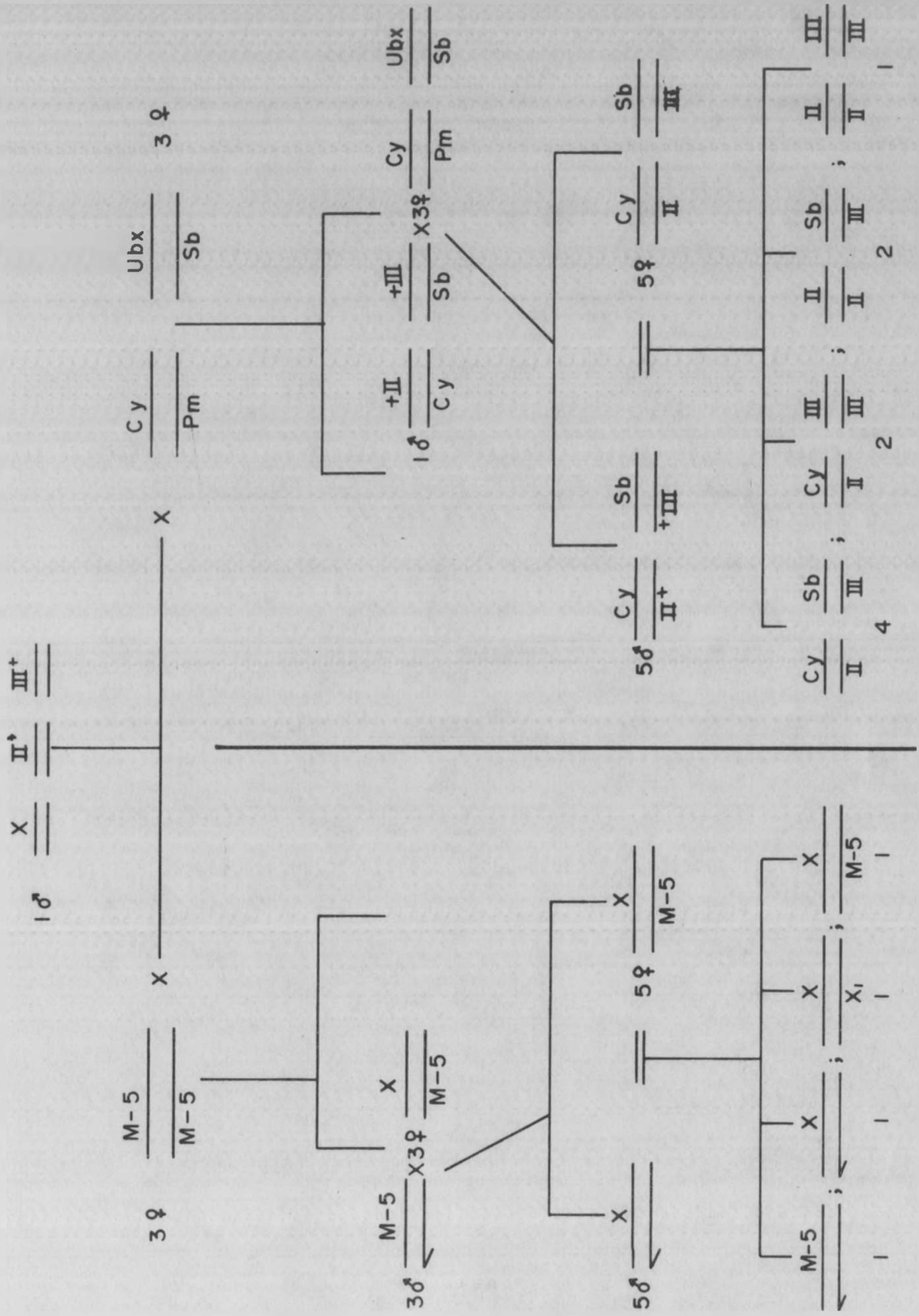


Fig 1.- SISTEMA DE CRUZAS PARA DETECTAR CROMOSOMAS LETALES EN LOS CROMOSOMAS X, II y III EN *D. melanogaster*

Por otra parte, la prueba de fecundidad se llevó a cabo extrayendo un número considerable de machos y hembras a los cuales se permitió aparearse en condición de menor densidad para obtener un número de descendientes suficiente, que nos permitiría posteriormente utilizar cinco parejas, a partir de las cuales, mediante dos trasvases sucesivos cada 48 horas nos permitiría en condiciones óptimas determinar el número de descendientes por hembra por día, en un período de postura de 6 días. Así mismo siguiendo la técnica descrita por Salceda y Ramírez (1970) pudo utilizarse el mismo material para la determinación de la velocidad de desarrollo, esta técnica también fue empleada en el último paso de los apareamientos con lo cual fué posible tener por un lado el valor para este parámetro de la población y por otro de cada uno de los cromosomas en diferentes condiciones.

Los individuos provenientes de la prueba de fecundidad fueron utilizados para de viabilidad huevo-adulto, colocando un número suficiente en un frasco vacío tapado con una caja de petri en la cual se había puesto el medio del cultivo obscurecido con carbon activado, esto nos permitiría por contraste ver y coleccionar los huevecillos y transferirlos en grupos de 50 a frascos con alimento, donde se aseguraban condiciones óptimas para su desarrollo. Al cabo de 18 días se contaron el número de adultos emergidos y por calculos aritméticos se determinó el valor de este parámetro.

La esterilidad tanto masculina como femenina se llevó

a cabo mediante el apareamiento de machos y hembras virgenes extraídos de la población de la misma manera que los de la prueba de fecundidad y apareados con individuos aislados de similar manera de la línea Canton-S, utilizando tres hembras de esta línea y un macho de la población en estudio para la determinación de esterilidad masculina y 3 machos Canton-S y una hembra de la caja de población para esterilidad femenina.

Para el análisis de los resultados se utilizó fundamentalmente el criterio porcentual, sin embargo en la determinación de diferentes categorías de cromosomas, letales, semiletales, etc., acudimos a la metodología de Wallace y King (1951) para los autosomas, y la de Gallo (1970) para el cromosoma X. Por otra parte, para las diferentes clases de viabilidad se consideró el diseño utilizado por Wallace y Madden (1953).

RESULTADOS

Una vez pasado el período de muestreo en el cual se analizó un total de 243 machos, se procedió a hacer una selección de agrupamiento de las hojas de datos, primero eliminando para todos los datos aquellas determinaciones de hojas (cada hoja correspondió a un cromosoma llevado a condición homocigótica) que habían tenido un total de descendientes inferior a 80 individuos. Posteriormente los cromosomas X fueron agrupados y se determinó en ellos las diferentes categorías mediante la técnica descrita por Gallo (1970) las frecuencias de dichas categoría aparecen en la tabla (7), cuando el análisis correspondió, al efecto limitado al sexo. Así mismo el cúmulo de letales, semiletales, etc. es tán representados en la tabla (7).

Para los autosomas las frecuencias de letales, semiletales, etc. están también presentados en las tablas (1, 2 y 3). Los datos referentes a la viabilidad de los diferentes tipos de combinaciones cromosómicas pueden observarse en las tablas (4, 5 y 6). Por otra parte, un estudio comparativo referente a las diferentes viabilidades y el efecto de la proporción sexual en forma conjunta para los 3 cromosomas se representan en las tablas (7, 8 y 9).

Con respecto a los componentes de valor adaptativo los datos de fecundidad, esterilidad masculina y femenina y

viabilidad están concentrados en la tabla 10.

Las tablas 11, 12 y 13 así como las figuras 2, 3, 4, representan los valores de la velocidad de desarrollo para cada uno de los cromosomas en particular, interacciones res pectivas y el valor de la población per se que nos servirá como punto de comparación.

TABLA 1. Frecuencia de letales y semiletals para el cromosoma II de *D. melanogaster* de Uruapan-Mich.

CLASES	CROMOSOMAS POR CLASE	%
Letales	8	6.11
Semiletals	5	3.82
Normales	117	90.07
T O T A L	130	100.00

Los datos expresados en esta tabla provienen de cruizas entre ♂ Cy/Pm y ♀ Ubx/Sb, según procedimiento descrito en Materiales y Métodos. En las tablas siguientes se utilizó la misma metodología y las mismas líneas.

TABLA 2: Frecuencias de letales y semiletals para el cromosoma III.

CLASES	CROMOSOMAS POR CLASE	%
Letales	4	3.20
Semiletals	4	3.20
Normales	117	93.60
T O T A L	125	100.00

TABLA 3: Valores de carga genética considerado los cromosomas II, III e interacción II+III.

CLASES	% CROMOSOMA II	% CROMOSOMA III	% CROMOSOMA II + III
Letales	6.11	3.20	14.82
Semiletales	3.82	3.20	61.36
Normales	90.07	93.60	23.82
T O T A L	100.00	100.00	100.00

TABLA 4: Frecuencias de las diferentes clases de via
bilidad para el cromosoma II.

CLASES	RANGO CONSIDERADO POR CLASE	CROMOSOMAS POR CLASE	%
Supervitales	mayor que 38%	71	60.68
Normales	28% a 38%	34	29.06
Subvitales	15% a 28%	12	10.26
T O T A L		117	100.00

TABLA 5: Frecuencias de las diferentes clases de viabilidad para el cromosoma III.

CLASES	RANGO CONSIDERADO POR CLASE	CROMOSOMAS POR CLASE	%
Supervitales	mayor que 38%	37	31.62
Normales	28% a 28%	56	47.86
Subvitales	15% a 28%	24	20.52
T O T A L		117	100.00

TABLA 6: Frecuencia de las diferentes clases de viabilidad considerando los cromosomas II, III e interacción II + III.

CLASES	RANGO CONSIDERADO POR CLASE	% CROMOSOMA II	% CROMOSOMA III	% CROMOSOMA II + III
Supervitales	Mayor que 38%	60.68	31.62	5.88
Normales	28% a 38%	29.06	47.86	13.72
Subvitales	15% a 28%	10.26	20.52	80.40
TOTAL		100.00	100.00	100.00

TABLA 7: Frecuencias de las diferentes categorías de viabilidad con respecto a la proporción sexual para el cromosoma X.

5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165
																1	3	5	14	14	14	15	13	14	10	9	8	3	3	1	2	2
SEMI LETALES = 0																	SUB VITALES = 4 3.05%					NORMALES = 75 57.25%					SUPER NORMALES = 52 39.69%					

* Proporción sexual $\frac{\text{♂}}{\text{♀}} \times 100$

** Número de cromosomas por categoría

En esta tabla se expresan los resultados de las cruzas entre ♀ M-5 y ♂ Cy/Pm. El procedimiento se encuentra descrito en Materiales y Métodos.

TABLA 8: Frecuencias de las diferentes categorías de viabilidad con respecto a la proporción sexual para el cromosoma II.

5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165														
	1	1	2	2	2	2	2	3	3	7	3	5	3	10	4	5	8	5	6	10	8	4	5	5	3	4	4	1	3																	
SEMI LETALES = 13 11.11 %																	SUB VITALES = 45 38.46 %										NORMALES = 38 32.48 %										SUPER NORMALES = 21 17.95 %									

* Proporción sexual $\frac{\text{♀}}{\text{♂}} \times 100$

** Número de cromosomas por categoría.

TABLA 9: Frecuencia de las diferentes categorías de viabilidad con respecto a la proporción sexual para el cromosoma III.

5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165*			
			1			1	1			2	1	2	1	3	4	6	8	3	1	8	3	1	13	4	3	4	2	2	1	4	1	2	**		
SEMI LETALES = 3 3.66 %									SUB VITALES = 27 32.93 %									NORMALES = 29 35.37 %									SUPER NORMALES = 23 28.05 %								

* Proporción sexual $\frac{\text{♀}}{\text{♂}} \times 100$.

** Número de cromosomas por categoría.

TABLA 10: Valores de los componentes de valor adaptativo para una población de *D. melanogaster* de Uruapan-Mich.

ESTERILIDAD	VIABILIDAD HUEVO-ADULTO	FECUNDIDAD
Masculina - 1% femenina - 0%	71.84%	21 descendientes x ♀ x día

TABLA 11: Valores de velocidad de desarrollo para el cromosoma X. Los valores corresponden a porcentos de emergencia.

CONTEOS	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	CONTROL
12 días	58.46	61.66	33.71
14 días	26.90	23.87	35.14
16 días	11.48	10.71	24.05
18 días	3.97	3.76	7.09

TABLA 12: Valores de velocidad de desarrollo para el cromosoma II. Los valores corresponden a porcentos de emergencia.

CONTEOS	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	CONTROL
12 días	62.78	63.54	33.71
14 días	29.65	17.71	35.14
16 días	5.02	6.94	24.05
18 días	2.55	11.81	7.09

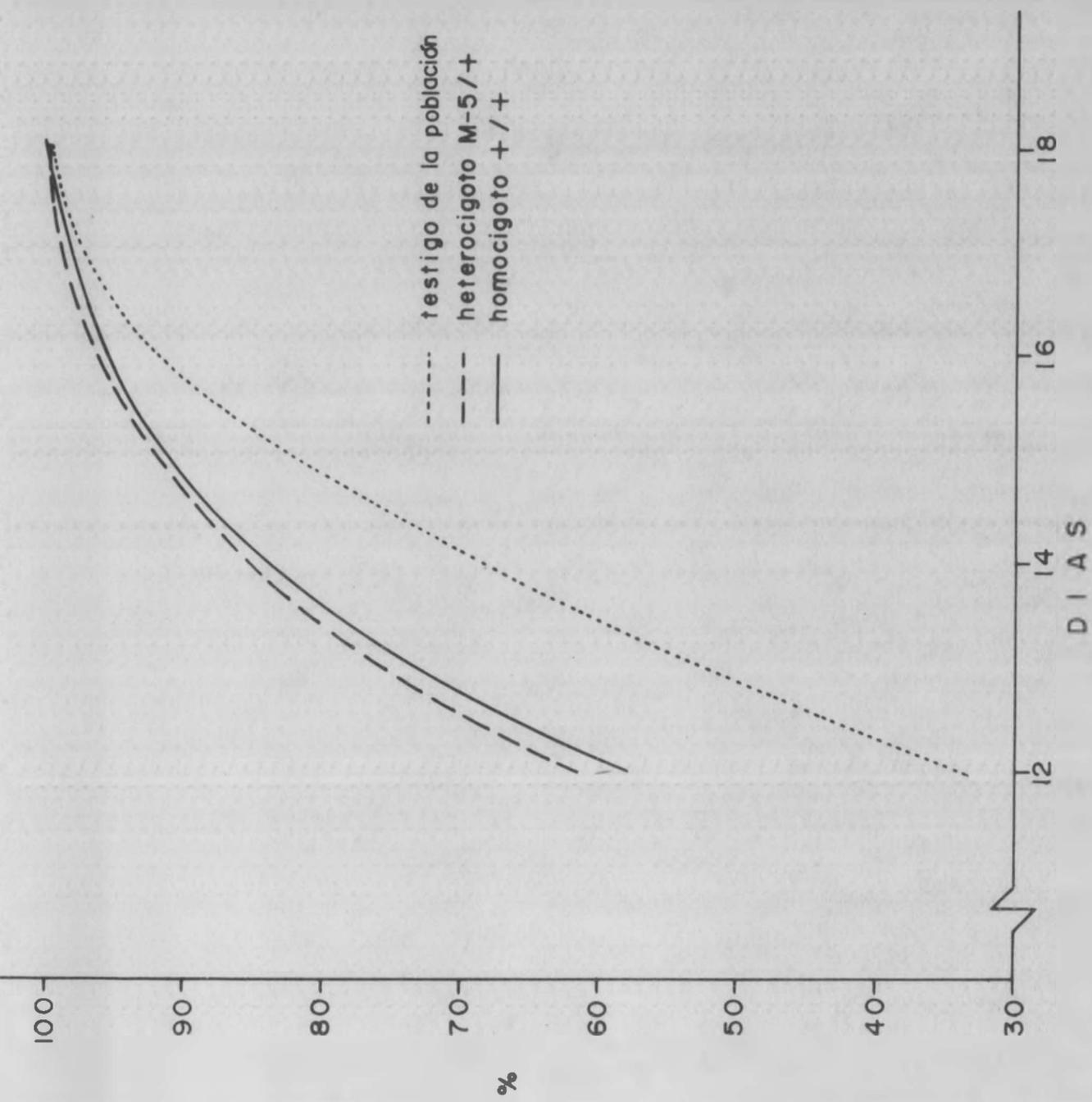


Fig. 2.- CURVAS DE VELOCIDAD DE DESARROLLO, EXPRESADA EN PORCIENTO ACUMULADO PARA EL CROMOSOMA X

TABLA 13: Valores de velocidad de desarrollo para el cromosoma III. Los valores corresponden a porcentos de emergencia.

CONTEOS	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	CONTROL
12 días	69.56	65.18	33.71
14 días	23.56	27.85	35.14
16 días	3.92	5.85	24.05
18 días	0.96	1.11	7.90

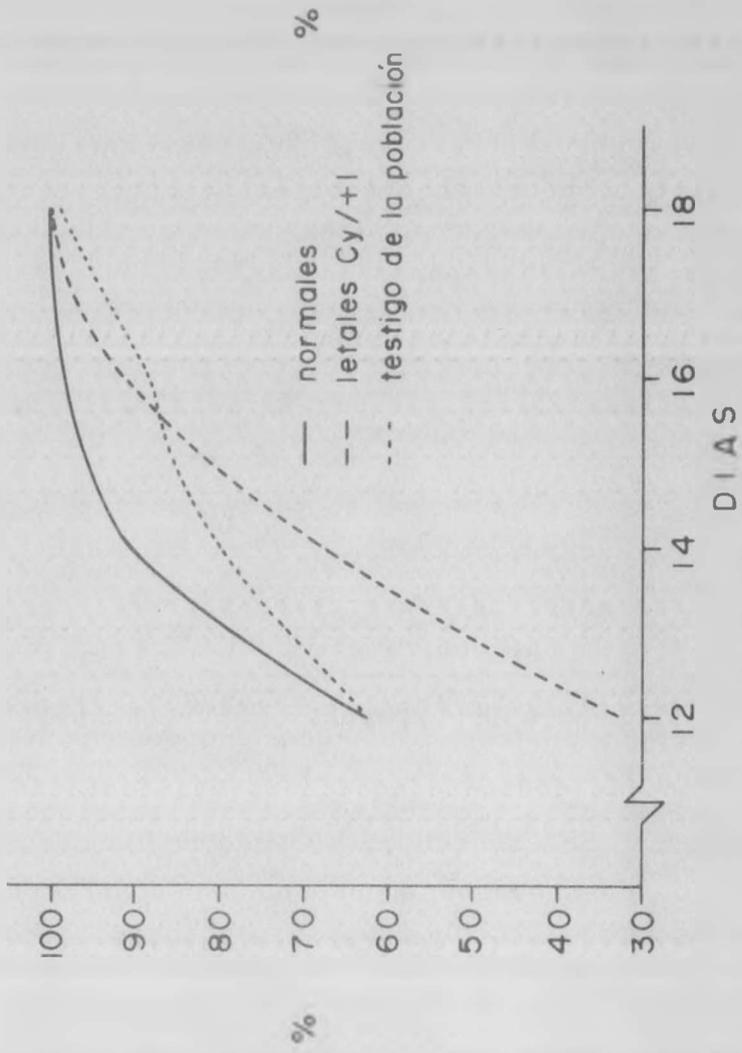


Fig 3- CURVAS DE VELOCIDAD DE DESARROLLO, EXPRESADA EN PORCIENTO ACUMULADO PARA EL CROMOSOMA II

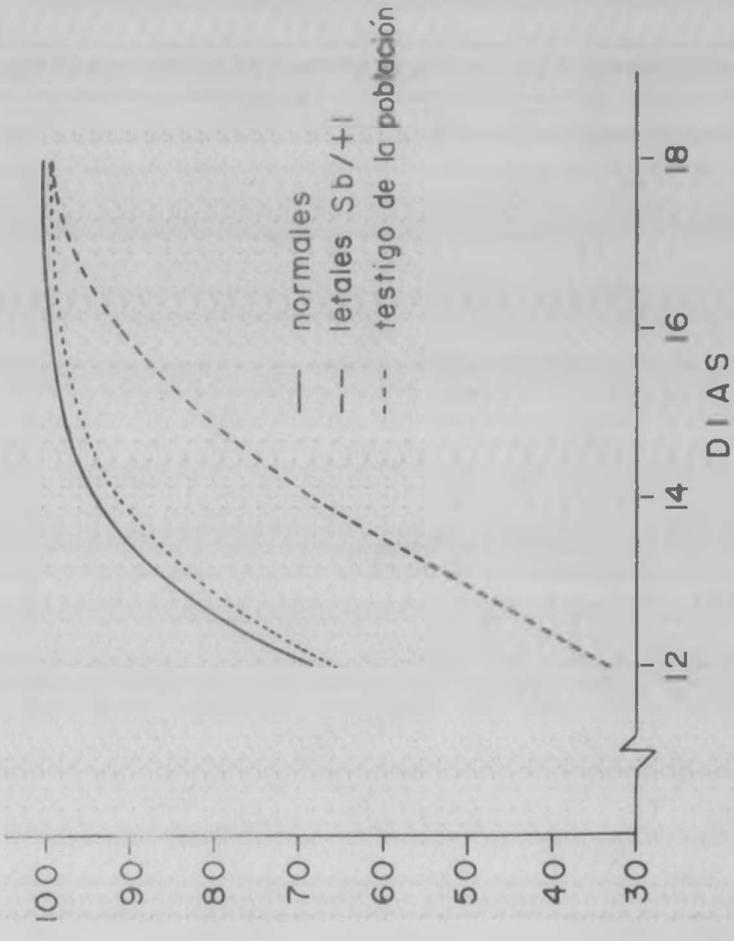


Fig. 4.- CURVAS DE VELOCIDAD DE DESARROLLO, EXPRESADA EN PORCIENTO ACUMULADO PARA EL CROMOSOMA III

DISCUSION

CARGA GENETICA

El exámen de las tablas 1 y 2 demuestra que la frecuencia de letales y semiletals para los cromosomas II y III en la población por nosotros estudiada, refleja valores semejantes, en ambos casos inferiores al 10%, aún en el caso de tomarse conjuntamente letales y semiletals. Estos resultados pueden indicar mayor variabilidad genética, en relación al parámetro en estudio, para esta especie a lo largo de su distribución geográfica.

Por otra parte, es necesario comparar los valores aquí encontrados con otros similares, así al referirnos exclusivamente al cromosoma II, quizá el más estudiado dentro de esta especie, existen referencias que nos indican valores que van del 12.6% al 61.3%. Sin embargo resultados recientes como los de Salceda (1976a) señala un valor de 8.17% sin considerar semiletals. Por otra parte Salceda y Gallo (1976) encuentran un valor de 4.44% para letales y de 5.92 para semiletals extremos, lo que podría indicar un valor real para letales de 10.36%. Ambos inferiores a la variabilidad antes señalada Strickberger (1970), por lo cual podríamos considerar que al menos en estas poblaciones mexicanas estos valores resultan mas bajos para este cromosoma.

Ahora bien, cuando fijamos nuestra atención en el ter-

cer cromosoma encontramos que Salceda y Gallo (1976) encuentran también valores muy bajos como son 2.96% para una población de Coyoacán y de 0% para una de Veracruz, representando en este caso valores similares a los encontrados por nosotros para este cromosoma, ya que corresponden a 3.20% para letales exclusivamente.

No obstante, la mayoría de los autores coinciden en representar la carga genética comprendiendo simultáneamente a letales y semiletales, en cuyo caso los valores en nuestro estudio corresponden a 9.93% para el cromosoma II y 6.40% para el cromosoma III. Nuestro análisis de las diferentes referencias antes señaladas nos indican que este valor conjunto (letales mas semiletales) para cada uno de los cromosomas, debe de ser alto, sin embargo, al menos en la población por nosotros estudiada no ocurre este fenómeno.

Ahora bien, el análisis de las mismas tablas 1 y 2 no conduce a la formación de la tabla 3 en la cual podremos notar el efecto combinado de ambos cromosomas a lo que hemos denominado interacción II+III, que nos dá por una parte el efecto aditivo de ambos cromosomas cuando ellos son letales y/o semiletales lo que nos origina los siguientes valores: 9.31% exclusivamente para letales y 7.02% para semiletales, que considerados al mismo tiempo nos da un valor mínimo de 16.33%, valor al que es necesario sumar aquel ocasionado por la interacción, es decir, cuando no siendo ninguno de los dos cromosomas letal o semiletal, su manifestación

en la interacción. El genotipo silvestre en nuestro esquema de cruas, resulta diferente al esperado, es decir, no aparece o aparece en muy pequeña proporción denotando así que la mencionada interacción es de carácter letal o semiletal. Dicho valor se representa en forma global en la tabla 3.

Con todo esto podremos señalar que en efecto la carga genética total para ambos cromosomas refleja un valor elevado, según lo reportado por la mayoría de los autores por nosotros consultados, y que están resumidos en Salceda y Caillo (1976).

Cuando se analizó la frecuencia de genes letales recesivos en el cromosoma X, se observó la ausencia de genes letales.

Según Chetverikov (1927-1928), en el análisis de la descendencia de 239 hembras silvestres en *D. melanogaster* colectadas en Gelendzhik-Caucaso, no hacen mención a los mutantes ligados al sexo con acción letal. Dubinin y colaboradores (1936) estudiaron poblaciones naturales de *D. melanogaster* de Caucazo y Rusia Central para los cromosomas II, III y X, tampoco encontraron genes letales recesivos ligados al sexo. Estos y otros resultados llevaron a muchos autores a considerar al cromosoma X como si fuera mas homogéneo que los autosomas y que la frecuencia de genes letales ligados al sexo sería extremadamente baja en poblaciones naturales, Spencer (1947).

No hay duda que la frecuencia de letales en el cromosoma X en poblaciones naturales de *Drosophila* sea menor que en los autosomas, pues es bien sabido que los individuos del sexo heterogamético, en este caso los machos, representan en el total de la población un aporte de $1/3$ de cromosomas X existentes en la población, además por este hecho son fuertemente expuestos a la selección natural bajo las más variadas condiciones ambientales.

Los datos presentados por Dubinin (1946) y referencias más recientes como la de Felix, Salceda y Villalobos-Petrini (1968), demuestra que la frecuencia de genes letales en el cromosoma X no llega a ser superior al 1%, frecuencia esta muy baja cuando la comparamos a los genes de la misma naturaleza en los autosomas.

Si este valor fuera elevado representaría indudablemente en forma progresiva, la desaparición de los machos portadores de estos genes, y así mismo aumentaría en condición homocigótica en las hembras. Ambas situaciones originarían en un lapso mayor o menor la desaparición de la especie.

Por otra parte es posible que si bien durante la vida de esta especie hubiesen existido genes de esta categoría para el cromosoma sexual, quizá la misma dinámica de poblaciones aunada a las diferentes condiciones ambientales y por procesos de selección natural a lo largo de la evolución de la especie alcanzaron en una época un equilibrio tal que sin peligro de la extinción de la especie haya ocurrido y posteriormente alcanzasen un valor de equilibrio que es el

que en la literatura reciente, así como en este trabajo se ha puesto de manifiesto.

VIABILIDAD

La designación de genes letales y semiletales se basa en la viabilidad de un solo genotipo $CyL/+1$ y en ocasiones una muy baja frecuencia de individuos $+/+$, como queda explicado anteriormente.

Sin embargo y también en términos de viabilidad, pero en este caso exclusivamente de los tipos $+/+$, Wallace y King (1951) fueron capaces de delimitar varias categorías de genes y siguiendo este criterio Espinoza y Salceda (1976) realizan en una población mexicana un análisis similar. Nosotros en el presente caso, utilizando la misma metodología pudimos constatar la presencia de este tipo de genes como se ve en la tabla 4 y 5. Con respecto a esto podemos señalar que indudablemente ellos también forman parte de la carga genética que si bien no se expresa en forma extrema nos da idea, en términos de viabilidad, de la potencialidad de cada gene grupo de genes y su manifestación en los individuos portadores fundamentalmente cuando estos se encuentran en condición homocigótica y todo esto refleja por un parte la variabilidad genética presente en las poblaciones que reflejan así mismo la estructura de las mismas.

Por otra parte, es necesario reasaltar que si bien este análisis se basa exclusivamente en la viabilidad de los organismos en condición homocigótica la manifestación de di

chos genes también puede observarse y servir como medio de comparación cuando son considerados en condición heterocigótica, ya sea con cromosoma marcador ó bien en forma experimental haciendo cruza tendientes a un análisis de alelismo. Ambas situaciones han sido realizadas entre otros por Dawood (1961); Salceda (1970); Sánchez (1973).

Podremos comparar nuestros resultados de frecuencias de cromosomas quasinormales con otros resultados de otras poblaciones de *D. melanogaster*, obtenidas por autores como: Wallace y Madden (1953) que encontraron 37% de subviales para el cromosoma II, en su población control no irradiada y 37% a 45% en las poblaciones irradiadas. Estas frecuencias concuerdan con el resultado obtenido por Dawood (1961) que fué de 41.6%. Dobzhansky y Spassky (1957) encontraron un mayor porcentaje en las poblaciones de *D. pseudoobscura* y *D. persimilis* (84.4% y 99.5%) y un porcentaje más bajo solamente para *D. prosaltans* (33.4%) para el cromosoma II que es homólogo al cromosoma II de *D. melanogaster*. Nuestros resultados indican un porcentaje de 9.16% de subviales para el cromosoma II y 19.20% para el cromosoma III, por lo tanto más bajo que los citados en la literatura consultada. Hay diferencia en los resultados encontrados para homocigotos normales para el cromosoma II y III, igualmente para los supernormales referentes a los dos cromosomas.

Analizando la interacción del cromosoma II y III notamos que 32.28% de los cromosomas analizados son subviales, concordando con los datos obtenidos por Dobzhansky y Spassky

(1954) en el cromosoma II de *D. prosaltans*.

Según Band e Ives (1963) la viabilidad de heterocigotos no está influenciada por diferencias en la temperatura, lo mismo ocurrió con la viabilidad de homocigotos incluyendo o no cromosomas deletéreos.

La viabilidad de cromosomas quasnormales en relación al cromosoma X fue de 100% una vez que no presentó letalidad o semiletalidad en 131 cromosomas estudiados.

Gallo (1970) estudiando el cromosoma X, encontró una frecuencia de 94.54% de cromosomas quasnormales, una letalidad de 0.98% y una semiletalidad de 1.48%.

Estas frecuencias están dentro del rango citado en la literatura, una vez que la letalidad del cromosoma X, es menor que el 1%.

EFFECTO DE LA PROPORCION SEXUAL

El efecto de genes con acción limitada al sexo femenino, constatado por primera vez en poblaciones de *Drosophila* por Kerr y Kerr (1952) y Drescher (1964), pudo ser realizado en nuestro estudio. Para efecto de comparación usamos la misma metodología utilizada por Drescher (1964) para caracterizar el efecto deletéreo limitado al sexo femenino. Drescher encontró un letal completo; de dicho cultivo no emergió ninguna hembra. Gallo (1970) no detecto caso semejante, lo mismo ocurrió en nuestro análisis.

Referente a los cromosomas semiletales, Drescher encontró 3 casos con una frecuencia de 1.28%. Gallo encontró 4 casos con una frecuencia de 2.1% y en nuestro trabajo no detectamos la presencia de este tipo de genes. Los semiletales son considerados aquellos cromosomas que produjeron menos de 50% del número esperado de hembras homocigotas.

Los subviales encuadrados entre los cromosomas que producirán mas que 50% y menos que 75% del número esperado de hembras homocigotas. Drescher encontró 10 casos de subviales en 234 cromosomas analizados, o sea, una frecuencia de 4.27%. Gallo encontró una frecuencia de 13.02% en 192 cromosomas analizados, mientras que nosotros encontramos 3.05% en 131 cromosomas estudiados.

Datos relativos a las clases normales y supernormales no son presentados por Drescher, pero podremos verificar - que los cromosomas X restantes, disminuyendo letales, semi-letales y subvitalés, tenemos una frecuencia de 96.94% así distribuídos; 57.25% de normales y 39.69% de supernormales. Estos datos son superiores al obtenido por Gallo (1970) de 84.89%.

Todo lo anterior se refiere al análisis exclusivo de la viabilidad diferencial entre machos y hembras cuando con sideramos exclusivamente la acción del cromosoma X, o sexual. Sin embargo, la influencia que puedan tener los dos croso mas autosómicos mayores II y III debe ser también considera do. Así, Kerr (1951) señala la importancia del análisis y posteriormente Gallo y Salceda (comunicación personal) llevaron en efecto un análisis similar.

Este efecto limitado al sexo relacionado a los croso mas II y III presentó una pequeña diferencia en semiletales y supernormales. Los porcentajes de subvitalés y normales son semejantes a los dos cromosomas. Comparados al croso ma X, presentan porcentajes mas altos exceptuando los supernormales como podremos ver en las tablas 7, 8 y 9.

COMPONENTES DE VALOR ADAPTATIVO

Los componentes de valor adaptativo han sido objeto de multiples estudios, sin embargo uno de los trabajos pioneros en *Drosophila* es el de Buzzati-Traverso (1955).

Posteriormente otros estudios si no tan completos como el anterior, han sido realizados fundamentalmente tratando de relacionar un parámetro determinado con el efecto producido por dicho parámetro sobre alguna característica de valor adaptativo. Así, Marinkovic (1967a) relaciona fecundidad y carga genética, Marinkovic y Waitteau (1967b) fertilidad y carga genética. Mas recientemente Gallardo (1973) relaciona el efecto de la consanguinidad sobre algunos componentes. Por otra parte, Salceda y Gallo (1976) en *D. annassae* y Espinoza (1976) en *D. arizonensis* realizan estudios con las mencionadas especies, abarcando un mayor número de dichos componentes.

En nuestro estudio, nosotros incluimos algunos de ellos por considerarlos de importancia. De esta manera determinamos los valores de esterilidad para ambos sexos, los cuales pueden verse en la Tabla 10. Estos valores son bajos comparados con las referencias por nosotros consultada.

Otro parámetro consultado fue la viabilidad huevo-adulto cuyo valor fue de 41.84% (Tabla 10) también es inferior,

por ejemplo, al de Espinoza (1975). Sin embargo, Salceda (1967, 1970 y 1976b) muestra valores mas variables confirmando con esto la variabilidad de la especie.

Por otra parte, un análisis de fecundidad llevado a cabo a partir de una muestra de la población reflejó un valor de 21 descendientes por hembra por día, valor que puede ser comparado con el de Espinoza (1976) en *D. arizonensis*, Salceda y Gallo (1976) en *D. anannasae* y Gallardo (1973) en *D. melanogaster*.

Otras consideraciones con respecto a los tres parámetros anteriormente mencionados no se toman en cuenta pues corresponden mas a los aspectos experimentales realizados por varios investigadores, siendo nuestro caso exclusivamente determinar el valor de ellos en la población por nosotros estudiada.

En cuanto a la velocidad de desarrollo, también ha sido ampliamente estudiada y nosotros utilizando la misma metodología de Salceda y Ramírez (1970) fuimos capaces de cuantificar el valor de este parámetro, considerando como control aquellos datos provenientes del análisis de fecundidad, y observando el comportamiento del mismo con respecto a los cromosomas II y III por una parte y en forma separada para el cromosoma X, considerando además en ambos casos la condición en que se encuentra el cromosoma silvestre, es decir, homocigoto o heterocigoto con respecto al cromosoma marcador. También se tomo en cuenta el tipo de cromoso-

ma de que se trato utilizando como criterio la viabilidad del mismo.

Lo anterior puede verse en las tablas 11, 12 y 13, así como gráficamente en las figuras 2, 3 y 4.

CONCLUSIONES

Los valores encontrados para la característica letalidad y semiletalidad son muy variables, registrándose valores que van desde 0% a mas de 50%. En la población por nosotros estudiada, este valor fue de 9.93% para el cromosoma II, 6.40% para el cromosoma III y 0% para el cromosoma X.

Nuestros valores encontrados, son relativamente bajos estando de acuerdo con datos de otras poblaciones mexicanas ya establecidas.

La viabilidad nos da idea de la potencialidad genética del individuo. La frecuencia de genes quasinormales presentes en esta población, tiene valores mas bajos para el cromosoma II si los comparamos con el cromosoma III, pero ambos son mas bajos de los citados en la literatura. Con relación al cromosoma X encontramos una viabilidad de 100%.

Los parametros del valor adaptativo nos indican la variabilidad genética existente en las especies y que estos estan directamente relacionados con la adaptación de los individuos a las condiciones naturales en que se encuentran.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, A.C. 1966. The effects of recombination on quasireciprocal second and third chromosomes of *Drosophila melanogaster* from a natural population. *Genetics* 54: 1409-1422.
- ALLEN, A. C. 1968. Low viability factors on second and third chromosomes in populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 60: 157.
- ALLEN, A. C. 1969. Lethal frequencies on second and third chromosomes in populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 63: 629-637.
- ANDERSON, W. W. y T. K. Watanabe. 1974. Selection by fertility in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 77: 559-564.
- BAND, H. T. y P. I. Ives. 1963a. Comparison of lethal and semilethal frequencies in second and third chromosomes from a natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Can. J. Genet. Cytol.*: 5: 351-357.

BAND, H. T. y P. I. Ives. 1963b. Genetic structure of populations. I. On the nature of the genetic load in the south Amherst populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 17: 198-215.

BUZZATI-TRAVERSO, A. A. 1955. Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in *Drosophila melanogaster* populations. *Heredity* 9: 153-386.

DAWOOD, M. M. 1961. The genetic load in the second chromosomes of some populations of *Drosophila melanogaster* in Egypt. *Genetics* 46: 239-246.

_____. 1969. Larval viability and Genetic load in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 9: 153-186.

DOBZHANSKY, Th. y B. Spassky. 1953. Genetics of natural populations. XXI Concealed variability in two sympatric species of *Drosophila*. *Genetics* 38: 471-484.

_____. A. S. Hunter, O. Pavlovsky; B. Spassky y B. Wallace. 1963. Genetics of natural populations. XXXI. Genetics of an isolated marginal population of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 48: 91-103.

DRESCHER, W. 1964. The sex limited genetic load in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* 98, No. 900: 167-171.

ESPINOZA, V. J. 1975. Componentes genéticos de una población natural de *Drosophila melanogaster* de Culiacan, Sinaloa. Tesis M. C. Chapingo, México, Rama de Genética del Colegio de Postgraduados de la Escuela Nacional de Agricultura. 47 p. (mimeografiada).

_____. 1976. Efecto de la carga genética y velocidad de desarrollo en una población natural de *Drosophila melanogaster*. (resumen) Memorias XXI Congreso Nacional de Entomología, México, D. F.

_____. 1976. Algunos componentes de valor adaptativo en una población natural de *Drosophila arizonensis*. *Agrociencia* (en prensa).

_____. V. M. Salceda y G. Carrillo; 1976; Carga Genética de una población natural de *Drosophila melanogaster* de Culiacan, Sin. *Agrociencia* (en prensa).

Felix, R., V. M. Salceda y R. Villalobos-Pretini. 1968. Determination of the frequency of spontaneous

recessive lethals in the sex chromosome of the *Drosophila* wild-type from Mexico City. *Dros. Inf. Serv.* 43: 86-87.

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 Postgraduados de la Escuela Nacional de Agricultura. 60 p. (mimeografiada).

GALLO, A. J. 1970. Estudo da carga genética em populações naturais de *Drosophila melanogaster* para genes do cromosoma X. Tesis de Doutorado. Faculdade de Filosofia Ciências e letras de São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil. 80 pp. (mimeografiada).

_____ y V. M. Salceda. 1974. A sex limited lethal gene. *Dros. Inf. Serv.* 51: 72.

_____ y _____. Comunicación personal.

GOLDSCHMIDT, E. 1951. Deleterious genes in wild *Drosophila melanogaster* populations from Israel. *Am. Nat.*

85: 201-205.

GOLDSCHMIDT, E., J. Wahrman; A Ledermann-Klein y R. Weiss.

1955. A two years survey of populations dynamics in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 9: 353-366.

HIRAIZUMI, Y. y 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. e Y. G. Navas. 1965. Population Genetics

in the American Tropics. I. Concealed recessives in different bioclimatic regions. *Evolution* 19: 506-513.

IVES, P. T. 1945. The genetic structure of american populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 30:

167-196.

KERR, W. E. 1951. Bases para o estudo da Genetica de popula-

ções de *Hymenoptera* em geral e dos *Apinae* sociais em particular. An. E. S. A. "Luis de Queiroz", 8: 219-359.

KERR, W. E. y L. Kerr. 1951. Concealed variability in the

X-chromosome of *Drosophila melanogaster* Am. Nat. 86: 505-407.

MARINKOVIC, D. 1967. Genetics load affecting fecundity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 56: 61-71.

SALCEDA, V. M. 1967. Recessive lethals in second chromosomes of *Drosophila melanogaster* with radiation histories. *Genetics* 57: 691-699.

_____. 1976a. Genetica de poblaciones naturales de *D. melanogaster* de México. Poblaciones urbanas del Distrito Federal. *Agrociencia* (en prensa).

_____. 1976b. Carga genética en siete poblaciones naturales de *D. melanogaster* (Meigen) de diferentes localidades de México. *Agrociencia* (en prensa).

_____ y A. J. Gallo. 1975. Algunos componentes de valor adaptativo en una población natural de *Drosophila ananassae*. *Memorias de la II reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Genética: Mazatlan, Méx.* 234-248.

_____ y _____. 1976. Genetic load affecting chromosomes II and III in two natural populations of *Drosophila melanogaster* from Mexico. *Evolution*. (en prensa).

SALCEDA, V. M. y 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 XXXII: 359-370.

STRICKBERGER, M. W. 1972. Genetics. The MacMillan Company, New York, 773 pag.

TRACEY, M. L. y 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. 1968. Mutation rates for autosomal lethals in *Drosophila melanogaster*. Genetics 60: 389-393.

_____. 1970. Genetic load. Its biological and conceptual aspects. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N. J. 116 pag.

_____ y Th. Dobzhansky. 1962. Experimental proof of balanced genetic loads in *Drosophila*. Genetics 47: 1027-1042.

_____, E. Zouros y C. B. Krimbas. 1966. Frequencies of a second and third chromosome lethals in a

tropical population of *Drosophila melanogaster*.

Am. Nat. 100, No. 912: 245-251.

EMBRAPA
AINFO / CNPMA

Impresiones "Artes"

Colombia 2 altos 2 5-26-04-72

México 1, D. F.

EMBRAPA Tese de Mestrado (423)

Autor SILVA, Célia Maria M. de S

Título Estructura genetica de
una poblacion natural...

EMBRAPA

AINFO / CNPMA

