

201/140



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Ciencias

AISLAMIENTO SEXUAL Y CRUZAMIENTO
SELECTIVO EN POBLACIONES DE

D. melanogaster.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
IMELDA RAMIREZ MENDOZA

MEXICO, D. F.

1984



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I.-Introducción:

1. Evolución

2. Variación

3. Selección Natural

4. Poblaciones

5. Drosophila como sistema biológico.

II.-Antecedentes

III.-Materiales y Métodos

IV.-Resultados y Discusión

V.-Conclusiones

VI.-Bibliografía.

INTRODUCCION

En nuestros días la biología evolutiva se enfrenta a problemas de definición y de concepto. Disponiendo de un número grande y variable de datos es difícil organizarlos en una sola teoría.

Actualmente explicamos la teoría de la evolución sobre las bases de la mutación y la selección natural. En otras palabras el proceso aleatorio de la mutación da lugar a la variabilidad que a continuación es moldeada por la selección en estructuras que por sí mismas no habrían podido surgir.

Los cambios genéticos por los que las especies se adaptan a sus ambientes constituyen la estructura subyacente del progreso evolutivo. La biología reproductiva de toda especie está organizada de tal manera que asegure la procreación de descendientes en número suficiente. Al mismo tiempo es un obstáculo para el intercambio de genes con otras especies. (Dobzhansky, 1975).

El comportamiento sexual ha sido objeto de mucha atención. Cada especie hace uso de técnicas propias para el cortejo y el apareamiento; en algunos animales tales técnicas se convierten en rituales de extraordinaria complejidad. El aislamiento etológico es el más difundido y quizá el más eficaz tipo de aislamiento reproductivo para suprimir el intercambio genético entre especies cercanas. El aislamiento reproductivo es un término frecuentemente usado en el laboratorio para verificar si las especies próximas se cruzan o no.

Este trabajo forma parte de un proyecto más amplio cuyo objetivo es el análisis del comportamiento. Este nos servirá -

de base para estudios posteriores que nos permitan desarro-
llar modelos en los que podemos inferir éstas observaciones a
otras especies.

EVOLUCION

La visión que el hombre tiene hoy día está dominada por la certeza de que el universo, las estrellas, la tierra y todos los seres vivos han evolucionado a través de una larga historia que no estuvo ordenada de antemano ni programada, una historia de un cambio gradual y continuo, moldeada por procesos naturales más o menos direccionales que concuerdan con las leyes de la física.

La evolución como una sucesión ordenada y continua de cambios es el tema fundamental que une una vasta cantidad de hechos e información para constituir un panorama unificado, amplio y cohesivo de la naturaleza, su pasado, su presente y de cierta manera su futuro.

Dos grandes ideas unificadoras son el puntal de la biología moderna. La primera de ellas es la creencia, bien justificada, de que todo el funcionamiento de los organismos se basa en fenómenos moleculares que siguen las leyes convencionales de la física y de la química. La segunda idea compatible, pero curiosamente independiente de, la primera, es la teoría de la evolución orgánica. Empezando con "El Origen de las Especies" de Charles Darwin en 1859, la biología evolutiva ha proliferado hasta convertirse en una gran disciplina que abarca el estudio de la vida de todos los niveles de organización, desde las moléculas y orgánulos a los ecosistemas y sociedades. (Investigación y Ciencia, 1979).

Darwin elaboró la teoría y un siglo de investigación la han confirmado, que la mayoría de los cambios de naturaleza -

continuada se deben a la capacidad de algunos genotipos para estar mas representados en generaciones subsiguientes que otros genotipos. La medida más precisa de una especie no es su abundancia, ni la amplitud de su distribución, ni las cualidades espectaculares de sus individuos sino el lapso de tiempo que transcurre desde su origen hasta su extinción. Para sobrevivir una especie debe al mismo tiempo estar adaptada y ser adaptable. Para estar adaptada sus genes deben generar fenotipos lo suficientemente adecuados al ambiente como para permitirles la supervivencia inmediata y la reproducción. La adaptabilidad significa que a medida que cambia el medio -y cambia continuamente en cada generación- concurren en la descendencia nuevos genes y nuevas combinaciones de genes cuyo ajuste a las condiciones alteradas sea lo bastante bueno para que la especie se mantenga. (Wilson, 1973).

La adaptabilidad de las poblaciones y de los organismos que las forman aumenta con el número de clases de genes que contienen. Esta cantidad de diversidad genética determina la velocidad a la que las poblaciones pueden evolucionar, encarándose al cambio ambiental continuado.

Los cambios causados por la selección natural pueden tener diversas consecuencias evolutivas. Según las circunstancias, podemos considerar dos de las más importantes; la primera consecuencia acontece cuando los factores ambientales que determinan la selección natural son suficientemente uniformes para todo el dominio de la población o especie. En este caso toda la especie tiende a mejorar su adaptación al medio, y si éste se modifica, la especie cambia con él. En el transcurso del tiempo, pueden ocurrir cambios notables de este modo. Así la

composición genética de una línea de descendencia se altera gradual y uniformemente en cada nueva generación. Este proceso se denomina comúnmente evolución filética.

La segunda consecuencia, se da cuando algunas poblaciones presentan un acontecimiento trascendental en la evolución, por cuanto origina discontinuidades entre las poblaciones y cada población genera una línea de descendencia independiente con potencialidad particular para realizar cambios filéticos posteriores. Así, la diversidad puede ser un proceso continuo que no se detiene cuando ha alcanzado la condición de especie, sino que puede y tiene categorías taxonómicas más altas. Actualmente sabemos que la clasificación jerárquica expresa una verdad de la naturaleza y es un sistema natural que se funda en las diversas gradas de divergencia filogenética que hay durante la descendencia evolutiva. (Mettler, 1979).

Los exitantes descubrimientos de la genética molecular -- realizados en los últimos veinte años han dado lugar a considerar la evolución como un cambio de las frecuencias de los genes dentro de poblaciones completas. Posteriores estudios moleculares modificarán seguramente el paradigma de la evolución tal como lo entendemos actualmente, si bien aún queda por determinar la magnitud de cambio.

La moderna teoría "sintética" de la evolución surgió en los años treinta y cuarenta como síntesis de los conocimientos genéticos y del concepto de Darwin sobre la selección natural. Esta teoría de la evolución reúne las teorías actualmente conocidas y además se ve ampliada, modificada y enriquecida por estudios realizados en otras disciplinas biológicas además de la biología molecular. De importancia especialmente reciente

te resulta la mejor comprensión de la dimensión ecológica de la biología de poblaciones, que ha demostrado de forma cada vez más clara la naturaleza de las fuerzas selectivas que dirigen los cambios evolutivos, y también la revitalización de las ciencias geológicas que han suministrado nuevos modelos paleontológicos que permiten comprender los procesos evolutivos que se extienden durante vastos periodos de tiempo geológico. (Dobzhansky, 1930).

VARIACION

La evolución biológica consiste en cambios de la constitución genética de las poblaciones. El desarrollo de un organismo viene determinado por complejas redes de interacciones entre productos génicos. La expresión de un gene varía según los restantes que estén asociados al mismo. Los genes pueden actuar e interactuar entre sí, y con el medio ambiente para determinar un caracter dado, de este modo se obtiene la diversidad de los organismos que va a depender de la misma distribución génica que contengan. (Dobzhansky, 1975).

Johannsen (en Dobzhansky, 1980), introdujo la importante diferencia entre genotipo y fenotipo. El fenotipo de un organismo es la suma de atributos morfológicos, fisiológicos, ecológicos y de conducta de un individuo que podemos observar. El genotipo es la suma total del material hereditario de un organismo. El fenotipo cambia continuamente a lo largo de la vida de un organismo, desde el momento de su concepción hasta su muerte. El genotipo, sin embargo, permanece constante con la excepción de algunas mutaciones ocasionales.

Debido a las complejas interacciones existentes entre los genes y entre estos y el medio ambiente, el genotipo de un organismo no especifica inequívocamente su fenotipo, más bien el genotipo determina el margen de fenotipos que pueden desarrollarse; de esta manera, puede concebirse la suma total de genotipos de todos los individuos de una comunidad reproductora o población mendeliana como el acervo génico o conjunto de genes de la población, tomando en cuenta que una población mendeliana es una comunidad de individuos de una especie con reprodu-

ceión sexual, dentro de la cual se produce el apareamiento de los mismos. (Dobzhansky, 1930).

La parte complementaria de la herencia es la variación. La variación como un proceso implica que el desarrollo de los individuos puede verse modificado por influencias ambientales; y la dotación hereditaria puede alterarse mediante la recombinación de genes o mutación. Aunque la mayoría de las poblaciones se encuentran bastante establecidas en sus respectivos medios la disponibilidad de variantes génicas preadaptadas en épocas de modificación del medio es esencial para que continúe la evolución.

En los años transcurridos desde la publicación de "El Origen de las Especies", los principios básicos de Darwin se han ido refinando de forma progresiva. Según Darwin la base de la evolución consiste en la existencia de modificaciones, aleatorias y heredables, en los individuos de una población. Puesto que el proceso evolutivo estriba en cambios cuantitativos y cualitativos de la variabilidad genética almacenada en el acervo de genes, es importante que consideremos el papel de las mutaciones suministradoras de la variabilidad. (Investigación y Ciencia, 1978).

Las materias primas que utiliza la evolución para variar las características de los seres vivos son las mutaciones, con estas solas la evolución no sería posible o, por lo menos resultaría un proceso enormemente lento.

Las mutaciones son notablemente raras, si tenemos en cuenta la complejidad del material genético. Sin embargo surgen constantemente, y favorecen la estabilidad de la adaptación. Es

evidente que, las características que convienen a un sistema -
evolutivo, como lo son los sistemas vivientes, deben conjugar -
cierta flexibilidad con cierta estabilidad. Sin flexibilidad -
no habría cambio. Sin cierta estabilidad, el cambio no podría -
tener un sentido ni valor, por lo tanto las mutaciones son la
materia prima de la evolución.

SELECCION NATURAL

Otra idea de Darwin a la que se resistieron durante mucho tiempo la mayoría de los biólogos y filósofos fue la selección natural. Al principio muchos la habían rechazado porque no era determinista y, por lo tanto predictiva, en la línea de la ciencia del siglo XIX.

El proceso de la selección natural no es en absoluto cuestión de puro azar. La selección natural explica no solamente la supervivencia diferencial y los cambios adaptativos intraspecíficos, sino también la aparición de nuevas especies.

Un organismo compete no solo con otros individuos de la misma especie, sino también con individuos de otras especies. Una nueva aspiración o mejora fisiológica general convertirá al individuo y a sus descendientes en competidores interespecíficos más fuertes y por lo tanto, contribuirá a la diversificación y a la especialización. (Investigación y Ciencia, 1978).

La evolución, como Simpson puso de manifiesto, es oportunista en extremo: favorece cualquier variación que confiera al individuo una ventaja en la competencia con los demás miembros de su población o sobre individuos de otras especies. A lo largo de miles de millones de años este proceso ha venido funcionando automáticamente, impulsando lo que nosotros llamamos progreso evolutivo. Ningún programa controlaba o dirigía esta progresión; ha sido el resultado de la decisión momentánea de la selección natural.

La evolución a través de la selección natural es un proceso que consta de dos etapas. La primera etapa es la producción (a través de la recombinación, mutación y acontecimientos alea

torios) de variabilidad genética; la segunda etapa es la regulación de esa variabilidad por la selección. La mayor parte de la variación producida en la primera fase es aleatoria en el sentido de que no está causada por, ni relacionada con, las necesidades habituales del organismo o la naturaleza de su ambiente. La selección natural puede operar con total éxito en razón de la fuente inagotable de variación que le suministra el alto grado de individualidad de los sistemas vivientes.

La segunda fase de la selección natural determina la dirección del proceso evolutivo, al aumentar la frecuencia de genes y constelaciones de genes adaptados a un tiempo y lugar determinados, al aumentar la eficacia biológica, al promover la especialización y al dar origen a radiaciones adaptativas y a todo lo que de modo impreciso se denomina progreso evolutivo.

La selección dentro de las poblaciones se divide en normalizadora, equilibradora y direccional. Estos términos se refieren a los actos discriminadores mediante los cuales se conservan o rechazan fenotipos como progenitores de una generación. Sin embargo, secundariamente significan los tipos de cambio que puede haber en la variación genética subyacente. La respuesta de una población a la fuerza de selección no solo depende de la forma e intensidad de ésta fuerza, sino, además de la acción e interacción de los genes en los fenotipos en que opera la selección y del sistema genético de la población. (Mather 1955). En el último conjunto de factores se hallan, la forma de apareamiento, el tamaño de la población y el estado de adaptación de ésta.

Selección normalizadora. - Toda población se mantiene siempre en relación con su medio. Para existir debe adaptarse con-

tinuamente a su hábitat. La selección actúa de modo constante en toda la historia de la población para conservar los genotipos que dirigen la formación de fenotipos mejor ajustados al conjunto de condiciones que haya en un tiempo dado.

Darwin y Wallace dedujeron la existencia de la selección del principio de Malthus en que las poblaciones tienden a aumentar el número de sus integrantes en progresión geométrica y que, por lo tanto tarde o temprano tendrán que verse con la limitación de los recursos de las que derivan el sustento. Sólo una parte, a menudo pequeña, de la descendencia sobrevive, pereciendo la mayoría. Los individuos portadores de genotipos mejor adaptados sobreviven con mayor frecuencia que el resto de la prole que es inferior a este respecto. La frecuencia de los primeros aumentará de generación en generación, en tanto que la de los menos aptos irá disminuyendo. (Dobzhansky, 1975).

Apto, no es necesariamente el más vigoroso, el más resistente o el más agresivo. Apto son, sencillamente, los individuos capaces de engendrar el mayor número de descendientes viables y fértiles.

La selección no crea a los materiales en los que tiene lugar su función selectiva. Opera eficazmente sólo cuando en la población existen dos o más genotipos que se perpetúan a diferentes ritmos (selección natural), o entre las cuales puede un criador escoger los progenitores de la siguiente generación (selección artificial).

La interacción entre mutación y selección presenta un considerable significado genético y evolutivo. Una mutación consiste básicamente en un cambio accidental de algún componente del aislamiento genético. No resulta sorprendente que las muta

ciones sean muy pocas veces útiles a sus portadores cuando éstos viven en el ambiente "normal" o habitual de la especie. Algunas mutaciones son favorables en heterocigosis pero desfavorables en homocigosis. Una gran mayoría de mutaciones van desde neutras pasando por deletéreas hasta letales. La selección natural normalizadora impide la acumulación en el acervo genético de mutantes que disminuyan la capacidad biológica. Esto significa que ciertos genotipos bien adaptados pasan de generación en generación, mientras que otros se desvían de la norma, y tienen más probabilidad de ser eliminados en cada ciclo de selección.

Las poblaciones de cualquier especie, incluyendo las mejor adaptadas y las que presentan mayor éxito, presentan una carga o lastre de defectos genéticos. En el sentido más amplio la carga genética significa la reducción de la aptitud real o parcial de la población en virtud de la existencia de la variación genética. (Wilson, 1978).

La selección normalizadora por lo tanto es sobre todo una fuerza conservadora. Su eficacia está lejos de ser perfecta, ya que las poblaciones son portadoras de defectos genéticos que disminuyen la eficacia biológica darwiniana de los individuos homocigóticos.

Selección equilibradora.--En el mundo como es en realidad, el ambiente no es constante ni uniforme y ningún genotipo puede ser considerado como incapaz de adaptación a cualquier medio ambiental. En cualquier momento determinado, se necesitan diversos genotipos para aprovechar los diversos ambientes de un lugar a otro. Son también necesarios para conservar la capa

idad de adaptación en los ambientes que varían con el transcurso del tiempo.

La selección equilibradora es un complejo de diversos procesos selectivos que mantienen, incrementan o regulan la viabilidad genética, que en la mayor parte de los casos es provechosa para la adaptación. Existen dos tipos de selección equilibradora la primera es el equilibrio heterótico, el cual se refiere a los heterocigotos que para ciertos alelos o complejos de genes poseen una aptitud superior a la de los homocigotos respectivos. Una forma menos conocida de la selección equilibradora y que quizá sea hasta más importante en la naturaleza que la de tipo heterótico, es la diversificadora o disociadora.

La mayor parte de las especies vivientes tienen que enfrentarse a una diversidad de ambientes, alimentarse con diferentes nutrientes, medrar suelos diversos, evitar o resistir diferentes enemigos y parásitos, etc. La selección diversificadora favorece a diferentes genotipos en los diferentes sub-nichos o nichos ecológicos. (Dobzhensky, 1975).

La selección diversificadora se halla íntimamente relacionada con la selección dependiente de las frecuencias. Supongamos que una población que habite en un territorio determinado tenga dos o más grupos de genotipos y se enfrente con dos o más subambientes. Un genotipo que sea poco frecuente pero que esté bien adaptado a un hábitat determinado será promocionado e incrementará su frecuencia por acción de la selección cuando dicho hábitat no esté completamente ocupado. Inversamente cuando el hábitat esté saturado dejará de ser favorecido. Un genotipo frecuentemente puede saturar su ambiente óptimo y la

población excedente puede extenderse a otros subambientes que le suponen cierta tensión. La selección diversificadora establecerá un polimorfismo equilibrado. Los distintos genotipos alcanzarán frecuencias tales que la explotación de subambientes sea lo más compleja y eficiente posible. Mc Donal y Ayala (1974), han puesto de manifiesto experimentalmente que poblaciones de laboratorio de Drosophila situadas deliberadamente en ambientes heterogéneos soportan más polimorfismos genéticos que las poblaciones en ambientes homogéneos. (Dobzhensky, 1980)

La selección equilibradora se origina en términos de la mutación. Cuando ésta variabilidad es sumamente acentuada y discontinua da lugar al polimorfismo genético. La mayoría de los mutantes son más o menos deletéreos tanto en estado homocigótico como heterocigótico. Sin embargo algunas variantes genéticas, aunque solo una minoría, dan lugar al visor híbrido, heterosis ó aptitud darwiana elevada, cuando están presentes en estado heterocigótico a pesar de que esas mismas variantes reducen la aptitud cuando están en homocigosis. El grado de superioridad heterótica influye no sobre las frecuencias de equilibrio, sino sobre el número de generaciones necesario para lograr un equilibrio estable después de la aparición inicial de un mutante heterótico o algún trastorno ambiental.

Selección dirigida.-La selección dirigida favorece la mayor frecuencia de ciertos alelos o combinaciones de genes y aminora la de otros. Por lo general opera como respuesta a cambios ambientales. Pero cuando aparecen nuevas mutaciones o combinaciones de genes que resultan favorables, la selección dirigida puede hacerse sentir aunque no se produzca cambio en el

medio ambiente.

La tasa de cambio de las frecuencias génicas por selección direccional depende luego, de la eficacia biológica relativa de los genotipos favorecidos. Pueden verse fácilmente ejemplos de la acción de la selección direccional en la naturaleza observando cambios genéticos en especies debido a la transformación del ambiente por el hombre. La evolución de la resistencia de distintas especies de insectos a los pesticidas ha constituido en las últimas décadas una demostración espectacular de la capacidad de los seres vivos de sufrir cambios genéticos como respuesta a las exigencias del ambiente: cuando se introduce un nuevo insecticida, una cantidad o concentración relativamente pequeña resulta suficiente, para conseguir su control satisfactorio de la plaga de insectos; la concentración necesaria se incrementa gradualmente, hasta que resulta totalmente inefectiva o no rentable económicamente.

También se ha observado la selección natural direccional en la difusión de los llamados melanismos industriales de muchas especies de mariposas. Los estudios más amplios han sido realizados por Kettlewell y Tinbergen (1955) en Biston betularia. Desde mediados del siglo pasado se ha constatado la aparición y difusión de variantes de pigmentación oscura de mariposas en regiones industriales en las que la vegetación se ha ennegrecido a causa de la contaminación del hollín y de otros productos de desecho. En algunas localidades, las variedades oscuras han reemplazado por completo a las formas claras que eran "normales" antes muestran que las áreas no polucionadas continúan apareciendo formas claras. Las observaciones han

puesto de manifiesto que la depredación de mariposas por parte de las aves constituye el principal factor selectivo o promotor del melanismo industrial. Las variedades melánicas presentan una coloración protectora cuando posan en la vegetación ennegrecida; resultan conspicuas en la vegetación no polucionada, en la que se hallan protegidas las variedades claras. (en Dobzhensky, 1980).

Dentro de la selección direccional cabe mencionar la selección artificial, practicada por los criadores domésticos o por los cultivadores de plantas. Los genetistas también han realizado experimentos de selección artificial para cierta variedad de características de muchas especies. El resultado más notable de estos experimentos es de que al menos puede obtenerse cierto cambio en la dirección deseada para casi cualquier carácter que se seleccione.

POBLACIONES

Si definimos la evolución como el cambio de las frecuencias génicas, podemos considerar la población como la unidad primaria de la evolución, ya que es en ella donde se producen los cambios en las frecuencias génicas. Los individuos son desde luego los portadores de los genes pero un individuo solo dura una generación y únicamente presenta una pequeña porción del conjunto común de genes sobre el que actúa la evolución. Por otra parte una población presenta una continuidad de una generación a otra y posee todo el material genético de los individuos de la misma. Basándonos en lo anterior las leyes genéticas que miden los cambios evolutivos sólo pueden expresarse en términos de la población, aunque muchas medidas de los componentes se realicen en términos de los individuos. (Strickberger, 1978).

En los individuos con reproducción sexual según Mayr (1942) una especie es "un grupo de poblaciones naturales que se cruzan entre sí, capaces de producir descendencia fértil y mantenerse aisladas reproductivamente de otros grupos". La capacidad de cruzarse entre sí es importante, por lo que hace que cada especie sea una unidad evolutiva discreta e independiente; pueden intercambiarse alelos favorables entre poblaciones de una especie, pero no pueden transferirse a individuos de otra especie, de esta manera los genes han de evolucionar independientemente.

La biología reproductiva de toda especie está organizada de tal manera que asegure la procreación de descendientes en número suficiente. Al mismo tiempo es un obstáculo para el in-

tercambio de genes con otras especies. El aislamiento reproductivo de una especie se mantiene mediante barreras biológicas conocidas con el nombre de mecanismos de aislamiento reproductivo. Se han propuesto diversas variantes de clasificación de los mecanismos reproductivos. Mayr (1942), clasifica los mecanismos de aislamiento reproductivo en precigóticos y postcigóticos. Los primeros impiden la hibridización de miembros de poblaciones distintas, evitando de esta forma la producción de cigotos. Los últimos reducen la viabilidad o la fertilidad de los híbridos formados. En último término los mecanismos precigóticos y postcigóticos cumplen la misma función: impiden el intercambio genético entre poblaciones de distintas especies. Las barreras de aislamiento precigótico son:

1. Aislamiento ecológico o de hábitat, que tiene lugar cuando las especies ocupan distintos hábitats en el mismo territorio.

2. Aislamiento estacional o temporal, que se presenta entre poblaciones cuando los miembros de las mismas alcanzan la madurez sexual o la época de floración en momentos distintos, generalmente coincidentes con distintas estaciones del año.

3. Aislamiento etológico o sexual, que es el resultado de la debilitación o ausencia de atracción sexual entre las hembras y machos de especies distintas.

4. Aislamiento mecánico, que se presenta a causa de una estructura floral distinta que impide la transferencia de polen o de una forma o tamaño distinto de los genitales lo que dificulta o imposibilita la copulación y la transferencia de es-

perma. En las fanerógamas, distintas especies pueden haberse especializado para atraer a distintos insectos que actuarán como polinizadores.

5. Aislamiento genético, que se produce cuando los gametos femeninos y masculinos no se atraen. Si no, los espermatozoides o el polen de una especie pueden ser inviables en los conductos sexuales o en los estigmas de las flores de otra especie.

Los mecanismos de aislamiento postcigótico o cigótico son los siguientes:

1. Inviabilidad de los híbridos, que elimina a muchos o a todos los híbridos antes de que alcancen la madurez sexual. La eliminación puede producirse en cualquier etapa del ciclo biológico, ya sea inmediatamente después de la fecundación o poco antes de alcanzar la edad reproductora.

2. Esterilidad de los híbridos, que altera los procesos de formación de gametos en los híbridos de modo que éstos no llegan a formar gametos funcionales.

3. Degradación del híbrido que reduce la viabilidad o la fertilidad de los descendientes de los híbridos, es decir, en la F_2 o bien en generaciones originales por retrocruzamiento.

Wright (en Dobzhansky, 1975), propuso un modelo simbólico del mundo vivo, representado por "picos" y "valles" adaptativos. La cima del "pico" está ocupada por aquellos genotipos mejor adaptados a los ambientes en que vive la especie. Los "valles" nos representan las formas menos adaptadas. También exist

ten picos no ocupados, es decir, oportunidades para formas de vida que aún no han sido explotadas. Algunos picos no ocupados podrán serlo si con el tiempo evolucionan genotipos capaces de ocuparlos. Otros podrán permanecer desocupados si no llegan a formarse las combinaciones génicas adecuadas. Las adaptaciones de las poblaciones van a estar en función del medio y del clima. Cuando diversas poblaciones dentro de una especie son sometidas a distintas condiciones del medio ambiente tenemos como resultado la acumulación de diferencias morfológicas y fisiológicas. Cuando las poblaciones han acumulado suficientes cambios de este tipo para hacerlas distinguibles se les conoce como razas o especies incipientes, en donde existe intercambio genético entre las poblaciones.

Dobzhansky y Spassky (en Dobzhansky, 1975), fueron los primeros en suponer que D. paulistorum es un grupo de especies en "statu nascendi" un caso de especiación incompleta.

Ehrman (1965), encontró que en las seis razas de D. paulistorum cada una de ellas se encuentra en un área de distribución diferente, manteniendo su identidad por separado, exhibiendo un alto grado de aislamiento sexual. En algunas áreas llega a existir una sobreposición de razas teniendo la posibilidad de intercambio génico. Las pocas hembras que resultan inseminadas dan lugar a descendientes híbridos vigorosos. En resumen, considera a las razas como especies incipientes.

Este es el primer paso que se puede reconocer en la espe-

ciación. La especiación constituye la diversificación del mundo de los seres vivos. Una vez que se haya completado el aislamiento reproductor, cada especie recién formada seguirá un curso evolutivo distinto; inevitablemente la especie se irá diferenciando cada vez más con el paso del tiempo. La transformación de dos o más especies a una nueva especie ó la disociación de una especie ancestral en dos o más especies son el resultado de la evolución.

Cuando dos o más poblaciones mendelianas coexisten en el mismo territorio, son simpátricas y se encuentran reproductivamente aisladas unas de otras por lo menos hasta el punto en que el intercambio de genes entre ellas se mantenga bajo control por medio de la selección natural. Los individuos de las poblaciones simpátricas son, por regla general diferentes, ya que las diferencias genéticas se reflejan en su morfología. En contraste, las poblaciones alopátricas están compuestas por individuos genéticamente iguales, pero sin oportunidad de intercambio genético, debido a que se encuentran geográficamente separadas. (Tomado de Mettler, 1979).

Stutervant (en Bissiger, 1960), al analizar los cruzamientos de poblaciones de D. melanogaster y D. persimilis obtiene como resultado que las hembras se cruzan solo con los machos de su propia especie.

Del Solar (1966), estudia el aislamiento sexual en poblaciones de D. pseudoobscura, seleccionándolas por fototaxia y geotaxia, positiva ó negativa. Concluye que todas las combinaciones de la especie muestran preferencia significativa hacia el cru

zamiento homogamético. Considera esto como un principio de aislamiento sexual.

Ehrman (1962), estudia la esterilidad de híbridos como un mecanismo de aislamiento en el género Drosophila. En este caso - la esterilidad es definida como la inhibición o supresión de la capacidad reproductora de P_I o de generaciones posteriores de híbridos procedentes de líneas o poblaciones genéticamente diferentes y que usualmente pertenecen a especies diferentes. Este mecanismo de aislamiento reproductor o sexual funciona - para prevenir el intercambio génico entre poblaciones.

Ehrman (1963), trabajó con seis líneas de D. pseudoobscura que descendían de fundadores tomados de cultivos de híbridos de - cuatro localidades geográficas distintas. Las seis líneas fueron mantenidas durante casi cuatro años y medio en el laboratorio comprobando de este modo la existencia del aislamiento sexual. Este se presenta como un subproducto de la divergencia genética.

Parsons y Kaul (1966), estudian la frecuencia del cruzamiento en cámaras de observación con diferentes poblaciones de D. pseudoobscura a 20°C y 25°C. Como resultados obtienen:

- 1.-Las hembras determinan la frecuencia del cruzamiento para todas las combinaciones entre los cariotipos, AR/AR; AR/PP y - PP/PP a 20°C. y a 25°C.
- 2.-La duración de la cópula es determinada por los machos.
- 3.-Los homocariotipos sometidos a una temperatura extrema de

25°C. presentan una reducción en la frecuencia del cruzamiento y una mayor duración en la cópula. De este modo los homocariotipos presentan una pequeña ventaja sobre los heterocariotipos.

Elens (1957), por medio de la observación directa analiza el aislamiento sexual entre el tipo silvestre y el mutante ebony de D. melanogaster. Concluyendo que los machos ebony en estado homocigoto disminuyen su actividad sexual y en estado heterocigoto la incrementan.

Elens (1958), continuando sus estudios en el laboratorio con el mutante ebony demuestra que la eficacia heterocigótica va a depender en gran medida de la dirección del cruzamiento efectuado como del contenido genético y citoplasmático. Como factor secundario también influye la temperatura a la que se encuentren.

Todos los estudios recientes en poblaciones naturales de plantas y animales revelan una gran heterogeneidad. Esta heterogeneidad ayuda a mantener a las especies concediéndoles sin duda alguna una capacidad de adaptación al medio ambiente, asegurando al mismo tiempo una reserva suficiente de genes al estado heterocigótico que les permite evolucionar.

El sistema más frecuente de apareamiento en poblaciones cercanas que se cruzan unas con otras es por azar (panmixia). El individuo tiene iguales posibilidades de aparearse con

cualquier miembro del sexo contrario, cualquiera que sea su genotipo.

Uno de los métodos experimentales más conocidos consiste en inducir en un recipiente con comida hembras vírgenes de dos especies y machos de una de ellas, dejándolas en el recipiente durante algunas horas o días, posteriormente se diseccionan las hembras y se anota la presencia o ausencia de espermatozoides en las espermatecas examinándoles al microscopio. Este método trajo como consecuencia la creencia que el cruzamiento era determinado por los machos. (Tomado de Dobzhansky, 1980).

Mayr (1946), propone que las hembras son las que eligen al macho en la cópula, debido a dos factores fundamentales. El primero se refiere a la capacidad de la hembra para percibir al macho de su propia o diferente especie. El segundo se refiere a la capacidad de cortejo del macho para con la hembra. De ahí que ésta acepte o rechaze al macho.

Varios métodos fueron propuestos para el estudio del aislamiento sexual, pero la mayoría se llevaron a cabo utilizando el método de "elección del macho".

Merrell (1950), propone cuatro posibilidades de cruzamiento:

I. Sin elección. Existe la posibilidad de cruzas homogaméticas ($\sigma^A \times \varphi^A$; $\sigma^B \times \varphi^B$) y heterogaméticas ($\sigma^A \times \varphi^B$; $\sigma^B \times \varphi^A$).

2. Elección del macho. Los machos de la población A se cruzan con las hembras de las poblaciones A y B; y viceversa.

3. Elección de la hembra. Las hembras de la población A se cruzan con los machos de las poblaciones A y B; y viceversa.

4. Elección múltiple. Los cruzamientos se llevan a cabo con igual número de hembras y machos de ambas poblaciones.

Barker (1962), afirma que el cruzamiento selectivo está en función del método utilizado para medir el aislamiento sexual.

Merrell (1950), propone que los requisitos para hacer una buena medición del aislamiento sexual consiste en medir tanto el flujo genético como el cruzamiento selectivo entre las poblaciones a estudiar.

Los etólogos clásicos habían propuesto ciertas pautas de comportamiento, como exhibiciones del cortejo, podían reflejar unas relaciones taxonómicas tan ajustadas como los propios caracteres estructurales. Se han realizado clasificaciones basadas en el comportamiento que concuerdan notablemente con las configuradas a partir de la estructura; y los datos etológicos han mostrado ser frecuentemente decisivos en los casos en que las pruebas morfológicas no resultaban clarificadoras. Y lo que es más importante, se ha demostrado que a menudo -o quizá siempre- la conducta es el marcapaso de la evolución. Un cambio en el comportamiento, la selección de un nuevo hábitat, una variación a la fototaxia, un cambio de color, o aun en la propia fuente alimentaria por ejemplo, desencadena nuevas presiones selectivas y puede conducir a importantes cambios adaptativos. Todo este tipo de variaciones nos llevan a la panmixia.

En los modelos matemáticos se suele presuponer medios ambientales uniformes y constantes, y en los estudios experimen-

tales se hacen esfuerzos por crear ambientes con todas las características en las que puedan realizarse los procesos de selección. Esta medida convencional resulta conveniente debido a que la adaptación Darwiana de un genotipo en un ambiente constante es, a su vez, constante. Desafortunadamente en una población, especie o aún en un solo individuo durante su existencia tiene que hacer frente a los medios ambientales diversos, lo cual nos muestra una variación en su frecuencia a través de su evolución.

Petit (1953), establece que el éxito de cruzamiento de los mutantes Bar y white de D. melanogaster depende de su frecuencia en relación al tipo silvestre. En el cruzamiento con moscas Bar y silvestre, los machos Bar resultan ser menos exitosos. Esta ventaja se reduce cuando los machos Bar se encuentran en menor frecuencia; y cuando incrementan su frecuencia nuevamente el éxito de cruzamiento resulta ser menor en relación al tipo silvestre. Una situación similar se encuentra con los machos white. El éxito de cruzamiento es mayor cuando los machos white presentan una frecuencia menor; y va a ser menor cuando la proporción entre las poblaciones es entre 40 y 80% en relación al tipo silvestre.

Ehrman y col. (1965), seleccionaron pares de poblaciones experimentales de D. pseudoobscura que fueron sometidas a selección por geotaxia positiva o negativa. En cada par de poblaciones, una derivó en cada generación de 25 pares de fundadores y la otra de 250 pares; cinco pares fueron rígidamente selecciona-

das por su comportamiento geotáctico, estas, son intercambiadas en cada generación entre las poblaciones. Las poblaciones son inicialmente diferentes en su composición cromosómica, un miembro del par tiene el arreglo AR y el otro, el OH. Conforme la selección progresa; la frecuencia de estos cariotipos llegan a tener cambios rápidos y considerables. Esos cromosomas, evidentemente llevan diferentes genes para el comportamiento geotáctico. La eficiencia del cruzamiento de los diferentes cariotipos, ha sido estudiada en cajas de observación de Klens-Wattiaux. Cuando igual número de ambos sexos de ambos cariotipos, se cruzan, la probabilidad de que un individuo se cruce es uniforme. Cuando un cariotipo es más frecuente que otro (80% vs. 20%) el cariotipo de menor frecuencia es favorecido por la selección sexual. Esto lo atribuye a una mayor aptitud Darwiana, presentada por los cariotipos de menor frecuencia y una menor aptitud por los de mayor frecuencia.

Khruan (1967), estudia el éxito de cruzamiento entre dos especies de Drosophila. La observación se llevó a cabo en cajas de Klens-Wattiaux. Se encontró que la hembra es la principal responsable del éxito de cruzamiento. No solo la hembra es capaz de reconocer algunas características del cortejo en el macho, también es capaz de percibir la frecuencia a la que se encuentran. Como lo esperó, las hembras se aparearon con los machos que se encontraban en menor frecuencia.

Khruan (1966), afirma que el éxito de diferentes líneas de D. pseudoobscura y D. paulistorum cuando se cruzan dos tipos de

hembras y machos, depende de la frecuencia relativa de ambos. El tipo menos frecuente de machos, presenta un mayor éxito de cruzamiento. En D. pseudoobscura, esto se presenta cuando las líneas con diferentes cromosomas y de diferente origen geográfico se llegan a cruzar, también ocurre con los mutantes de D. melanogaster con el tipo silvestre, esto se ha visto aún con moscas probadas a diferentes temperaturas. La rareza puede incrementar la diversidad genética en una población.

Ehrman (1968), experimentó con dos cámaras de observación superpuestas y separadas por una tela porosa y gruesa. Introduce en cada una de ellas dos tipos cromosómicos, CH y AR, de D. pseudoobscura. La caja colocada encima contenía un mayor número de machos del tipo cromosómico CH en comparación al tipo AR; en la cámara inferior, en cambio, la relación numérica era a la inversa, la mayoría de los machos del tipo cromosómico CH eran escasos. Se registraron los apareamientos. Los machos AR de la cámara superior pierden su ventaja de apareamiento cuando se deja pasar una corriente de aire en la cámara inferior, este fenómeno ocurre exactamente a la inversa, o sea, los machos de menor frecuencia pierden la ventaja de éxito de apareamiento cuando se hace pasar una corriente de aire proveniente de la cámara superior.

Ehrman (1966), afirma que el éxito de cruzamiento de un genotipo es de suma importancia cuando se presenta en menor frecuencia. La importancia genética y la secuencia evolutiva queda mostrada. El éxito de cruzamiento se debe al genotipo que -

presenta mayor aptitud Darwiana. Esta aptitud decrece conforme la frecuencia se incrementa o se establece un equilibrio. El resultado se debe a que las especies son altamente polimórficas.

Dobzhansky (1980), muestra que el área de distribución de D. pseudoobscura se extiende desde la Colombia Británica hasta Guatemala y desde la Costa del Pacífico hasta Texas. Se encuentran ocho agrupamientos en territorios más o menos extensos, pero ninguno de ellos abarca toda la especie en su distribución. Este tipo de agrupamientos depende de los gradientes en sus frecuencias cromosómicas, en relación a las condiciones climatológicas y ecológicas de cada región. Estos gradientes son inducidos por la selección natural como respuesta a ambientes determinados en los que viven las moscas.

Dobzhansky (1980), prueba que los cambios en las frecuencias cromosómicas en una población experimental de D. pseudoobscura varían en relación al medio ambiente. Introduce dos ordenaciones cromosómicas, CH y ST en cajas de observación. La frecuencia de los homocariotipos ST/ST es superior a CH/CH en verano (junio-septiembre) pero inferior en primavera (marzo-mayo). La frecuencia de ST/ST se va incrementando a partir de una frecuencia inicial del 12% hasta alcanzar un equilibrio de un 70%. Complementariamente la frecuencia de CH disminuye desde un 88% hasta una frecuencia de equilibrio del 13%. Finalmente concluye que la selección natural induce alteraciones génicas estacionales, debido a las fluctuaciones ambientales.

La fototaxia tratada como parte del comportamiento, ha sido estudiada en medios artificiales bajo condiciones de laboratorio.

Spieth y Hsu en 1950 (Tomado de Grossfield, 1971), comprobaron que en tanto algunas especies se aparean con igual eficiencia en la luz y la obscuridad, hay otras especies, incapaces de consumar la cópula si no hay luz. Existen otras especies que son intermedias a este respecto, así por ejemplo la D. pseudoobscura no es dependiente de la luz, en tanto que D. subobscura no puede copular en la obscuridad. Wallace y Dobzhansky en 1947 encontraron que los machos de D. subobscura son culpables de tal falla; las hembras de la misma especie confinadas a la obscuridad con machos de D. pseudoobscura resultan a veces inseminadas.

Dobzhansky y Spassky (1969), comprobaron que la heredabilidad del comportamiento con respecto a la luz es bastante baja. Tomando una población neutra a la luz de D. pseudoobscura cada generación se hace pasar por un laberinto para la selección de la fototaxia positiva o negativa, durante veinte generaciones. Inmediatamente después, los progenitores de la siguiente generación se tomaron sin tener en cuenta la reacción del fototactismo; a la quinta generación se sometieron a prueba las poblaciones para verificar su respuesta a la luz. Teniendo como resultado una divergencia a la respuesta fototáctica. La selección casi desapareció hacia la generación número 40.

Grossfield (1971), al trabajar con tres razas de D.auraria observó que estas difieren en su comportamiento de cruzamiento al inhibirse en la oscuridad. Este es uno de los primeros trabajos en donde se demuestra que el medio ambiente esta influyendo entre las razas de una misma especie. La literatura en general nos dice que el comportamiento en el cruzamiento difiere entre especies, dependiendo de la cantidad de luz. En este trabajo queda demostrado que entre las razas también existe dicha correlación.

Se han llevado a cabo un gran número de investigaciones en el laboratorio sobre el cruzamiento competitivo con mutantes de Drosophila mostrando una desventaja cuando compiten con su alelo normal. A través de un intervalo de tiempo los mutantes son eliminados o mantenidos en baja frecuencia dentro de su población. La desventaja selectiva es atribuida a una reducción de aptitud por parte de los mutantes.

Reed y Reed (1950), hicieron un estudio del éxito de cruzamiento. Trabajando con moscas de ojos blancos (w) y de tipo silvestre (+) con un suministro isogénico y bajo condiciones de laboratorio, establecen que el color de ojos blancos es debido a un gen ligado al sexo. Tanto las moscas de color de ojos rojos (+) como las de los ojos blancos presentan igual ventaja selectiva de viabilidad a diferentes temperaturas y con igual cantidad de progenitores. En lo que se refiere al comportamiento de cruzamiento, cuando se cruzan estos dos tipos de moscas, la proporción de cruzamiento es de 1:00 a 0.75 mostrando una

desventaja las moscas de ojos color blanco.

Geer y Green (1962), muestran que en D. melanogaster el estímulo visual es importante en el cruzamiento selectivo de las hembras en relación a los machos. Utilizando moscas en un medio luminoso y oscuro alternativamente muestran que las moscas que presentan una mayor pigmentación en el color de los ojos son más exitosas en el cruzamiento. En cambio en la obscuridad el cruzamiento fue al azar. Estos experimentos enfatizan que el cruzamiento selectivo es influenciado por la composición genética de las poblaciones.

Ewing y Manning (1967), asumen que no es posible pensar que las modificaciones del comportamiento sean debido solamente a un cambio en la pigmentación visual, sino que, las mutaciones pigmentarias podrían tener un efecto pleiotrópico que afectara el comportamiento sexual de los machos.

Connolly (1969), analiza una variedad de moscas con diferente densidad de pigmento visual en poblaciones de D. melanogaster. El control brown (bw) presenta la mayor cantidad de pigmento y su extremo vermilion; brown (v;bw), se caracteriza por la carencia de ommatocromas y proteínas pigmentarias. Resume que existe una correlación entre el éxito de cruzamiento y la densidad pigmentaria del ojo. Los machos menos pigmentados presentan una mayor dificultad para mantener contacto con la hembra en el cortejo. En contraste los machos que presentan una mayor pigmentación del ojo, casi inmediatamente comienzan el cortejo.

Mayr (en Bösiger, 1960), muestra la separación de la panmixia en poblaciones mendelianas de D. melanogaster. Utiliza el mutante yellow y el tipo silvestre. Mantiene dos poblaciones de hembras de tipo silvestre: una, presentando todas sus características morfológicas completas y otra, que no presenta sus antenas. Posteriormente ambas poblaciones son cruzadas con los machos del tipo silvestre y el mutante yellow. Los resultados se muestran a continuación.

	hembras silvestres fecundadas en %.	
	<u>con antenas.</u>	<u>sin antenas</u>
machos yellow	44%	4.7%
machos silvestres	55%	13.5%

El autor concluye que las hembras de tipo silvestre eligen de preferencia a los machos de tipo silvestre y las hembras sin antenas pierden el poder de discriminación. Las hembras sin antenas llegan a cruzarse raramente, atribuyéndose a la incapacidad de percepción al estímulo sexual de los machos o simplemente a un shock operativo. El hecho de que los machos yellow fecunden en menor número a las hembras con o sin antenas como lo hacen los machos de tipo silvestre es una consecuencia de una diferencia en el vigor de los dos tipos de machos,

La siguiente experiencia le dió un argumento más para verificar la separación de la panmixia. Colocaron una población de hembras vermilion (v) en una caja de observación de Elens-Wattiaux y otra población de hembras cinnabar (cn) en otra caja, en presencia de un número igual de machos vermilion y ma-

chos cinnabar. Se encontró un gran excedente de hembras fecundadas por los machos cinnabar. En la población en la que se encuentran las hembras vermillon, los machos cinnabar fecundan el 92.9 % de hembras y en las poblaciones en las que se encuentran las hembras cinnabar fecundan el 91.1 % de las hembras. Parece difícil de admitir que los dos tipos de hembras tengan la misma preferencia por los machos cinnabar. Los hechos confirman sobre todo la determinación del separamiento de la panmixia por la diferencia del vigor de los machos vermillon y de los machos cinnabar. Los machos cinnabar comienzan un poco antes su rito nupcial, un poco antes que los machos vermillon. El tiempo de espera hasta el acoplamiento es mucho más corto y se constata de una manera general que los machos cinnabar efectúan su rito nupcial con más energía de perseverancia y de regularidad que los machos vermillon.

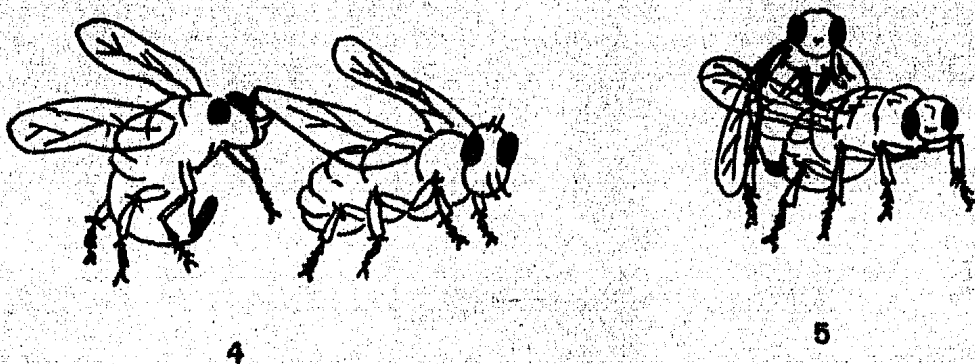
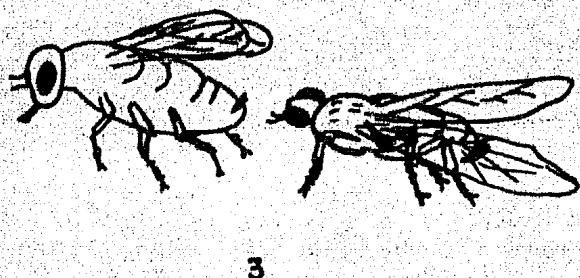
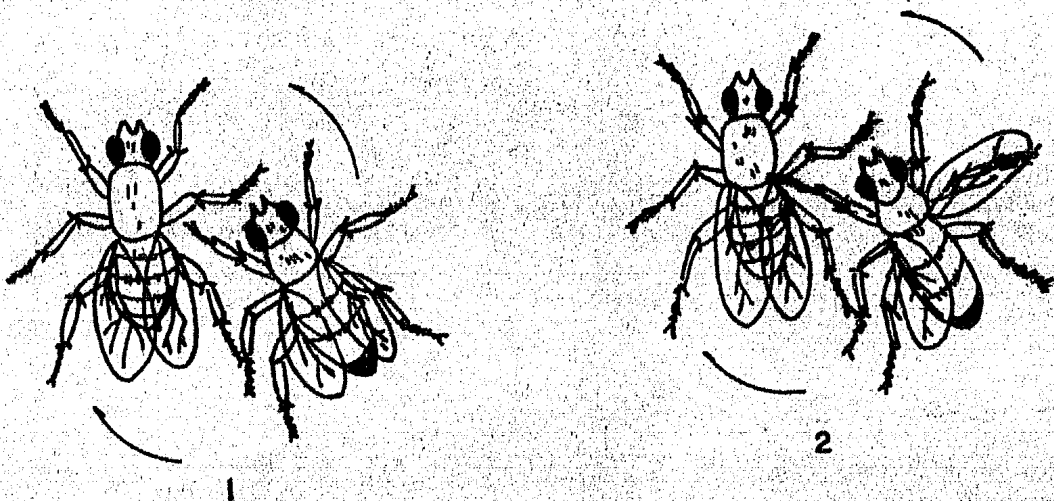
El comportamiento de apareamiento desplegado en D. melanogaster, está constituido por una serie de acciones que pueden ser observadas e identificadas como unidades de comportamiento. Cada especie presenta, dentro de la variación normal, las pautas casi idénticas para individuos de poblaciones con interacción entre ellas. La identificación de esas unidades y sus interrelaciones, son utilizadas cuando se estudia el comportamiento de apareamiento de una población, de una especie o un número de poblaciones intraspecíficas y también en el estudio comparativo de especies diferentes. (Spieth, 1952).

D. melanogaster es una especie cosmopolita con distribución mundial, su origen se desconoce, si bien se presume que es

del sureste asiático. Cuando los machos sexualmente maduros de D. melanogaster son reunidos con hembras, el cortejo se inicia con la orientación del macho hacia el otro individuo, ya sea caminando cerca, o bien que el macho se aproxime; en círculos, a la hembra. La orientación involucra la vuelta del macho hacia el otro individuo, acompañándose por una ligera elevación del cuerpo. Durante la aproximación, extiende y eleva una de sus patas delanteras, proyectándose hacia abajo con un fino movimiento de golpeo hacia el cuerpo del otro individuo. Cuando la hembra se mueve, el macho puede hacer repetidamente el movimiento de golpeo. Si la mosca es hembra el macho enfrenta su cuerpo hacia ella, extiende el ala que está cerca de la cabeza de la hembra y la vibra rápidamente. Después de un tiempo de vibración el ala regresa a su posición de reposo. Puede repetirse la vibración antes de rodear a la hembra y situarse en su parte posterior, ya situada, el macho acerca el frente de su cabeza a la parte posterior del abdomen de la hembra. En esta posición, el macho dobla su abdomen hacia abajo y adelante, y al mismo tiempo realiza la vibración de las alas. Después de vibrar las alas varias veces, el macho se dirige hacia adelante con un ligero impulso, y lame el área de los genitales con un movimiento de introducción de su proboscis extendida; los lóbulos labiales, también están extendidos y el macho sitúa sus patas delanteras bajo el abdomen de la hembra, frotando sus tarsos contra el vientre de ella. Este corto impulso es seguido por la inyección del abdomen del macho hacia adelante uniendo la punta de su abdomen con los genitales de la hembra. Al mismo tiempo el macho alza sus patas delanteras sobre el abdomen

de la hembra, de tal forma que, si la hembra lo acepta, abrirá las alas. Si esto ocurre, el macho fuerza las alas relajadas de la hembra con las patas delanteras y la cabeza, aprieta su abdomen contra el de la hembra con sus patas medias y completa su monta oprimiendo la superficie dorsal de sus alas con los peines tarsales de sus patas delanteras. Durante la cópula, la hembra vibrará sus alas intermitentemente (por 30 segundos o de 2 minutos), y ocasionalmente golpea al macho con sus patas medias. Al final de la cópula, que dura de 17 a 20 minutos, el macho empuja hacia arriba y hacia atrás su abdomen en una vuelta de 130° . Si el macho cortejante monta una hembra no receptiva, ésta no abre sus placas vaginales, provocando así, que el macho no logre la introducción y no intente abrir las alas o completar la monta, sin embargo, es frecuente que los machos, en esta situación, queden situados en la posición original de cortejo. Esto puede ocurrir por periodos prolongados, si bien, normalmente, es interrumpido por movimientos del macho alrededor de la hembra acompañados de movimientos con las alas en forma de tijeras. El macho da vueltas alrededor de la hembra, se acerca a ella y procura enfrentarla cada vez que se mueve. En ocasiones, el macho vibra las alas hacia afuera y hacia adentro - desde la posición de reposo. (Aznavorian, 1983). Fig. I

Manning (en Aznavurian, 1983), ha observado que el movimiento en tijera presenta diferentes grados en vibración. Después de completar su rodeo, el macho se sitúa detrás de la hembra intentando la cópula y se ha hecho evidente que en cualquier momento, el macho puede romper el cortejo, descansar, alimentarse,



Aspectos del cortejo y la cópula en Drosophila melanogaster.
 1.- Rodeando. 2.- Vibración de las alas 3.- Lamer 4.- Intento de
 cópula 5.- Cópula. Según Bastock (1967).

volar o bien, cortejar a la misma o a otra hembra.

En el cortejo, tanto las hembras receptivas como las no receptivas exhiben una serie de respuestas como correr o volar lejos de los machos al principio del cortejo. Los machos, generalmente, persiguen a las hembras intentando lamer, vibrando las alas, rodeándolas, todo de manera alternativa y tratando de que no se escapen.

Los machos sexualmente activos se orientan, en ocasiones, hacia otros machos intentando la monta; el macho cortejado muestra un movimiento de rechazo con ambas alas en forma lateral desde la posición de reposo y vibrando las alas con gran amplitud.

Bastock y Manning (1955), hicieron mediciones cuantitativas sobre los tres elementos principales del cortejo:

- 1.-Orientación del macho hacia la hembra.
- 2.-Vibración del ala.
- 3.-Lamedura.

Bastock (1956), muestra que los cambios cuantitativos en la expresión de esos elementos de cortejo pueden ser sustancialmente expresados en términos de la aptitud de la población. (Connolly, 1969).

Bastock en 1956, trabajando con D. melanogaster, con el mutante yellow (y) y silvestre (+). Esperaba obtener que ocurrieran cruces homogaméticas. En sus resultados observa que los machos mutantes tienen poco éxito de cruzamiento para con las hembras tanto de su propio tipo como del tipo silvestre. Concluyendo

de este modo que el éxito de cruzamiento del tipo silvestre depende de una mayor actividad sexual de los machos en el cortejo como de la capacidad de la hembra para aceptar al macho. (en Parsons, 1973).

Petit (1958), encontró en poblaciones de D. melanogaster que los machos silvestres tienen una mayor ventaja en el cruzamiento sobre los mutantes white (w) y Bar (B). Atribuyendo esta ventaja a la diferencia en la vibración del ala presentada en el cortejo.

Barker (1962), indica que la madurez sexual temprana influye en forma definitiva en el éxito de cruzamiento. Llevando a cabo sus observaciones en cajas de Elens-Wattiaux, experimentó con moscas de tipo silvestre y el mutante yellow de D. melanogaster. Utilizándolas a diferentes horas después de la eclosión observa que las hembras yellow son fertilizadas por los machos de tipo silvestre más que por los machos de su propio tipo. Atribuyendo esta característica a una madurez sexual temprana de los machos silvestres.

Manning (en Parsons, 1973), en un estudio de receptividad en D. melanogaster establece que la aceptación del macho por la hembra va a depender de dos procesos: el primero va a estar determinado por la madurez sexual de las hembras. Cuando las hembras son muy jóvenes, no responden al cortejo de los machos. Después de 36h. de nacidas estas son receptivas y aceptan rápidamente al macho; aún después de pocos minutos de iniciado el cortejo.

Esta evidencia la atribuye a la concentración de hormona juvenil. El segundo proceso lo llama "suma de cortejos" debido a que involucra todos los estímulos provenientes del cortejo del macho para inducir a la hembra a admitirlo.

Ehrman (1968), por medio de la observación directa con dos poblaciones de D.pseudoobscura muestra que el éxito de cruzamiento es mayor cuando uno de los dos tipos de D.pseudoobscura se encuentra en menor frecuencia. Atribuyendo a la hembra la capacidad de elegir el macho por medio de sus órganos sensoriales. Haciendo énfasis en los estímulos auditivos y olfativos como principales responsables del éxito de cruzamiento.

Shorey y Bartell en 1970, afirman que la ferromona sexual femenina incrementa la probabilidad de los machos a iniciar el cortejo con la hembra más cercana. El cortejo del macho es estimulado por el olor desprendido de los machos y hembras cercanas. Sin embargo el olor de los machos manifestado es menor de un décimo de efectividad que el de las hembras. Es claro que la influencia de las hormonas, ferromonas y otros procesos fisiológicos influyen en el comportamiento de D.melanogaster. (Tomado de Parsons, 1973).

Spiess y Langer (1964), estudiando la velocidad de cruzamiento muestran que las hembras son las que determinan la velocidad de cruzamiento sobre un periodo de una hora en D.persimilis.

Parsons y Kaul (1966), estudiando la velocidad de cruzamiento

en poblaciones de D.pseudoobscura se encontraron que los diferentes cariotipos de los machos influyen de manera diferente en la velocidad de cruzamiento y en la duración de la cópula. Los cariotipos utilizados fueron ST/ST; ST/CH y CH/CH, concluyendo que existe una mayor velocidad de cruzamiento para ST/ST que en ST/CH y CH/CH, pero que en la duración de la cópula el orden se invierte, mostrándonos que la velocidad de cruzamiento no es proporcional al apareamiento.

DROSOPHILA COMO SISTEMA BIOLÓGICO

A principios de ésta última década en los estudios de genética se ha visto la necesidad de obtener varias generaciones e incluir un gran número de individuos. Por lo cual, se han elegido para este tipo de estudios individuos que se reproduzcan rápidamente, que sean fáciles de cultivar y que tengan una descendencia abundante. Entre los más conocidos está la pequeña "mosca de la fruta" cuyo nombre científico es Drosophila melanogaster.

Hacia el año de 1909, el profesor T.H. Morgan, inició los estudios de genética con Drosophila con la finalidad de detectar mutaciones. Fue hasta el año de 1910 cuando utilizando mutantes de ojos blancos encontró la herencia ligada al sexo, dando a conocer la teoría de la recombinación. Posteriormente en sus trabajos Morgan y sus colaboradores logran un mapa cromosómico de D. melanogaster que actualmente es uno de los mejor conocidos en el campo de la genética. (Tomado de Demerec, 1975)

La Drosophila ha sido considerablemente versátil en el desarrollo de la genética moderna. Algunas de sus aportaciones a las que ha contribuido y cabe mencionar son: los mecanismos de la herencia Mendeliana, los análisis de mutación, la genética del comportamiento, los estudios y análisis bioquímicos, etc. Muchos de los trabajos de laboratorio han verificado la genética de poblaciones. Empezando con Chetverikow en 1926, quien encontró una gran variación hereditaria en poblaciones naturales de D. melanogaster, éstos trabajos fueron precursores a los trabajos de Dobzhansky que desde 1930 hasta nuestros días han contribuido a darnos un panorama general de la genética de po

blaciones.(en Dobzhansky,1980).

La genética de poblaciones actualmente está empezando a encontrar un nicho en un amplio campo de la biología evolutiva, donde a través de varios intentos, se trata de comprender la complejidad de la distribución y abundancia de las especies.

El género Drosophila ha contribuido en gran medida a los estudios del comportamiento en el laboratorio, debido a su fácil manejo que este ofrece y a la gran variedad de especies que comprende (1000 y 2000 especies).(Ehrman,1976).

Parsons (1973), indica que el estudio del comportamiento se puede realizar tanto en su medio natural como en el laboratorio. El estudio del comportamiento en Drosophila nos muestra la importancia para entender la biología evolutiva del género, que posteriormente, puede ser aplicada a otros géneros. Tomando en cuenta el nivel de modificación que necesariamente depende de la posición filogenética de los otros géneros relativos a Drosophila. Para llevar a cabo el análisis de comportamiento en el laboratorio menciona dos maneras a seguir:

- 1.-El genoma seleccionado debe ser reconocido y estudiado con marcadores. La especie seleccionada debe cruzarse y desarrollarse fácilmente, lo cual ocurre en Drosophila.
- 2.-El análisis de comportamiento debe ser estudiado objetivamente.

CICLO DE VIDA DE DROSOPHILA MELANOGASTER

Estados y Duración.

El desarrollo embrionario que sigue de la fertilización y formación del cigoto, tiene lugar dentro de las membranas del huevo. El huevecillo produce una larva que al alimentarse y crecer se transforma en pupa. La pupa a su vez, se transforma en "imago" ó adulto. La duración de estos estados varía con la temperatura. A 20°C (68°F) la duración promedio del estado larvario es de 8 días; a 25°C (77°F) es solamente de 5 días. La vida pupal a 20°C , dura alrededor de 6.3 días, mientras que a 25°C se reduce a 4.2 días. El ciclo de vida, por lo tanto, se completa aproximadamente en 10 días a 25°C , mientras que a 20°C se requieren 15 días. Los cultivos de Drosophila deben conservarse en un lugar donde la temperatura no baje de 20°C ni sea mayor de 25°C . La exposición continua de los cultivos a temperaturas superiores a 30°C , puede causar la esterilidad o muerte de las moscas; a temperaturas bajas, la viabilidad se reduce y el ciclo se alarga notablemente (por ejemplo, a 10°C , el estado larvario requiere alrededor de 57 días, y a 15°C , 18 días). Hay que recordar que la temperatura dentro del frasco puede ser ligeramente superior a la del aire ambiente, debido al calor procedente de la fermentación del medio de cultivo.

Huevo.

El huevo de Drosophila melanogaster, tiene aproximadamente

medio milímetro de longitud, el lado dorsal es más aplanado - que la superficie ventral ligeramente curva. La membrana externa, o corión, es opaca y tiene exágonos dibujados en su superficie. El par de filamentos que se extienden de la región anterodorsal, evitan que se hunda el huevo en la superficie blanda - del alimento donde puede ser depositado. Un técnico con cierta práctica, puede desprender el corión quedando expuesta la membrana vitelina que es una envoltura quitinosa y transparente. La penetración del espermatozoide tiene lugar a través de una pequeña abertura o micrópilo en la saliente cónica del extremo anterior, durante el recorrido que hace el huevecillo dentro del útero. Muchos espermatozoides pueden penetrar en el - huevo, aunque normalmente sólo uno interviene en la fecundación. Los espermatozoides quedan almacenados en la hembra después de la cópula. Las divisiones meióticas se realizan inmediatamente después de la penetración del espermatozoide, integrándose el núcleo del óvulo (pronúcleo femenino). Posteriormente el núcleo del espermatozoide y el del óvulo se unen para integrar el núcleo del cigoto, que se divide para dar los - dos primeros núcleos de segmentación, lo que representa el estado inicial del desarrollo del embrión. La madre deposita los huevecillos poco tiempo después de que el esperma penetró en ellos, o bien los retiene en el útero durante los estadios más tempranos del desarrollo embrionario. Las hembras ponen de 50 a 75 huevos al día y llegan a poner de 400 a 500 huevos en 10 días como máximo.

Estadios larvarios.

La larva, después de salir del huevo sufre dos mudas, de modo que el período larvario consta de tres estadios (instars). En el último o tercer estadio, alcanza una longitud de 4.5 milímetros aproximadamente. Las larvas son tan activas y voraces que el medio de cultivo en que viven, pronto se ve recorrido - por zurecos y canales.

Pupación.

Cuando la larva se está preparando para pupar se retira - del medio de cultivo fijándose a la superficie relativamente seca de la pared del frasco, o bien, se coloca sobre la superficie del papel que se ha introducido en el medio. La Drosophila pupa dentro de la última cubierta larvaria que es al principio suave y blanquecina, pero lentamente se hace dura y se oscurece. Las transformaciones que tienen lugar durante el período pupal culminan en el desarrollo de un individuo que ya tiene la forma del cuerpo y órganos del imago. Cuando la serie de cambios llega a su terminación, emerge el adulto rompiendo el extremo anterior de la envoltura puparia. La mosca es muy larga al principio, con las alas aún sin extender. En poco tiempo las alas se extienden, y el cuerpo gradualmente toma la forma definitiva. Las moscas adultas son de color relativamente claro después de la emergencia, oscureciéndose en las horas siguientes. Mediante este criterio, es posible distinguir en el mismo cultivo, a las moscas que han emergido recientemente de las que tienen mayor edad. (Demere, 1975).

ANTECEDENTES.

Como mencionamos anteriormente, el comportamiento sexual ha sido objeto de mucha atención. Cada especie hace uso de técnicas propias para el cortejo y el apareamiento; en algunos animales tales técnicas se convierten en rituales de extraordinaria complejidad. El aislamiento etológico es el más difundido y quizá el más eficaz tipo de aislamiento reproductivo para suprimir el intercambio genético entre especies cercanas. El aislamiento reproductivo es un término frecuentemente usado en el laboratorio para verificar si las especies próximas se cruzan o no.

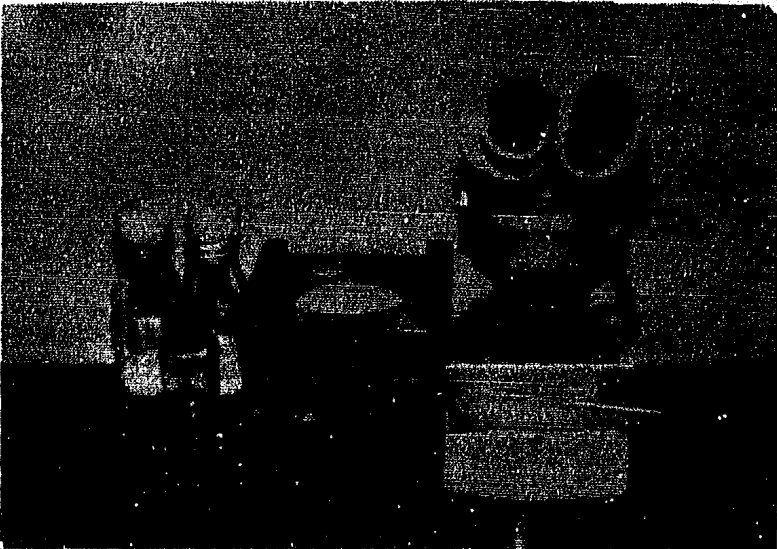
En éste trabajo, se midió por medios estadísticos la influencia que presentan las mutaciones del ala de Drosophila melano-gaster en el comportamiento. El éxito de cruzamiento se refiere a la interacción que existe entre la actividad sexual del macho y la receptividad de la hembra. Esto a la vez va a depender de las características genéticas de los individuos, así como también del tipo y de la magnitud de variabilidad genética de la población. En el caso del aislamiento sexual, éste se utilizará como probabilidad para detectar los cambios en el comportamiento mediante la panmixia o el endocruzamiento.

Para llevar a cabo lo anterior, primero se registraron los valores promedio de apareamiento entre machos y hembras silvestres y entre machos y hembras mutantes, posteriormente, se llevaron a cabo apareamientos entre machos silvestres con cada grupo de hembras mutantes y viceversa. Con esto queda abierta la posibilidad de selección de los machos hacia las hembras y de la selección de las hembras hacia los machos.

MATERIALES Y METODOS

Para la realización de éste trabajo se utilizaron los siguientes materiales:

- Frascos lecheros de un cuarto de litro.
- Frascos esterizadores.
- Microscopio de disección.
- Platina de vidrio esmerilado de 15 x 10 cm.
- Pincel de pelo de camello del No.2
- Cajas de observación de Elens-Wattiaux.
- Pipeta para el manejo de moscas.
- Eter etílico.



Se utilizaron moscas silvestres (+) las cuales sirven como testigos para compararles con los mutantes utilizados.

Los mutantes utilizados fueron los siguientes:

LETRA	NOMBRE	DESCRIPCION
dp	dummy	Alas reducidas a dos tercios de la longitud normal, dando una apariencia truncada. Cerdas y pelos torácicos + distribuídos desigualmente.
dpse	dummy:ebony	Alas reducidas a dos tercios de la longitud normal, dando una apariencia truncada. Cerdas y pelos torácicos distribuídos desigualmente. <u>Cuerpo</u> color negro brillante en el <u>adulto</u> .
vg	vestigial	Alas y balancines altamente reducidos.
Cy:Pm	Curly:Plum	Alas totalmente curvas hacia adelante y hacia arriba. Color del ojo café con manchas oscuras.

Las líneas fueron cultivadas en un medio de maíz:

agua destilada.....1000 ml.
azúcar.....35 gr.
levadura.....20 gr.
harina de maíz.....60 gr.
agar en fibra.....20 gr.
tegnosept..... 5 ml.

En cada frasco lechero con alimento se transvasó una muestra de Drosophila. Esto se realizó cada 15 días durante el tiempo que duró el experimento. Los cultivos fueron mantenidos a una temperatura ambiente ($20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$). Después de 14 días - cuando la mayoría de las pupas están por eclosionar, se separa la población progenitora, con el objeto, que las nuevas moscas que van emergiendo no lleguen a cruzarse con sus progenitores. Strickberger (1978), señala que para asegurarnos que las moscas sean vírgenes, éstas deben separarse después de 8h. de nacidas. Demerec y Kaufmann (1975), señalan que las moscas pueden permanecer vírgenes hasta 12h. después de nacidas. En este trabajo las moscas se separaron a las 0h. después de la eclosión para asegurarnos totalmente de su virginidad.

Para poder examinar a las moscas, es necesario inmovilizar las mediante el empleo de éter en los frascos esterizadores. Después de unos minutos, se colocan en la platina de vidrio esmerilado para facilitar el manejo. Se observan al microscopio y con la ayuda del pincel se procede a la separación por sexos. Las hembras y los machos de Drosophila pueden distinguirse entre sí por diversos medios.

En primer lugar las hembras presentan un tamaño mayor que el de los machos. El extremo del abdomen de la hembra es alargado y un poco redondeado en el macho. En la mayoría de las especies, incluyendo al tipo silvestre, las bandas oscuras de los segmentos abdominales se diferencian lo suficientemente para poder distinguir los dos sexos y permitir su separación sobre estas bases sin recurrir al microscopio. El abdomen de la hem-

bra tiene siete segmentos que son fácilmente visibles a menor aumento, mientras que el abdomen del macho solo tiene cinco. - Los machos tienen un peine sexual que está formado por una fila de aproximadamente diez cerdas gruesas en la parte distal del segmento tarsal basal (superior) del primer par de patas anteriores. En la hembra faltan tales cerdas.

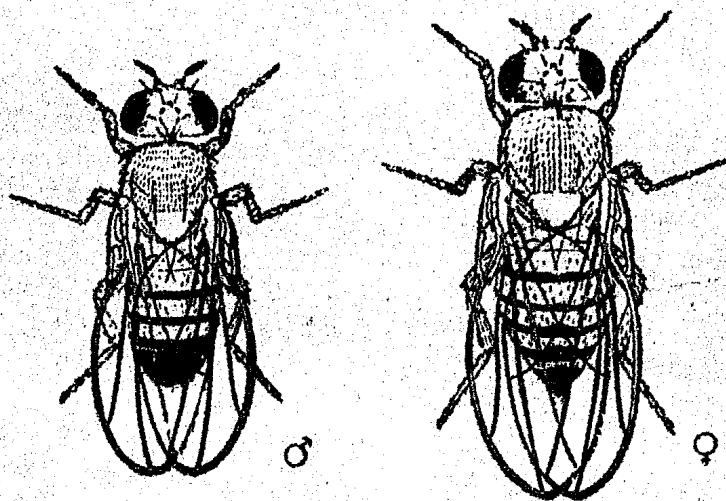


Fig. 3. Moscas adultas de *Drosophila melanogaster*: macho a la izquierda, hembra a la derecha. (De T. H. Morgan).

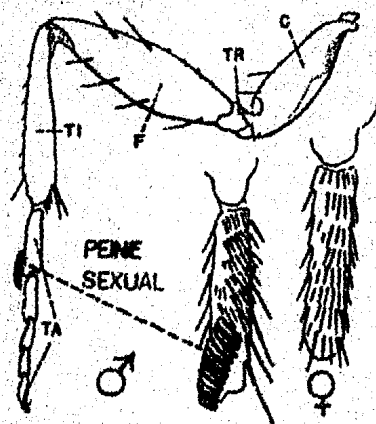
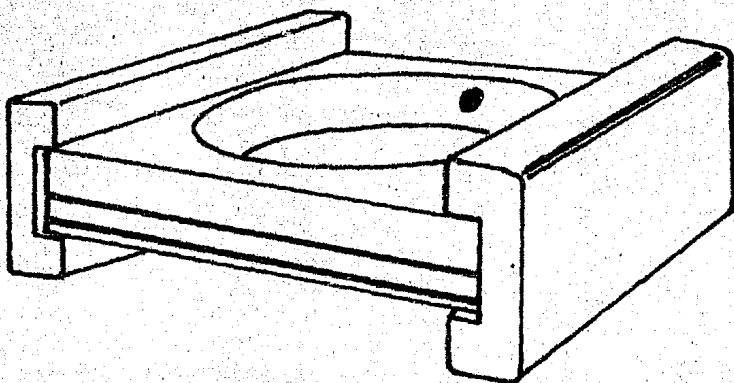
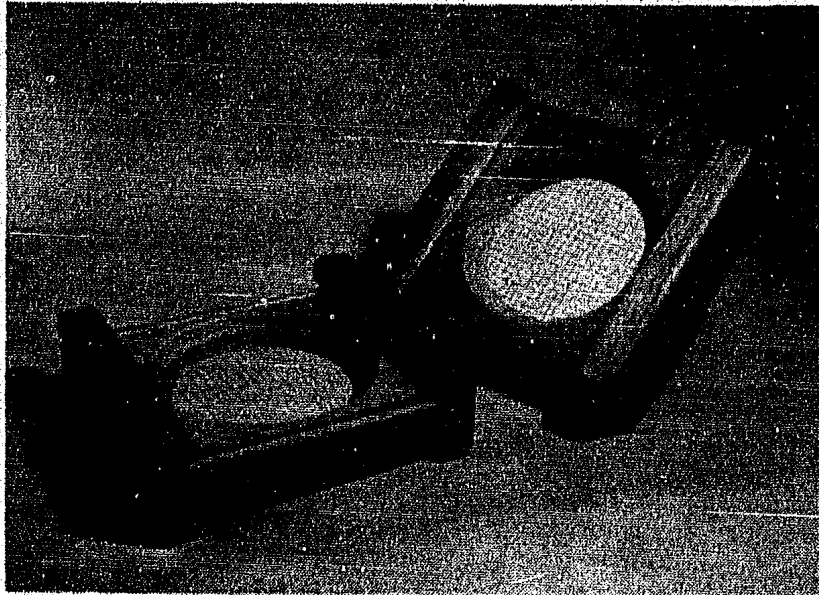


Fig. 4. Diagrama de la pata izquierda anterior del macho de *Drosophila melanogaster*. C, coxa; TR, trocánter; F, fémur; TI, tibia; TA, tarsos. En detalles, abajo y a la derecha, se muestra el metatarso del macho con el peine metatárico (sex-comb), y el metatarso de la hembra en el que falta el peine sexual.

Las cruces se llevaron a cabo en cajas de observación de Elens-Wattiaux (1965), utilizando moscas de 48h. de edad después de haberse sexado. Las cajas de Elens-Wattiaux se caracterizan por presentar la forma de un sandwich de 15 x 15 ca. - constituido de vidrio y madera, presentando una depresión en la parte media y un orificio medio en alguno de sus lados por donde son introducidas las moscas con ayuda de la pipeta.





El tipo de cruzamiento utilizado fue el de "elección múltiple" (Merrell, 1950), tanto para cruzas homogaméticas $\sigma^{\text{A}} \times \text{♀ A}$; $\sigma^{\text{B}} \times \text{♀ B}$, como heterogaméticas $\sigma^{\text{A}} \times \text{♀ B}$; $\sigma^{\text{B}} \times \text{♀ A}$. Se introdujeron 20 parejas de moscas vírgenes en cada caja de observación de Elens-Wattiaux durante 30 min. En éste tiempo se contó el número de cruzas realizadas por las moscas. Una vez transcurrido ese tiempo, las moscas fueron eliminadas. Las cruzas se repitieron diez veces para cada experiencia, utilizando un total de 5000 moscas vírgenes. Los resultados se muestran a continuación.

RESULTADOS Y DISCUSION

Un número de investigaciones han mostrado que en pruebas de cruzamiento competitivo, los mutantes de Drosophila presentan una desventaja cuando compiten con su tipo normal. Se ha observado que después de cierto tiempo los mutantes son eliminados o bien se encuentran en baja frecuencia en la población.

Reed y Reed (1950), establecen que las moscas mutantes de ojos blancos (w) de D. melanogaster presentan una desventaja cuando compiten con su tipo normal (+). Bastock (1956), trabajando con D. melanogaster, con el mutante yellow (y) y silvestre (+), concluye que el éxito de cruzamiento del tipo silvestre depende de una mayor actividad sexual de los machos presentada en el cortejo. Petit (1958), encontró en poblaciones de D. melanogaster que los machos silvestres tienen una mayor ventaja en el cruzamiento sobre los mutantes waite (w) y Bar (B) atribuyendo esta ventaja a la diferencia en la vibración del ala presentada en el cortejo. Enrian (1964), menciona que la vibración del ala es un componente importante para la realización de la cópula en D. melanogaster.

En éste experimento se utilizaron mutantes que difieren en la morfología de sus alas. Posteriormente los mutantes se compararon con su tipo normal (+), para saber que tan cercanos o alejados se encuentran de éste. Cabe mencionar que la mayoría de los trabajos editados anteriormente obtienen sus resultados en base al éxito en la fertilización o descendencia de los mutantes y del tipo silvestre (+). En otras palabras, éste

nos indica que los datos proporcionados en la literatura son postcópula, en comparación con este trabajo, los datos obtenidos son precópula y cópula, considerando que la aceptación o el rechazo es más importante que la fertilización o descendencia debido a que estas, en última instancia están en función de la aceptación o el rechazo.

En el cuadro I, se muestran los promedios resultantes del éxito de cruzamiento en cada experiencia. Para un mejor análisis de los datos, los promedios resultantes se ordenaron en cruza-
homogaméticas y heterogaméticas, como se muestra a continuación.

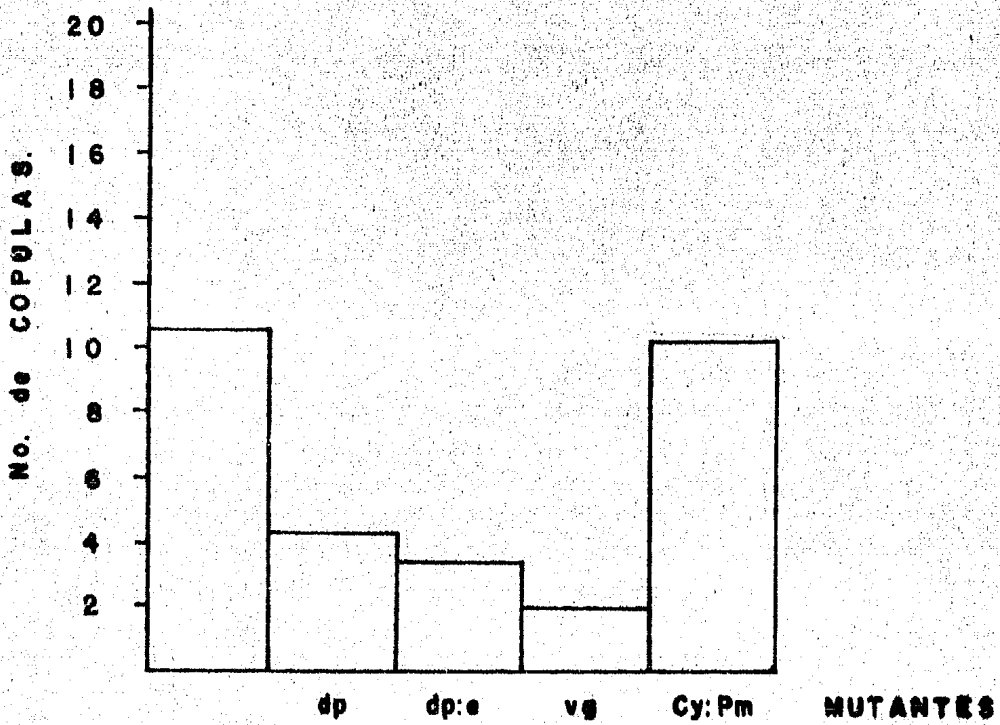
TABLA I.-Promedio de cruza-
homogaméticas.

♂		♀	
+	x	+	10.6
dp	x	dp	4.4
dp:e	x	dp:e	3.4
vg	x	vg	2.1
Cy:Pm	x	Cy:Pm	10.3

En la tabla I se encuentran los promedios de los cruza-
mientos homogaméticos y se observa claramente que las moscas con mayor éxito de cruzamiento como se esperaba, son las de tipo silvestre con un valor de 10.6. Muy cercanamente al tipo silvestre se encuentra el mutante Cy:Pm con valor de 10.3, en este caso el tipo silvestre y el mutante Cy:Pm son favorecidos por la selección normalizadora debido a que son dominantes. Respecto al resto de los mutantes, los valores obtenidos -

CUADRO I.- Concentración de los valores promedio del éxito de cruzas en cada experiencia.

♂ \ ♀	+	dp	dp:e	vg	Cy:Pn
+	10.6	8.1	8.7	9.4	10.2
dp	9.4	4.4	12.2	3	12.9
dp:e	1.1	1.7	3.4	2.6	4.4
vg	1.9	1.4	3.4	2.1	1.2
Cy:Pn	9	5.6	10.5	8.6	10.3



Grafica 1.- Número promedio de cópulas homogaméticas (σ A x ♀ A; σ B x ♀ B), silvestre con silvestre y mutante con mutante.

son bajos en comparación con los anteriores, esto puede deberse a que los mutantes al ser forzados a mantenerse en homocigosis presenten una disminución de su eficacia biológica. Observando todos los datos de esta tabla, se ve claramente que ningún valor de los mutantes resulta ser mayor que el tipo silvestre. En la gráfica No. I se encuentran los promedios de los cruzamientos homogaméticos confirmando lo dicho anteriormente.

De la tabla 2 a la tabla 6 se encuentran los promedios de los cruzamientos heterogaméticos para cada tipo de moscas utilizadas, con sus respectivas gráficas. Después de cada dos gráficas representando los promedios heterogaméticos para cada tipo de mosca, se encuentra una gráfica adicional que muestra la comparación de las anteriores. Las gráficas correspondientes a estas tablas se encuentran al final de éste primer análisis.

Para las cruzas heterogaméticas, se utilizó la siguiente representación:

A) ♂ A x ♀ B

B) ♂ B x ♀ A

TABLA 2.-Promedio de cruzas para el tipo silvestre.

♂	♀	$\frac{A}{}$	♂	♀	$\frac{B}{}$
+ x dp		8.1	dp	x +	9.4
+ x dpse		8.7	dpse	x +	1.1
+ x vg		9.4	vg	x +	1.9
+ x Cy;Pm		10.2	Cy;Pm	x +	9

En la tabla 2 para A se observa que todas las hembras mutantes aceptan a los machos de tipo silvestre, como se esperaba; debido a que el tipo silvestre tiene ventaja sobre los mutantes. En cambio en B se observan algunas variantes como en el caso de los valores obtenidos para el cruzamiento de los machos dp:e y vg con las hembras silvestres que resultan ser más bajos en comparación con los otros dos valores restantes, esto es debido a las características de cada mutante utilizado. Comparando los resultados con el tipo silvestre, ningún valor resulta ser mayor que éste (10.6) .

TABLA 3.-Promedio de cruza para el mutante dp.

♂	♀	A	♂	♀	B
<u>dp</u>	+	9.4	+	<u>dp</u>	8.1
<u>dp</u>	<u>dp:e</u>	12.2	<u>dp:e</u>	<u>dp</u>	1.7
<u>dp</u>	<u>vg</u>	3	<u>vg</u>	<u>dp</u>	1.4
<u>dp</u>	Cy:Pm	12.9	Cy:Pm	<u>dp</u>	5.6

En la tabla 3 para A se observa que todas las hembras mutantes aceptan a los machos dp, en cambio en las cruza recíprocas los valores disminuyen, con esto se muestra que no solamente las características de los mutantes influyen en el cruzamiento, también influye la dirección del cruzamiento. Al comparar los valores de ésta tabla con el tipo silvestre, se observa que los machos dp en dos de los casos, resultan ser más exitosos que los de tipo silvestre; esto podría deberse a que el cortejo es más efectivo en los machos dp que en el tipo silvestre.

TABLA 4.-Promedio de cruzas para el mutante dp: e

♂		♀	A	♂		♀	B
dp: e	x	+	1.1	+	x	dp: e	8.7
dp: e	x	dp	1.7	dp	x	dp: e	12.2
dp: e	x	vg	2.6	vg	x	dp: e	3.4
dp: e	x	Cy: Pm	4.4	Cy: Pm	x	dp: e	10.5

En la tabla 4 se observa que los valores de A resultan ser más bajos que en B, como vimos anteriormente en la tabla 3, la crusa de los machos dp con las hembras dp: e resulta ser más exitosa que la de los machos silvestres, de ahí en fuera ningún valor resulta ser mayor que el silvestre.

TABLA 5.-Promedio de cruzas para el mutante vg.

♂		♀	A	♂		♀	B
vg	x	+	1.9	+	x	vg	9.4
vg	x	dp	1.4	dp	x	vg	3.1
vg	x	dp: e	3.4	dp: e	x	vg	2.6
vg	x	Cy: Pm	1.2	Cy: Pm	x	vg	8.6

En la tabla 5 en A los machos vg resultan ser más exitosos con las hembras dp: e en comparación con su recíproco. En general como se esperaba, los machos vg resultan ser menos exitosos debido a sus características. Los resultados de las cruas recíprocas resultan ser mayores dependiendo de las características de cada mutante. En comparación con el tipo silvestre ningún valor resulta ser mayor a éste (10.6).

TABLA 6.--Promedio de cruzas para el mutante Cy:Pm

♂	♀	A	♂	♀	B
<u>Cy:Pm</u>	x +	9	+	x <u>Cy:Pm</u>	10.2
<u>Cy:Pm</u>	x <u>dp</u>	5.6	<u>dp</u>	x <u>Cy:Pm</u>	12.9
<u>Cy:Pm</u>	x <u>dp:sc</u>	10.5	<u>dp:sc</u>	x <u>Cy:Pm</u>	4.4
<u>Cy:Pm</u>	x <u>vg</u>	8.6	<u>vg</u>	x <u>Cy:Pm</u>	1.2

En la tabla 6 en A se observa que todas las hembras mutantes aceptan a los machos Cy:Pm y en B como se vió en la tabla 3 los machos dp con las hembras Cy:Pm son más exitosos que -- los machos silvestres. Al comparar los demás resultados con el tipo silvestre observamos que las cruzas de los machos Cy:Pm con las hembras dp resultan casi de igual valor que el silvestre, ésto nos indica que no hay diferencia con respecto al valor observado del tipo silvestre.

En este primer análisis de datos se concluye que el tipo silvestre, como se esperaba, presenta una mayor ventaja de cruzamientos en relación a los mutantes utilizados. Solo para el mutante dp en algunos casos, el éxito es mayor que el silvestre indicándonos que la mutación no es tan desventajosa como se esperaba, lo cual probablemente se debe a algún cambio en la frecuencia de uno o varios genes que intervienen en la determinación de éste patrón de comportamiento y por esa razón existe un mayor éxito de cruzamiento del mutante dp respecto a su tipo normal (+).

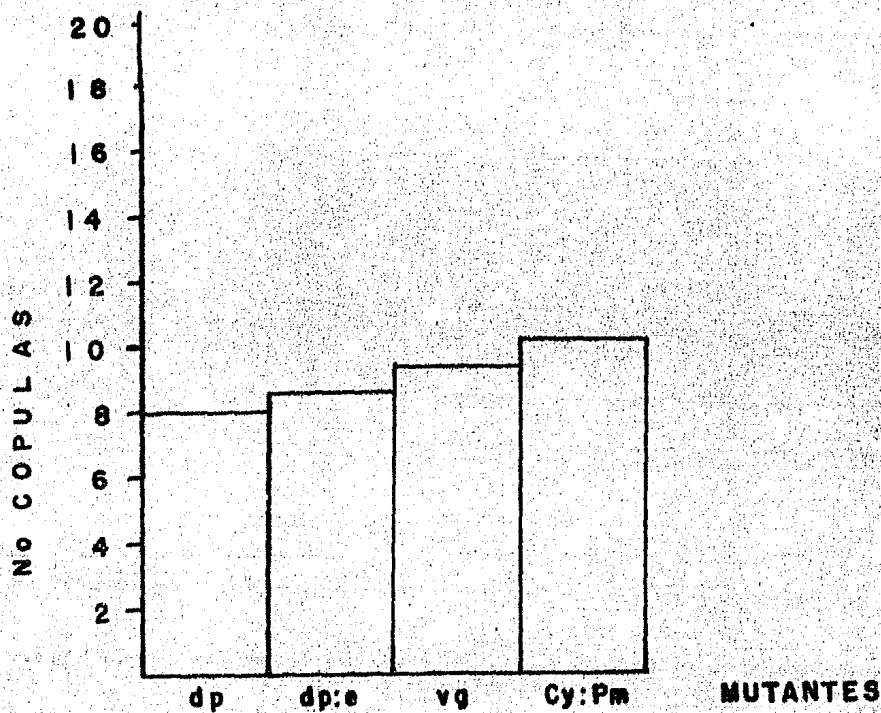


TABLA A.

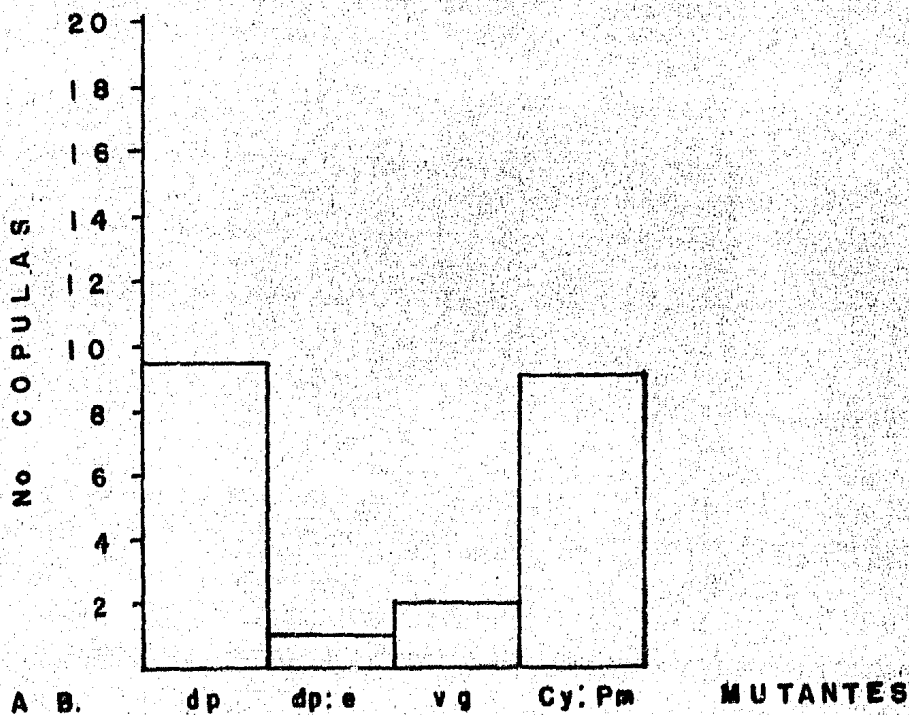
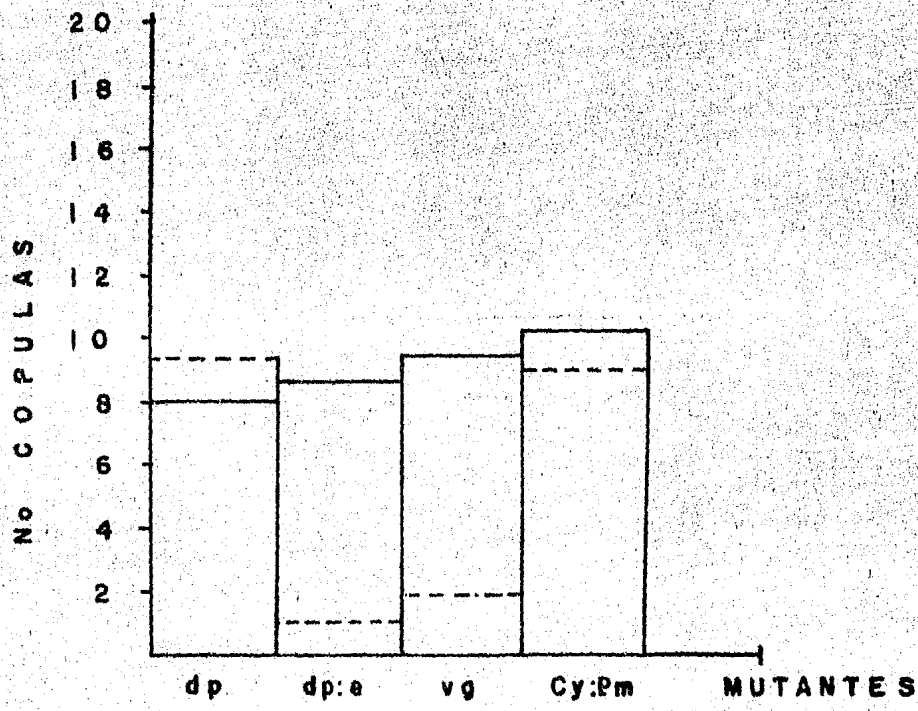


TABLA B.

Gráfica II.- Número promedio de cópulas heterogaméticas ($\sigma A \times \text{♀} B$, $\sigma B \times \text{♀} A$), para el tipo silvestre.



Grafica II^a - Comparacion de las tablas A y B del tipo silvestre.

A —————
 B - - - - -

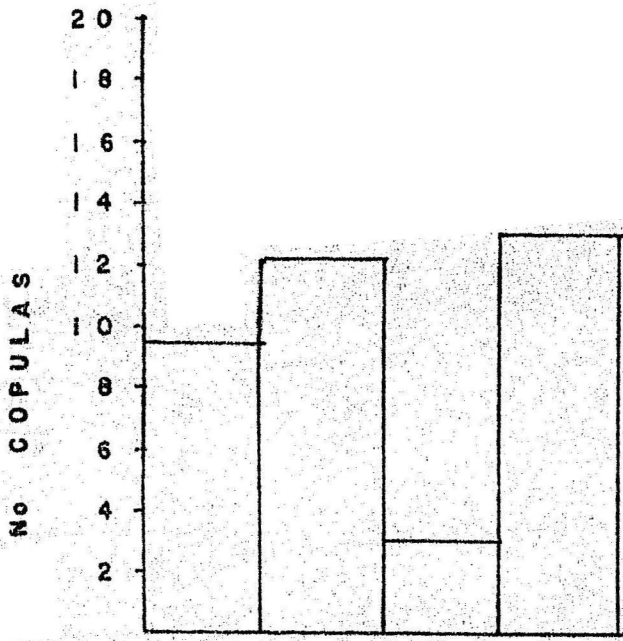


TABLA A. + dp:e vg Cy:Pm MUTANTES

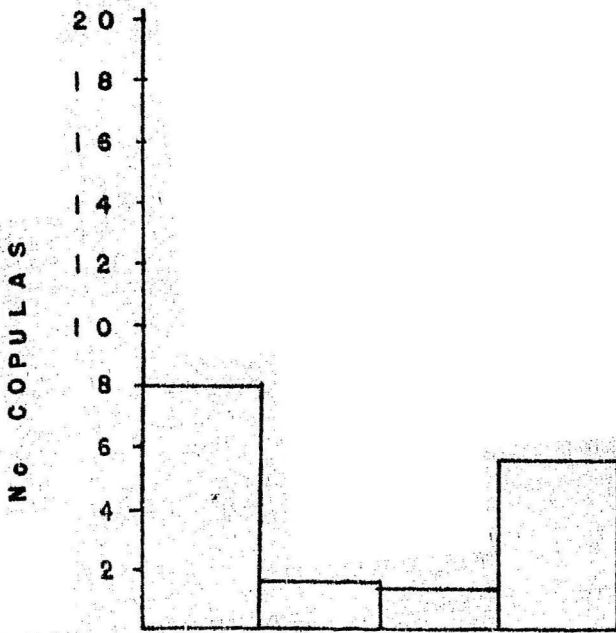
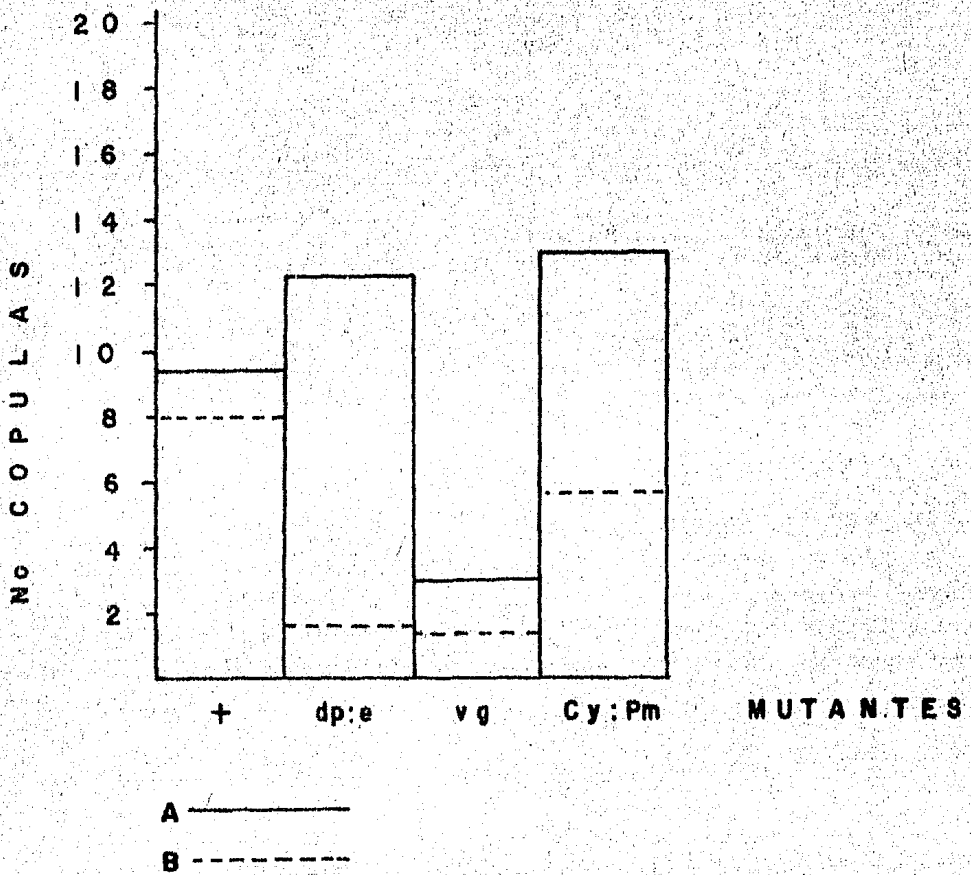
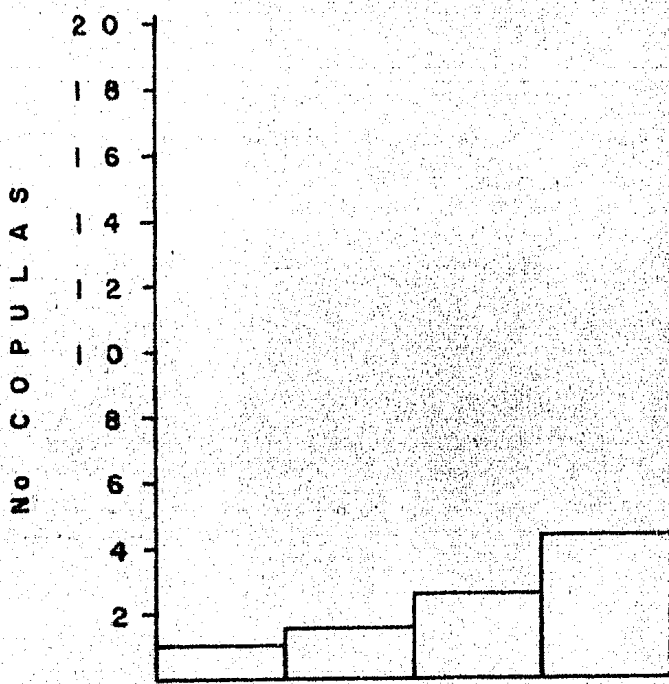


TABLA B. + dp:e vg Cy:Pm MUTANTES

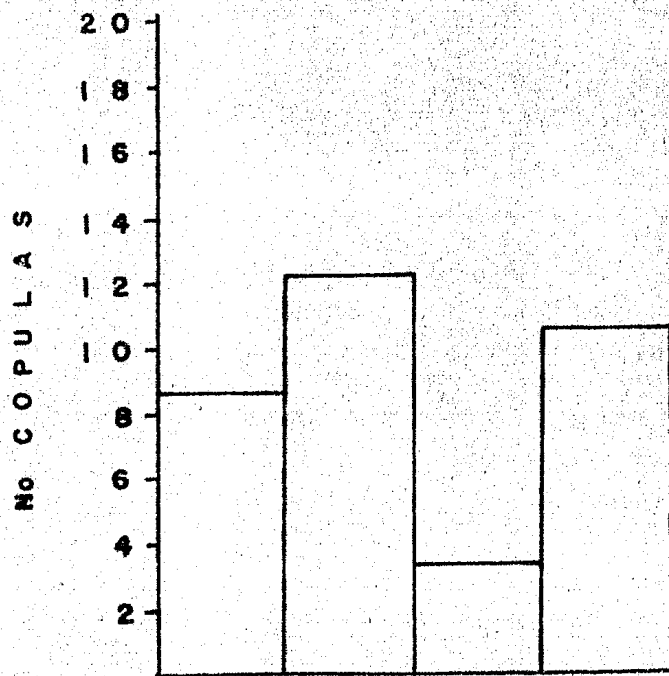
Gráfica III.- Número promedio de cópulas heterogaméticas ($\sigma^A \times \sigma^B$, $\sigma^B \times \sigma^A$), para dumpy



Gráfica III^a.- Comparación de las tablas A y B del mutante dumpy.

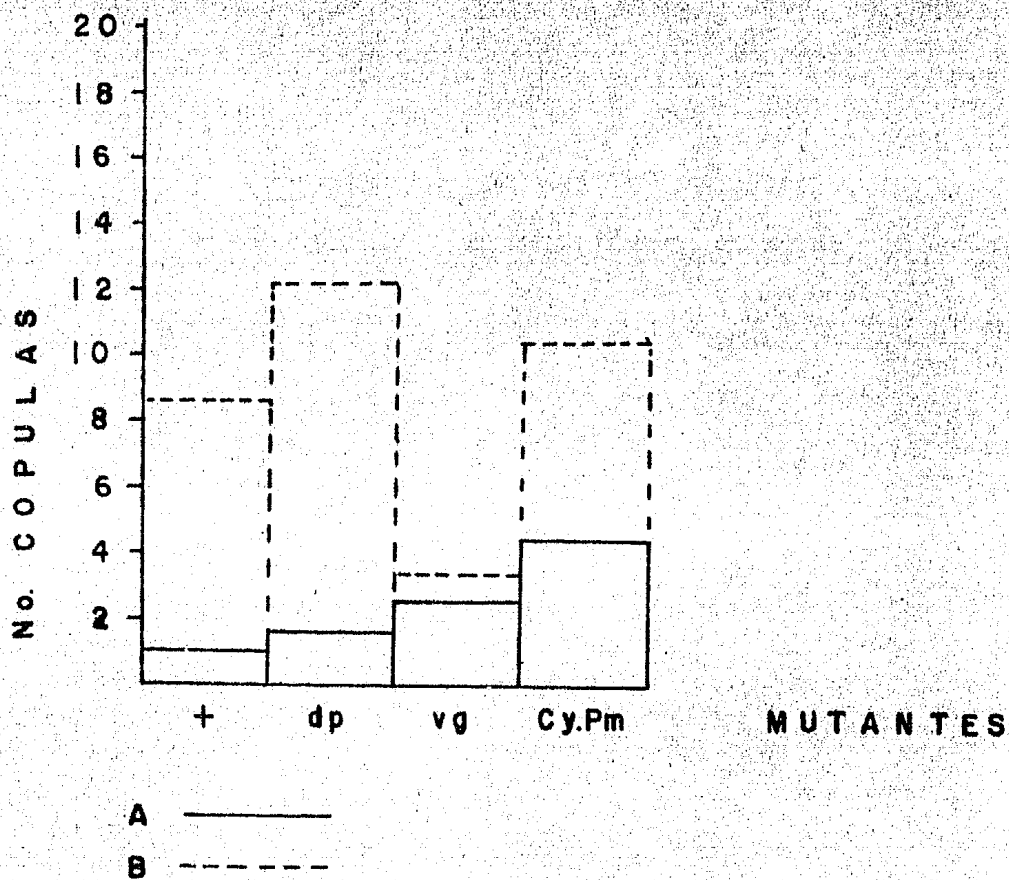


ABLA A. + dp vg Cy:Pm MUTANTES

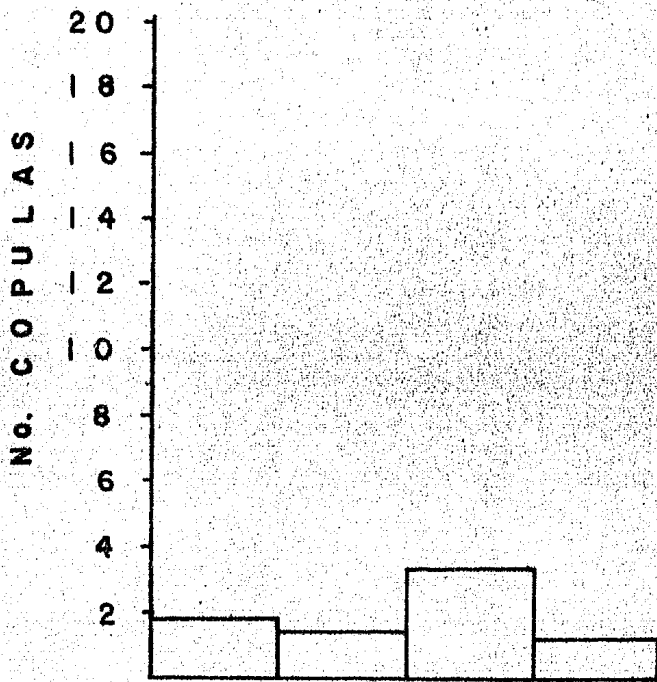


BLA B. + dp vg Cy:Pm MUTANTES

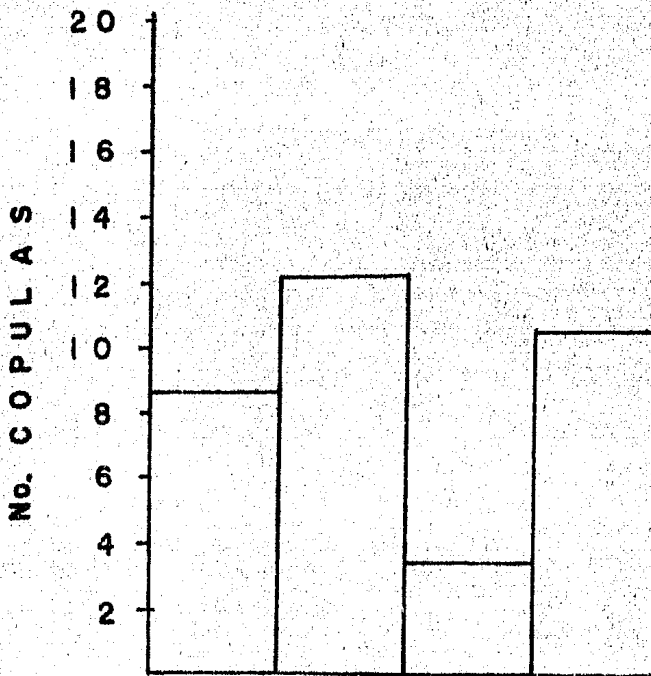
gráfica IV - Número promedio de cópulas heterogaméticas ($\sigma A \times \text{♀} B$; $\sigma B \times \text{♀} A$), para el mutante dumpy:ebony.



Gráfica IV' - Comparación de las tablas A y B del mutante *du* *ebony*.

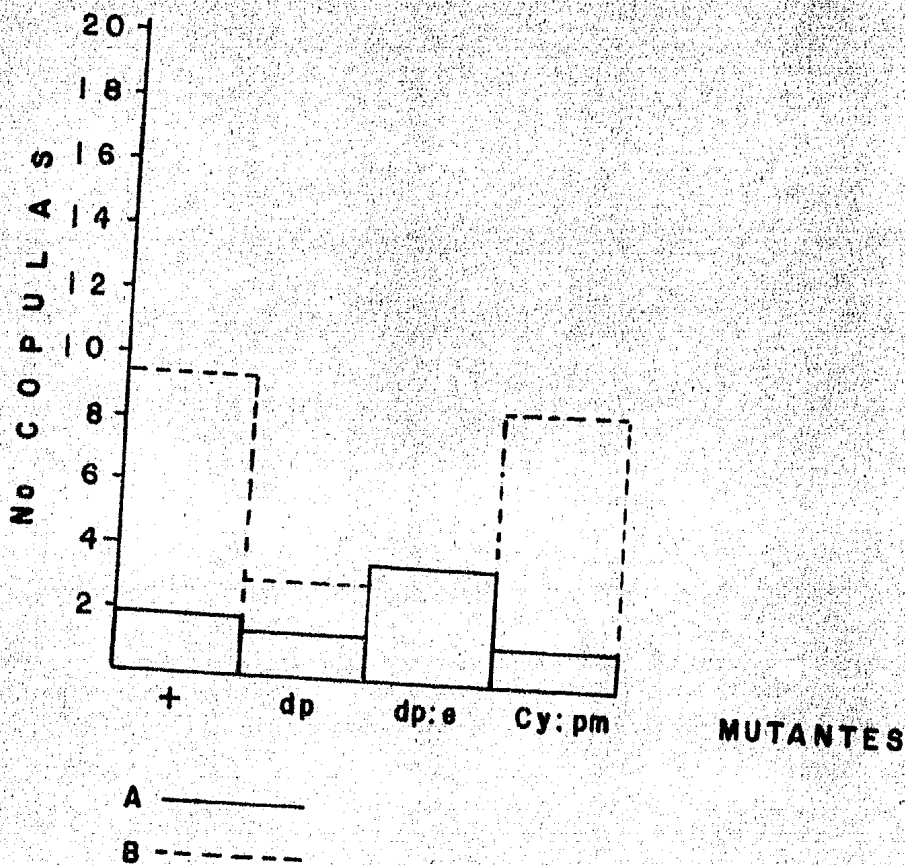


ABLA A. + dp dp:e Cy:Pm. MUTANTES



ABLA B. + dp dp:e Cy:Pm. MUTANTES

Figura V.- Numero promedio de copulas heterogameticas (σ A x ϕ B / ϕ B x σ A), para el mutante vestigial.



Gráfica V'- Comparación de las tablas A y B del mutante vestigial.

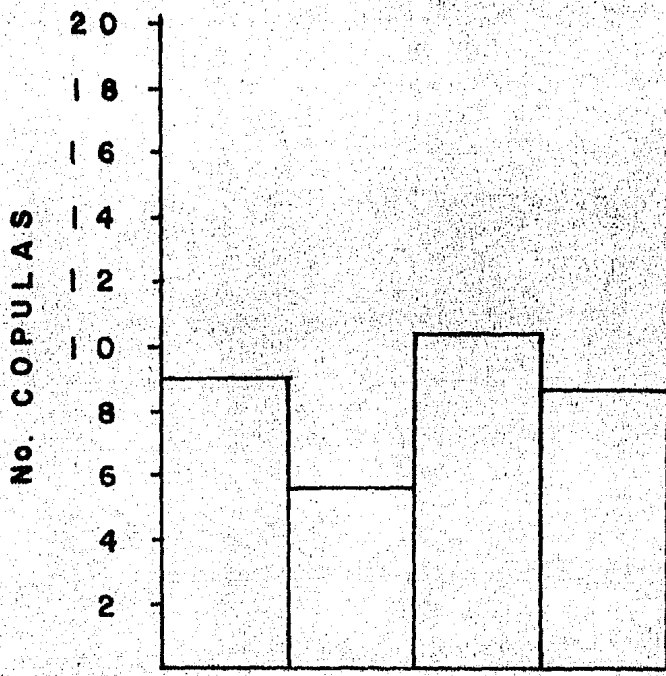


TABLA A. + dp dp:e vg MUTANTES

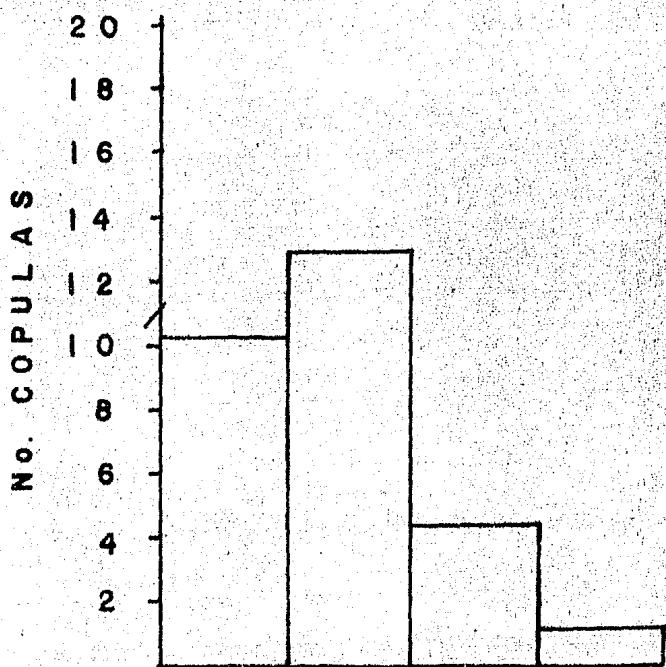
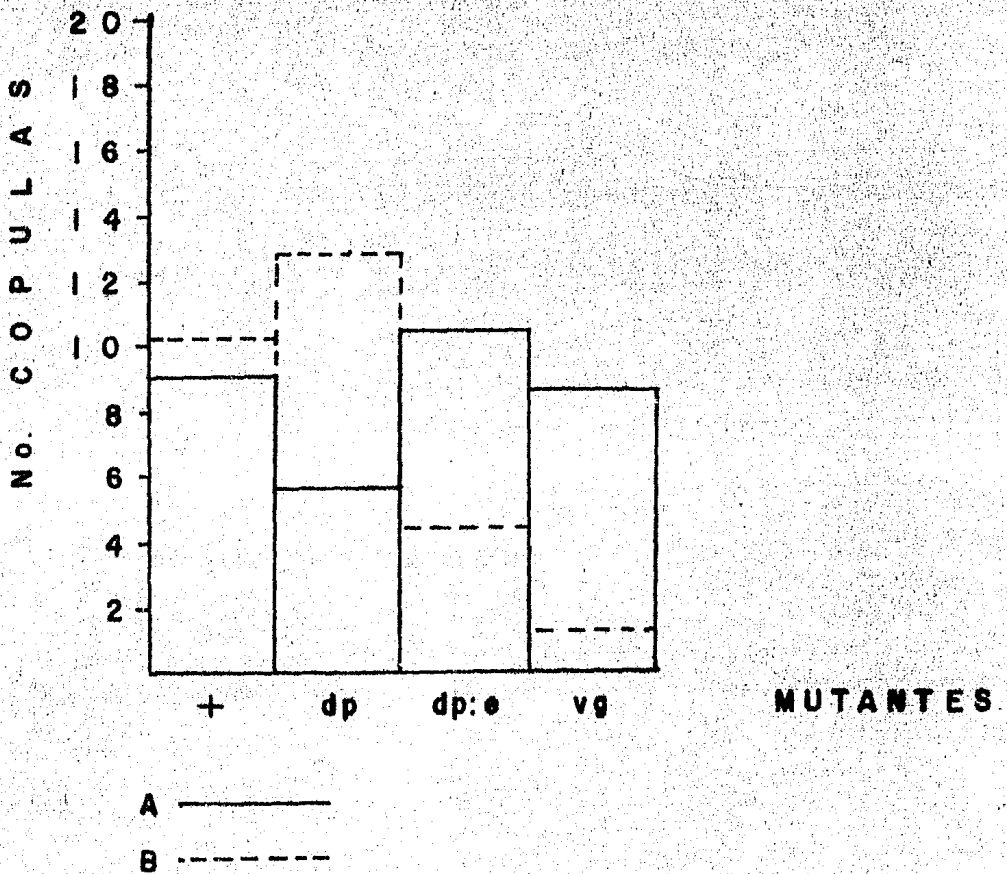


TABLA B. + dp dp:e vg MUTANTES

Gráfica VI.- Número promedio de cópulas heterogamética (♂ A x ♀ B ó B x ♀ A), para el mutante Curly: Plum.



Gráfica VI.- Comparación de las tablas A y B del mutante Curly: Plum.

Con los datos del cuadro I se elaboraron las tablas de la 7 a la 12. Para calcular las diferencias que existen entre el tipo silvestre y los mutantes utilizados se aplicó la prueba de ji-cuadrada. La aceptación o el rechazo nos indican que tan cercanos o alejados resultan los valores del tipo silvestre. El nivel de significación que tomamos como referencia es de .05. El valor promedio del tipo silvestre es de 10.6 y nos indica el valor esperado. Los valores promedio obtenidos para cada uno de los mutantes, es el valor observado.

Los porcentajes nos representan los porcentajes netos. Considerando el número de 20 cópulas como el 100%. Posteriormente tomando como referencia los porcentajes, se calculó el índice de aislamiento para cada valor mediante la siguiente fórmula, propuesta por Stalker (1942).

$$b_{1,2} = \frac{P_{1,1} - P_{1,2}}{P_{1,1} + P_{1,2}}$$

Los valores del índice de aislamiento que consideramos en éste trabajo fueron tomados de Levene (1949), el cual considera el valor de +1 para el aislamiento total; el valor de 0 --- cuando no existe aislamiento y el valor de -1 para los cruzamientos entre líneas diferentes.

Primero consideramos todos los cruzamientos homogaméticos que se comparan con el valor esperado (10.6). Posteriormente de la tabla 8 a la 12 los cruzamientos son heterogaméticos, que de igual manera que el caso anterior los valores se --

compararan con el valor esperado.

TABLA 7

	Machos + Herbras mut. homogaméticas	d	χ^2	se acepta	%	I.A.
10.6	+-----10.6	0	0	si	53	0
10.6	dp-----4.4	6.2	3.62	si	22	.41
10.6	dp:e-----3.4	7.2	4.39	no	17	.51
10.6	vg-----2.1	3.5	6.81	no	10.5	.66
10.6	Cy:Pa--10.3	.3	0	si	51.5	.01

Esta tabla agrupa los valores promedio de cruces homogaméticas. El primer valor corresponde a la población que sirve como base para hacer las comparaciones, por lo tanto su valor es aceptado y su índice de aislamiento es 0, o sea que no hay aislamiento. En esta tabla se observa que para las cruces homogaméticas de dp y Cy:Pa los valores son aceptados, lo cual nos indica que la influencia de las mutaciones no son tan desventajosas como se esperaba. Para las cruces de dp:e y vg que no son aceptadas nos indican que las poblaciones están muy alejadas del tipo silvestre. Los índices de aislamiento en esta primera tabla son positivos, lo cual nos está indicando que existe un flujo genético en cada grupo homogamético aún cuando en algunos casos no sean aceptados.

TABLA 8

+	Machos + Hembras mut.	d	j_1^2	se accepta	%	I.A.
10.6	+ -----10.6	0	0	sí	53	0
10.6	dp-----8.1	2.5	.58	sí	40.5	.13
10.6	dp:se----8.7	1.9	.34	sí	43.5	.09
10.6	vg-----9.4	1.2	.13	sí	47	.06
10.6	Cy:Pm--10.2	4	.01	sí	51	.01

Esta tabla corresponde a las cruces de machos silvestres con hembras mutantes, se observa que el primer valor corresponde - al tipo silvestre, la explicación que se da es la misma que en la tabla anterior. También se puede apreciar que todos los machos silvestres tienen éxito en el cruzamiento con las hembras mutantes utilizadas, por esta razón sus valores son aceptados. Con lo que respecta a los índices de aislamiento, en general, todos los valores son positivos, lo cual nos indica un flujo de genes entre las moscas silvestres y los mutantes.

TABLA 9

+	Machos dp Hembras mut.	d	j_1^2	se accepta	%	I.A.
10.6	+ -----9.4	1.2	.13	sí	47	.06
10.6	dp-----4.4	6.2	3.6	sí	22	.41
10.6	dp:se----12.2	-1.6	.24	sí	61	-.07
10.6	vg ----- 3	7.6	5.44	no	15	.55
10.6	Cy:Pm---12.9	-2.3	.49	sí	64.5	-.09

Esta tabla corresponde a las cruces de los machos dp con las di ferentes hembras mutantes, incluyendo al tipo silvestre. Se obser va claramente que la mayoría de las hembras mutantes aceptan a los machos dp; excepto las hembras vg no aceptan a los machos dp Con lo que respecta a los índices de aislamiento se observa que los machos dp con las hembras dp:se y Cy:Pa presentan un valor - negativo indicándonos que los cruzamientos son exitosos entre - líneas diferentes. El resto de los resultados nos indican que hay un flujo genético entre las moscas dp y los mutantes utilizados incluyendo al tipo silvestre.

TABLA 10

+	Machos <u>dp:se</u> Hembras mut.	d	χ^2	se acepta	%	I.A.
10.6	+ -----I.1	3.5	8.51	no	5.5	.06
10.6	<u>dp</u> -----I.7	8.9	7.47	no	8.5	.72
10.6	<u>dp:se</u> -----3.4	7.2	4.89	no	17	.51
10.6	<u>vg</u> -----2.6	8	6.03	no	13	.60
10.6	<u>Cy:Pa</u> -----4.4	6.2	3.62	sí	22	.41

Esta tabla corresponde a las cruces de los machos dp:se con las hembras mutantes incluyendo al tipo silvestre. En ésta tabla se observa claramente que la mayoría de los valores no se aceptan, lo cual nos dice que los machos dp:se no tienen éxito con las hembras utilizadas, esto lo podemos atribuir a la vibración del ala de los machos dp:se. Únicamente las hembras Cy:Pa aceptan a los - machos dp:se. Los índices de aislamiento nos indican que existe - un fuerte aislamiento de los machos dp:se con las hembras silvestres y dp. Los valores restantes nos señalan que existe un flujo

genético de los machos dp:ε con las restantes hembras mutantes.

TABLA II

+	Machos vg Hembras mut.	d	ji^2	se accepta	%	I.A.
10.6	+ -----1.9	3.7	7.14	no	9.5	.69
10.6	dp-----1.4	9.2	7.98	no	7	.76
10.6	dp:ε-----3.4	7.2	4.89	no	17	.51
10.6	vg-----2.1	8.5	6.81	no	10.5	.66
10.6	Cy:Pa----1.2	9.4	8.33	no	6	.79

Esta tabla corresponde a las cruzas de machos vg con hembras mutantes incluyendo al tipo silvestre. Esta tabla nos indica que las hembras mutantes no aceptan a los machos vg, esto se atribuye a la vibración del ala de los machos vg por el cual no tienen éxito. Los índices de aislamiento nos indican que existe un fuerte aislamiento entre los machos vg y las hembras dp y Cy:Pa, los demás valores son positivos y nos indican que sí existe flujo genético entre los machos vg y las hembras utilizadas.

TABLA I2

+	Machos Cy:Pa Hembras mut.	d	ji^2	se accepta	%	I.A.
10.6	+ -----9	1.6	.24	sí	45	.08
10.6	dp-----5.6	5	2.35	sí	28	.30
10.6	dp:ε-----10.5	.1	0	sí	52.5	0
10.6	vg-----8.6	2	.37	sí	43	.10
10.6	Cy:Pa----10.3	3	.84	sí	51.5	.01

Esta tabla corresponde a los machos Cy:Pm con hembras mutantes incluyendo al tipo silvestre. Esta tabla nos indica claramente - que todos los machos Cy:Pm tienen éxito con las hembras mutantes utilizadas y con las de tipo silvestre, por lo tanto todos los valores son aceptados. En los valores de índices de aislamiento observamos que no existe aislamiento entre los machos Cy:Pm y las hembras dp:e. Los demás valores presentan un valor positivo lo cual nos indica que existe flujo genético entre los machos Cy:Pm y las hembras utilizadas.

De estas graficas podemos concluir en forma general que el índice de aislamiento va a depender de la dirección en el cual se lleven a cabo los cruzamientos, y que la diferencia de los valores de índice de aislamiento va a variar dependiendo de la composición genética de cada mutante utilizado.

Encontramos un gran aislamiento sexual en las cruzas siguientes:

machos dp:e	con	hembras silvestres
" dp:e	con	hembras dp.
machos vg	con	hembras dp.
" vg	con	hembras Cy:Pm.

No existe aislamiento sexual en:

machos Cy:Pm	con	hembras dp:e
--------------	-----	--------------

El cruzamiento entre líneas diferentes se observa en los siguientes cruzamientos:

machos dp	con	hembras dp:e
" dp	con	hembras Cy:Pm.

Aquí se observa claramente que los machos dp presentan una fuerte tendencia de cruzamientos entre líneas diferentes. Esto lo podemos corroborar con las tablas de ji-cuadrada en las cuales

sus valores son aceptados.

Con la finalidad de comparar la relación que existe de cada mutante con los demás valores, se tomó como referencia el promedio de cada cruzamiento homogamético de cada mutante como el valor esperado.

De la tabla I3 a la I6 al igual que en las tablas anteriores se obtiene la ji-cuadrada, que nos indica la aceptación o el rechazo de los cruzamientos. El tanto por ciento (%) y el índice de aislamiento.

TABLA I3.-Cruzas heterogaméticas para el mutante dp.

dp	Machos dp Hembras mut.	d	ji ²	se acepta	%	I.A.
4.4	+ -----9.4	-5	5.68	no	47	-.36
4.4	dp:se-----12.2	-7.8	13.82	no	61	-.46
4.4	vg-----3	1.4	.44	sí	15	.18
4.4	Cy:Pm---12.9	-8.5	16.42	no	64.5	-.49
dp	Machos mut. Hembras dp	d	ji ²	se acepta	%	I.A.
4.4	+ -----8.1	-3.7	3.11	sí	40.5	-.29
4.4	dp:se---1.7	2.7	1.65	sí	8.5	.44
4.4	vg-----1.4	3	2.04	sí	7	.51
4.4	Cy:Pm---5.6	-1.2	.32	sí	28	-.12

En el primer grupo de cruzamientos observamos que solamente los machos dp con las hembras vg son aceptados. Las moscas restantes no son aceptadas. Aquí cabe hacer la comparación con la tabla 3 en la que los machos dp tienen un mayor éxito de cruzamiento con las hembras que se les presentan, excepto con las hembras vg. En ésta tabla, en cambio, el valor es próximo al

valor esperado, por esta razón es aceptado. En las cruzas recíprocas observamos que todos los valores son aceptados, por lo tanto todos los valores son cercanos al valor esperado.

Con lo que respecta a los índices de aislamiento, para dp en la primera tabla presenta una serie de valores negativos - indicándonos que los cruzamientos son exitosos entre líneas - diferentes. Lo cual ocurre también con los recíprocos de silves tre y Cy:Pa. El resto de los resultados nos indican que hay un flujo genético entre las moscas dp y los demás mutantes.

TABLA I4.-Cruzas heterogaméticas para el mutante dp:e

<u>dp:e</u>	Machos <u>dp:e</u> Hembras mut.	d	χ^2	se acepta	%	I.A.
3.4	+ -----1.1	2.3	1.55	sí	5.5	.51
3.4	<u>dp</u> -----1.7	1.7	.85	sí	8.5	.33
3.4	<u>vg</u> -----2.6	.8	.18	sí	13	.13
3.4	<u>Cy:Pa</u> ----4.4	-1	.29	sí	22	-.12

<u>dp:e</u>	Machos mut. Hembras <u>dp:e</u>	d	χ^2	se acepta	%	I.A.
3.4	+ -----8.7	-5.3	8.26	no	43.5	-.43
3.4	<u>dp</u> -----12.2	-8.8	22.77	no	61	-.56
3.4	<u>vg</u> -----3.4	0	0	sí	17	0
3.4	<u>Cy:Pa</u> --10.5	-7.1	14.82	no	52.5	-.51

En estas tablas el valor esperado es de 3.4. En el primer grupo se observa que todos los valores son aceptados, lo cual nos indica que los valores están cerca del valor esperado, pero que si los comparamos con la tabla 4 todos los machos dp:e -

tienen un menor éxito de cruzamiento con las moscas que se les presenten. En sus cruzas recíprocas observamos que solamente - las hembras dpse con los machos vg son aceptados, como vimos - anteriormente, éste valor se aproxima al esperado.

Los índices de aislamiento para dpse nos muestran en el - primer grupo un valor negativo para los machos dpse con las - hembras Cys:Pa, igual sucede con su recíproco, indicándonos que los cruzamientos son entre líneas diferentes. Los demás valo- res correspondientes al primer grupo son positivos indicando la aceptación de las hembras mutantes con los machos dpse. En los cruzamientos recíprocos, para las moscas silvestres y dp los resultados son negativos. No existe aislamiento para el - cruzamiento de las hembras vg con los machos dpse.

TABLA 15.-Cruzas heterogaméticas para el mutante vg.

vg	Machos <u>vg</u> Hembras mut.	d	χ^2	se acepta	%	I.A.
2.1	+ -----1.9	.2	.01	sí	9.5	.05
2.1	<u>dp</u> -----1.4	.7	.23	sí	7	.2
2.1	<u>dpse</u> -----3.4	-1.3	.80	sí	17	-.23
2.1	<u>Cys:Pa</u> -----1.2	.9	.38	sí	6	.27

vg	Machos mut. Hembras vg	d	$j1^2$	se acepta	%	I.A.
2.1	+ -----9.4	-7.3	25.37	no	47	-.63
2.1	dp-----3	- .9	.38	sí	15.5	-.17
2.1	dp:se----2.6	- .5	.11	sí	13	-.09
2.1	Cy:Pm---8.6	-6.5	20.11	no	43	-.60

Se observa que las hembras vg con los machos silvestres y Cy:Pm no son aceptados, todos los demás valores se encuentran cerca del valor esperado, que es de 2.1 y son aceptados.

En el primer grupo de índices de aislamiento, para los machos vg se observa que solamente con las hembras dp:se resulta ser un cruzamiento entre líneas diferentes. Los demás valores nos indican una mínima aceptación de los machos vg con las hembras mutantes. Para las cruzas recíprocas observamos que todos los valores resultan ser negativos oscilando entre -.63 a -.09 mostrándonos una fuerte tendencia de los cruzamientos entre - líneas diferentes.

TABLA 16.-Cruzas heterogaméticas para el mutante Cy:Pm.

Cy:Pm	Machos Cy:Pm Hembras mut.	d	$j1^2$	se acepta	%	I.A.
10.3	+ -----9	1.3	.16	sí	45	.06
10.3	dp-----5.6	4.7	2.14	sí	28	.29
10.3	dp:se---10.5	.2	0	sí	52.5	0
10.3	vg-----8.6	1.7	.28	sí	43	.08

Cy:Pm	Machos mut. Hembras Cy:Pm	d	ji ²	se acepta	%	I. A.
10.3	+ -----10.2	.1	0	sí	51	0
10.3	dp-----12.9	2.6	.65	sí	64.5	-.11
10.3	dp:e-----4.4	5.9	3.37	sí	22	.40
10.3	vg-----1.2	9.1	8.03	no	6	.79

En éstas tablas observamos que solamente las hembras Cy:Pm no aceptan a los machos vg. Todos los demás valores son aceptados, en éste caso, el valor esperado es de 10.3 y no varía mucho del tipo silvestre indicándonos que la mayoría de los machos como de las hembras Cy:Pm se cruzan con el tipo silvestre y con los mutantes utilizados.

En el primer grupo de índices de aislamiento el flujo genético es bastante bajo, inclusive en el cruzamiento de los machos Cy:Pm con las hembras dp:e no existe aislamiento. En las cruza recíprocas se observa que tampoco hay aislamiento para la cruzada de los machos silvestres con las hembras Cy:Pm. También se observa un gran aislamiento por parte de las hembras vg con los machos Cy:Pm. Los machos dp con las hembras Cy:Pm presentan un valor negativo, pero éste es mínimo.

Las comparaciones de éstas tablas, están en función de los valores homogaméticos. Al hacer la comparación con sus respectivos valores heterogaméticos algunos nos dan situaciones opuestas, así por ejemplo: el valor esperado para dp:e es de 3.4 al cruzar los machos dp:e con las hembras silvestres el valor es de 1.1, y es aceptado; en cambio al hacer la cruzada recíproca el valor es de 8.7 y no es aceptado. Este último valor como se

observó anteriormente es mayor que los anteriores y nos indica que la mutación no afecta las características como directamente responsables de cambios en el cortejo, aunque en ésta tabla el valor no se acepta. No siendo el caso para el mutante Cy:Pa en el que el valor homogamético es cercano al silvestre como ya se explicó anteriormente. Con lo que respecta a los índices de aislamiento, éstos van a variar dependiendo del valor esperado de cada mutante.

CONCLUSIONES.

- 1.-Los mutantes se encuentran en desventaja con el tipo silvestre. Excepto para el mutante dp.
- 2.-El éxito de cruzamiento del mutante dp entre líneas diferentes nos indica que sus características no influyen directamente en el cortejo y por lo tanto su mutación no es un obstáculo para alcanzar un gran éxito de cruzamiento.
- 3.-El éxito de los mutantes utilizados quedó de la siguiente manera: $dp > Cy:Pm > dp:e > vg$. Esto depende de las características del ala de cada mutante utilizado.
- 4.-Se confirma que las diferencias genéticas se manifiestan en el comportamiento.
- 5.-El índice de aislamiento se puede utilizar para detectar los cambios en el comportamiento.

BIBLIOGRAFIA.

- AZNAVURIAN, A. A. 1983. "Aislamiento sexual en Drosophila melanogaster y algunos de los mutantes". Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- BARKER, J. S. F. 1962. "Studies of selective mating using the yellow mutant of Drosophila melanogaster". *Genetics*, 42:623-640.
- BATEMAN, A. J. 1949. "Analysis of data of sexual isolation". *Evolution*, 3:174-177.
- BASTOCK, M. 1967. "Courtship: An ethological study". Chicago. Aldine.
- BOSIGER, E. 1960. "Sur le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution". *Experientia*, 16:270-274.
- CARMODY, G., A. D. COLLAZO, Th. DOBZHANSKY, L. EHREAN, I. S. JAFFRNY, S. KIMBALL, S. OBREBSKY, S. SILAGI, T. TIDWELL y R. ULLRICH. 1962. "Mating preferences and sexual isolation within and between the incipient species of Drosophila paulistorum". *Am. Midl. Nat.*, 68:67-82.
- CONNOLLY, K., B. BURNET and D. SEWELL. 1969. "Selective mating and eye pigmentation: An analysis of the visual component in the courtship behavior of Drosophila melanogaster". *Evolution*, 23:548-559.
- DOBZHANSKY, Th. and SPASSKY, B. 1959. "Drosophila paulistorum, a cluster of species in statu nascendi". *P.N.A.S.*, 45:419-428.
- DOBZHANSKY, Th. and SPASSKY, B. 1962. "Selection for geotaxis in monomorphic and polymorphic population of Drosophila pseudoobscura". *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43:1704-1712.
- DOBZHANSKY, Th. and SPASSKY, B. 1969. "Artificial and natural selec

- tion for two behavioral traits in Drosophila pseudoobscura". Proc. Nat. Acad. Sci., 62:75-80.
- DOBZHANSKY, Th. I 1975. "Genética del proceso evolutivo". Ed. Extemporaneos, S. A. pp. 463.
- DOBZHANSKY, Th. AYALA, STEBBINS, VALENTINE. I 1980. "Evolución". Ed. - Omega, S. A. pp. 558.
- DEMEREK, M., KAUFMANN, B. P. I 1975. "Introducción a la genética y citología de D. melanogaster". Ed. autorizada por la Institución Carnegie de Washington, D. C. pp. 56
- EHRMAN, L. I 1962. "Hybrid sterility as an isolating mechanism in the genus Drosophila". The Quart. Review of Biol. Vol 37, No. 4
- EHRMAN, L. I 1963. "Genetic divergence in M. Vetukhiv's experimental population of Drosophila pseudoobscura: I. Rudiments of sexual isolation". Genet. Res., 5:153-157.
- EHRMAN, L. I 1964. "Courtship and mating behavior as a reproductive isolating mechanism in Drosophila". Amer. Zool., 4:147-153.
- EHRMAN, L. I 1965. "Direct observation of sexual isolation between allopatric and between sympatric strain of sexual of the different D. paulistorum races". Evolution, Vol, 19, No. 4:453-464.
- EHRMAN, L., SPAASKY, PAVLOVSKY and DOBZHANSKY. I 1965. "Sexual selection, geotaxis and chromosomal polymorphism in experimental populations of Drosophila pseudoobscura". Evolution, 19:337-346.
- EHRMAN, L. I 1966. "Mating success and genotype frequency in Drosophila". Anim. Behav. 14:332-339.
- EHRMAN, L. I 1967. "Further study on genotype frequency and mating

- succes in Drosophila". Amer. Nat. 101:415-424.
- EHMANN, L. 1968. "The sensory basis of mate selection in Drosophila". Evolution, 23:59-64.
- EHMANN, L. 1976. "The genetics of behavior". Sinauer Assoc. Inc. Mass. U.S.A.
- ELENS, A. A. 1957. "Importance sélective des différences d'activité entre males ebony et savage, dans les populations artificielles de Drosophila melanogaster". Experientia, 13:293-294.
- ELENS, A. A. 1958. "Le rôle de l'hétérosis dans la compétition entre ebony et son alléle normal. Experientia, 14:274-276.
- ELENS, A. A. and J. M. WATTIAUX. 1961. "Direct observation of sexual isolation". Drosophila Information Serv. 39:118-119.
- EWING, A. and MANNING. 1967. "The evolution and genetics insect behavior". Ann. Rev. Entom. 12:471-494.
- GEER, B. W. and M. M. GREEN. 1962. "Genotype and mating behavior of D. melanogaster". Au. Nat., 96:175-181.
- GROSSFIELD, J. 1971. "Behavioral differentiation of three races of Drosophila auraria". Jour. of Her. Vol. 62, No. 2:117-118.
- INVESTIGACION Y CIENCIA. 1978. "Evolución". Edición en español de Scientific American. Prensa Científica, S.A. 26:168.
- LEVENE, H. 1949. "A new measure of sexual isolation". Evolution, 3:315-321.
- MAYR, E. 1942. "Systematics and the Origin of Species". Columbia Univ. Press. N.Y.
- MAYR, E. 1946. "Experiments on sexual isolation in Drosophila. VI Isolation between D. pseudoobscura and D. persimilis and their hybrids. Proc. Nat. Acad. Sci., 32:57-64.

- MAGALHAES, L.E. and M.A. QUERUBIM. 1974. "Cruzamento preferencial e cruzamento selectivo. Importancia evolutiva". *Cien. e Cul.* 26(5):481-485.
- MATHER, K. 1955. "Polymorphism as an outcome of disruptive selection". *Evolution*, 9:52-61.
- MERRELL, D. 1950. "Measurement of sexual isolation and selective mating". *Evolution*, 4:326-331.
- METTLER, L.E. y T.G. GREGG. 1979. "Genética de las poblaciones y evolución". Ed. U.T.E.H.A. S.A. de C.V. pp245.
- PARSONS, P.A. and D. KAUL. 1966. "Mating speed and duration of copulation in *D. pseudoobscura*". *Heredity*, Vol. 21 part. 2:219-225.
- PARSONS, P.A. 1973. "Behavioral and ecological genetics". Clarendon Press. Oxford. G.B.
- PETIT, C. 1958. "Le determinisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*". *Bull. Biol. France Belg.*, 92:243-329.
- REED, S.C., E.W. REED. 1950. "Natural selection in laboratory populations of *Drosophila*. II. Competition between a white eye gene and its white allele". *Evolution*, 4:34-42.
- SOLAR, E. del. 1966. "Sexual isolation caused by selection for positive and negative phototaxis and geotaxis in *Drosophila pseudoobscura*". Vol. 56, No. 2:484-487.
- SPIESS and LANGER. 1964. "Mating speed control by gene arrangement carries in *Drosophila persimilis*". *Evolution*, 480-444.
- SPIESS, E. B. 1968. "Courtship and mating time in *Drosophila pseudoobscura*". *Anim. Behav.*, 16:470-479.
- SPIESS, E. B. and J. P. KRUCKEBERG. 1980. "Minority advantage of cer

tain eye color mutants of D.melanogaster.II.A behavioral basis".Am.Nat.Vol.II5, No.3.

SPIETH,H.T.1952."Mating behavior whitin the genus Drosophila (Diptera).Bull.Amer.Mus.Nat.Nist.,99:396-474.

STRICKBERGER.M.W.1978."Genética".Ed.Omega,S.A.pp.937.

WILSON.E.O.1978."Ecología,Evolución y Biología de Poblaciones" Selección de artículos de "Scientific American".Ed.Omega.