157
2ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

RADIOSENSIBILIDAD DE Drosophila ananassae DE LAGUNA VERDE, VERACRUZ

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ADALBERTO EMILIO PIMENTEL PEÑALOZA

MEXICO, D. F., 1988

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

CONTENIDO

INTRODUCCION 1

I) LA RADIACION IONIZANTE 2

II) RADIACION NATURAL DE FONDO 7

III) CONTRIBUCION DE LA INDUSTRIA NUCLEAR A LA RADIACION NATURAL DE FONDO 9

IV) TIPOS DE REACTORES NUCLEARES 11

V) COMPONENTES GENETICOS DE LA ADAPTACION 15

ANTECEDENTES 18

OBJETIVO 27

MATERIAL Y METODO 28

RESULTADOS 33

DISCUSION Y CONCLUSIONES 41

TABLAS Y DIAGRAMA 48

GRAFICAS 67

MAPAS 70

BIBLIOGRAFIA 72

INTRODUCCION

Todos los organismos que viven en la superficie de la tierra, estan expuestos continuamente a la influencia de la radiactividad terrestre y a la de los rayos cósmicos. Sin embargo, la dosis promedio absorbida es baja, generalmente del rango de 1.2 a 2.5 m Gy (Conter et al, 1983). Comunmente se considera que esta dosis de radiación, no tiene efecto biológico: pero la dosis recibida por los organismos es acumulativa y no existe umbral determinado para la inducción de cambios en su genoma.

Al considerar que las poblaciones están expuestas a las radiaciones, se ha puesto mucho interés en la investigación del riesgo genético que resulte de la exposición a agentes mutagénicos tan activos. Las radiaciones, han sido utilizadas como fuente experimental de modificación de los componentes genéticos, con el afán de encontrar respuesta a numerosas incógnitas relacionadas con el riesgo genético que éstas acarrean.

Si bien, la idea fundamental en biología y en las ciencias en general es el conocer los fenómenos que ocurren en la naturaleza sin la introducción de variaciones en las condiciones en que ocurren, es sin embargo, necesario hacer uso de la experimentación, modificando dichas condiciones naturales, con el fin de corroborar los resultados ya obtenidos o simplemente observar qué ocurre cuando se modifica o introduce un factor diferente, con el objeto de predecir probables efectos, cuando el medio es alterado y ver el impacto que tiene, sobre

las poblaciones naturales, determinada alteración ambiental.

Cuando se iniciaron los estudios sobre los efectos genéticos de las radiaciones en 1927, con los experimentos de Müller, quien demostró que los rayos X pueden alterar los genes, se anticipó la utilidad de la aplicación de las radiaciones ionizantes a la biología, al disponerse de una herramienta que induce variabilidad genética. No obstante, dicha herramienta se calificó como relativamente ruda, ya que la acumulación de iones, afecta a cualquier tipo de molécula que esté en su trayectoria. A pesar de esta falta de especificidad, los efectos genéticos de las radiaciones constituyen un campo muy fructífero de investigación, en el que colaboran genetistas, radiobiólogos, biofísicos, etc. (Estrada, 1972).

Considerando los efectos de las radiaciones en el hombre y en el ambiente, en especial de las procedentes de fuentes radiactivas, es conveniente estudiar los cambios biológicos que estas producen; ya que se conoce poco acerca del efecto de la exposición a bajas dosis de radiación sobre la salud y la capacidad de adaptación de las poblaciones.

I) LA RADIACION IONIZANTE:

La radiación ionizante, aporta al material que la absorbe, suficiente energía localizada para ionizar átomos y moléculas que encuentre en su trayecto -entendiendose por ionización a la acción de eliminar o añadir electrones-. Existe una radiación ionizante electromagnética y otra que esta constituída por

partículas subatómicas de distintas masas y cargas. La primera comprende a los rayos X y rayos gamma, que se caracterizan por poseer longitudes de onda relativamente cortas y frecuencias altas Las radiaciones de partículas, estan constituídas por electrones, protones y partículas alfa

Las cantidades y dosis de radiación ionizante se miden en varias unidades: la más antigua de estas es el roentgen, que representa una medida de la cantidad de ionización inducida en el aire. Las principales unidades empleadas para expresar dosis absorbidas por los tejidos son el rad, que equivale a 100 erg por gramo de tejido y el Gray que equivale a un joule por kiligramo de tejido, es decir, 100 rad. para una determinada dosis, las radiaciones de partículas suelen provocar más daño que el producido por rayos X o gamma, justificandose así, la introducción de otras unidades, el rem y el sievert, que permiten catalogar la dosis de los distintos tipos de radiación en razón de sus efectos biológicos. En una primera aproximación se llama rem a la cantidad de radiación que produce un efecto biológico equivalente al que causa un rad de rayos gamma. De forma similar, un sievert es la cantidad de radiación de cualquier tipo equivalente, en efecto biológico, a un Gray de rayos gamma; de donde un sievert valdrá 100 rems.

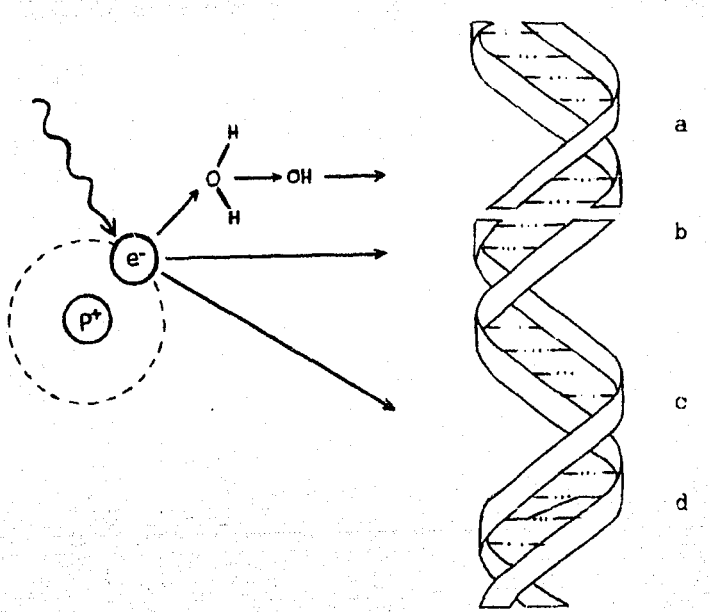
La radiación ionizante, a medida que va penetrando en el tejido libera su energía a través de una serie de colisiones e interacciones aleatorias con los átomos y moléculas que se encuentra en su trayectoria Colisiones e interacciones que dan lugar a

la aparición de iones y de radicales reactivos; éstos rompen enlaces químicos y causan otras alteraciones en las moléculas vecinas. La distribución de las ionizaciones a lo largo del trayecto del rayo o la partícula depende de la energía, masa y carga eléctrica de la radiación y, en menor grado de la densidad del tejido absorbente. De forma general, los rayos X y gamma que son electricamente neutras se caracterizan por un bajo gradiente de transferencia lineal de energía Esto es que generan escasos iones a lo largo de su trayecto y penetran profundamente en los tejidos. Las partículas dotadas de carga se caracterizan por una transferencia lineal más elevada y menor adentramiento. Las radiaciones con alta transferencia de energía producen, generalmente, un daño mayor que las radiaciones de baja transferencia lineal.

Las lesiones celulares constituyen el resultado de los cambios moleculares causados por los iones y los radicales inducidos por la radiación. De entre todas las moléculas afectadas por las radiaciones ionizantes, la del ADN es la más importante, debido al número reducido de copias de la información genética en ella inscrita. La energía procedente de una dosis letal de rayos X que afecte al organismo entero produce centenares de rupturas en la molécula de ADN de todas sus células, como se muestra en la figura No. 1.

Las lesiones simples se reparan en la mayoría de los casos, por enzimas celulares, la magnitud de la alteración dependerá, en última instancia, de la eficacia del proceso reparador y de

FIGURA No. 1



LESION INDUCIDA EN EL ADN.

a) segmento normal, b) Rutura de la doble cadena, c) delesión de una base, y d) enlace químico cruzado de las dos cadenas. (Upton. 1980).

la naturaleza de la lesión inicial. Los efectos de una lesión no reparada, o mal reparada, en una molécula de ADN puede multiplicarse muchas veces a lo largo de la transcripción y traducción del ADN; procesos que podrían desembocar en la transmisión de la anomalía a innumerables células hijas. Aunque solo fuera por ello, la agresión sufrida por cromosomas y genes, merece una atención mayor que cualquier otra lesión inducida por irradiación a bajas dosis.

Las alteraciones cromosómicas constituyen uno de los efectos de la radiación más estudiados. Entre ellos se encuentran los cambios en el número y estructura de los cromosomas, resultante de la ruptura y reagrupación de los brazos de los cromosomas, asi como de la interferencia u obstrucción de la separación normal de los cromosomas durante la división celular.

A través de los procesos de reparación metabólica llegan a unirse los fragmentos del cromosoma roto. Cuando hay dos rupturas muy cercanas en el espacio y en el tiempo, los extremos de un fragmento puede unirse incorrectamente a los de otro, y originar así translocaciones, inversiones, formas anulares y otras configuraciones de reagrupamiento estructural.

Con radiación de alta transferencia, la tasa de mutaciones crece, de un modo muy pronunciado, con relación a la dosis, pero se muestra bastante independiente con respecto al ritmo de la dosis. Con la radiación de baja transferencia, la frecuencia de mutaciones no aumenta tan drásticamente en función de la dosis

pero se muestra muy ligada al ritmo de dosis. (Upton, 1982)

A la hora de abordar estos temas, la atención se dirige a los efectos genéticos producidos por las explociones nucleares y por la radiación natural de fondo.

II) RADIACION NATURAL DE FONDO:

Si bien la humanidad ha producido muchas fuentes de radiación, son las naturales las contribuyentes principales. El fondo natural tiene tres componentes: la radiación terrestre, que resulta de la presencia de radionúclidos presentes en los sólidos de la tierra; la radiación cósmica que proviene del espacio exterior; y la de radionúclidos naturales depositados en el cuerpo humano.

Radiación terrestre: La tasa de radiación que recibe una persona del fondo natural, esta en función de la localización geográfica y el tipo de habitat de la persona. Por ejemplo, la tasa de dosis-equivalente -cantidad de energía necesaria para producir en 0.01 gramo de materia, el mismo grado de daño que una radiación de referencia- de fuentes terrestres varía con el tipo de radionúclidos naturales que contengan los sólidos de una área dada. La tasa promedio de dosis-equivalente (DE) que recibe la población de los Estados Unidos de las fuentes terrestres, es de 40 mrems/año, pero puede ser desde 23 hasta 90 mrems/año, dependiendo de la zona.

Radiación cósmica: Esta incluye las partículas de energía de

origen extraterrestre que penetran la atmósfera de la tierra y las partículas generadas por sus interacciones. Por suerte, la atmósfera sirve como un protector para las radiaciones cósmicas disminuyendo la tasa de DE. La altitud y la latitud hacen que la DE de radiación cósmica varíe debido a los cambios del campo magnético terrestre, con el cual las radiaciones también interactuan. Finalmente, debido a la modulación solar, la DE de los rayos cósmicos varía. Para la población de los E.U , se ha calculado un promedio de la DE de radiación cósmica de 31 mrems por año. Esta dosis se reduce a un 10 %, debido a la protección que otorgan las viviendas.

Radionúclidos naturales depositados en el cuerpo humano: Este depósito resulta principalmente de la inhalación y la ingestion de estos materiales, presentes en el aire y alimentos. Tales núclidos incluyen radioisotopos de plomo, polonio, bismuto, radio, potasio, carbono, hidrógeno, uranio y torio, y más de una docena de radionúclidos extraterrestre. De estos, los pesados son de particulr interés, debido a que son esparcidos en la biósfera y muchos de ellos que son de vida media corta son alfa emisores. (BEIR Committe, 1980).

La dosis absorbida de la radiación natural de fondo, se ve incrementada por las llamadas fuentes artificiales o creadas por el hombre que incluyen a las creadas para el diagnóstico médico, cuyo valor se aproxima al del fondo natural. Otras fuentes son las que estan asociadas al progreso de la humanidad y son todos los minerales radiactivos presentes de

forma natural en ciertos tipos de piedra prensada, materiales de construcción y abonos fosfatados; también, componentes radioemisores, aparatos de televisión, detectores de humo y otros productos de consumo; y por su puesto, lluvia radiactiva de explociones nucleares y escapes de centrales nucleares (Upton, 1982) a las cuales se refieren los siguientes párrafos

III) CONTRIBUCION DE LA INDUSTRIA NUCLEAR A LA RADIACION NATURAL DE FONDO:

El mantenimiento de los reactores en operación, encierra varias actividades, desde las minas y demolición del uranio hasta la fabricación de combustible para reactores y el almacenaje del mismo. En los Estados Unidos están en operación cientos de minas de uranio en donde se emplean cerca de 5000 hombres, aproximadamente 20 demoledoras de uranio y 21 plantas de fabricación de combustible.

Aunque ha habido problemas con la liberación de radionúclidos en las purificadoras de uranio, estos se han controlado muy bien, principalmente cuando se trata de escape al ambiente de radionúclidos de plantas nucleares comerciales. No obstante, la radiación de fondo se incrementa, tomando en consideración esto la U.S. Comisión Regulatoria Nuclear ha establecido un límite de DE de cuerpo total para la población en general por liberaciones normales de plantas de plantas nucleares comerciales el cual es de 8 mrems/año. La DE límite para órganos del cuerpo, tales como la tiroides es de 15 mrems/año. La E. P. A. (Environmental Protection Agency) publicó que el límite

de DE de cuerpo total, permitido para la población en general, debido a fuentes originadas por la industria nuclear es de 25 mrems/año.

De los radionúclidos específicos producidos por fisión, dos son los de importancia significativa en términos de dosis para las poblaciones, particularmente en caso de un accidente nuclear, estos son estroncio-90 y cesio-137. El tritio (hidrogeno-3), carbono-14 y criptón-85, son también radionúclidos importantes pero se liberan en en mínimas cantidades durante las operaciones rutinarias de los reactores, siendo difíciles de remover de las corrientes de aguas y espacios confinados. Aunque la liberación de iodo-131 es también importante, las técnicas que se utilizan para la purificación de los desechos de este núclido, son los más adecuados. Considerando esto, se ha estimado que para la población de los Estados Unidos, el promedio de DE por persona debido a liberaciones de radionúclidos por la industria nuclear, es de menos de 1 mrem/año. (BEIR Committee, 1980).

Debido a que el presente estudio se realizó con organismos que habitan en la vecinda de la planta nucleoeléctrica de Laguna Verde, se consideró de importancia mencionar brevemente, los tipos de reactores que existen, y saber de que especie es el de la localidad estudiada, así como su funcionamiento y combustible que emplea, con el fin de conocer una de las características principales del lugar de estudio.

IV) TIPOS DE REACTORES NUCLEARES:

Las plantas nucleoeléctricas pueden ser de varios tipos, dependiendo de las características del combustible, moderador y fluido refrigerante que utilizan. Los tipos de centrales más comunes son tres:

1) De uranio enriquecido como combustible y agua a presión como moderador y refrigerante, llamadas centrales de agua a presión (PWR).
2) De uranio enriquecido como combustible de agua ordinaria en ebullición como moderador y refrigerante. Llamadas centrales de agua en ebullición (BWR).
3) De uranio natural como combustible y agua pesada como moderador y refrigerante (CANDU). (Ediciones CFE, 1987).

La central de Laguna Verde es del tipo BWR, el cual funciona en forma general, de la siguente manera:

El agua entra en el reactor y se calienta conforme pasa entre los elementos del combustible nuclear. El vapor comienza a reunirse en la parte superior del reactor y sale por un tubo (ver figura No. 2). El agua y el vapor en un reactor típico, de agua en ebullición se mantiene a una preción de 70.3 Kg por cm^2, presión equivalente a la que hay a cerca de 800 metros debajo de la superficie del mar. La presión eleva el punto de ebullición del agua del reactor a un valor alto, y de aqui que cuando se produce el vapor, su temperatura y presión son lo suficientemente grandes para permitir un empleo eficaz de la turbina. Con

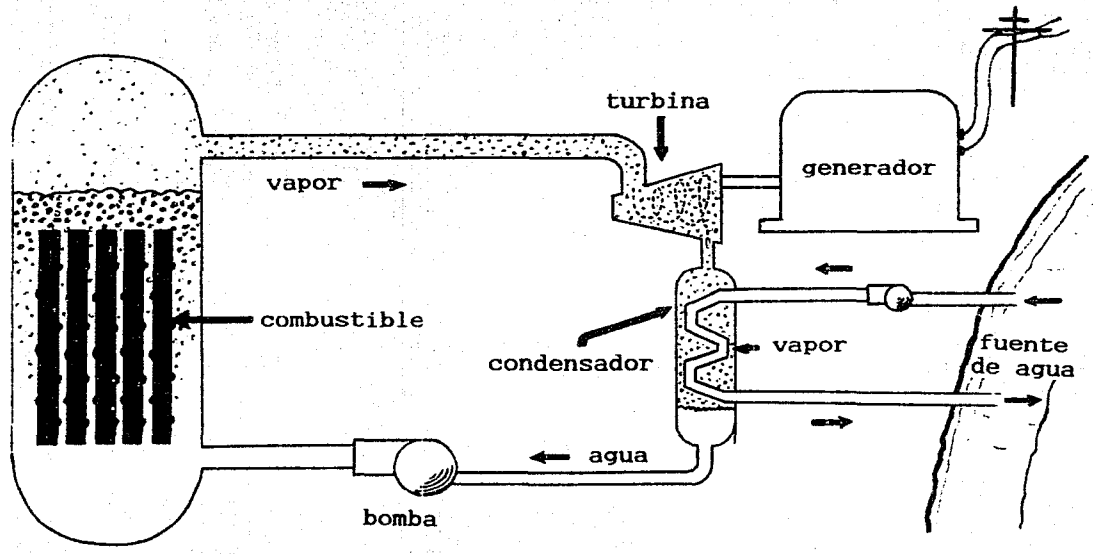

turbina
generador
vapor
combustible
condensador
vapor
fuente
de agua
agua
bomba

Figura No. 2

el objeto de aumentar la energía del vapor, en el reactor se lleva a cabo haciéndolo circular a alta presión. La temperatura del vapor es aproximadamente de 285 °C a la presión de 70.3 Kg por cm^2 característico de un reactor de agua en ebullición (Ray y Walter, 1968).

Combustible: el combustible que utilizan los reactores BWR es uranio enriquecido, constituido aproximadamente de 97 % de uranio-238 y 3 % de uranio-235. Aún cando dentro de los reactores no se efectua ninguna combustion en el sentido real de la palabra, se denomina combustible, por analogía, al material cuyos núcleos se fusionan al bombardearse con una fuente de neutrones para obtener calor. En un reactor puede emplearse como combustible uranio natural, en el cual el isótopo uranio-238 representa el 99.3 % y el isótopo uranio-235 tan solo el 0.7% ; o bien uranio enriquecido, en el que la proporción de uranio-135 aumenta aproximadamente hasta 3 %. Existen otros materiales fusionables que pueden usarse como combustible. Estos son el plutonio-239 y el uranio-233 que se producen artificialmente a partir del uranio-238 y del torio-232, respectivamente. (Ediciones CFE, 1987).

Con la proliferación de las plantas nucleares, se vuelve imperativo hacer estdios a largo plaso, dirigidos hacia el monitoreo de los efectos de las plantas nucleares sobre los organismos, los cuales viven cerca de estos reactores. Tales estudios pueden indicar si las plantas que actualmente operan lo hacen con seguridad, y también pueden proveer de los datos

básicos para estimar las múltiples consecuencias de probables accidentes que pueden causar la liberación de grandes cantidades de material radiactivo.

Las radiaciones de nivel bajo, han contribuido considerablemente a los cambios evolutivos de las especies, diversificando su acervo genético. Estos aspectos los trata más profundamente la genética de poblaciones, la cual estudia las interacciones de los genes de una población, bajo la influencia de la mutación, la selección y la migración, y describe en términos matemáticos las consecuencias de la herencia mendeliana a nivel poblacional.

El estudio de la genética de poblaciones implica la determinación de frecuencias con que aparecen determinadas características heredables, las implicaciones estadístico matemáticas que se suscitan en las poblaciones, y el análisis de los diferentes fenómenos que concurren en un organismo, extrapolándolo a la dinámica de una población, así como las interrelaciones que tienen los fenómenos entre sí y el ambiente actuante sobre dicha población.

El tamaño de las poblaciones depende de los parámetros ecológicos y genéticos, ya que en una población fluctuante, las variables ecológicas, favorecen o dificultan la adaptación de las mismas. De igual forma, la proporción relativa de los genotipos de una población, está influenciada por los factores del ambiente. Entre estos factores, se encuentra el incremento

del nivel natural de radiación de fondo, cuyo efecto puede reflejarse en los factores intrínsecos potenciales que se expresan en forma real a través de la selección natural y que rigen la posibilidad de adaptarse a un determinado medio. A estos factores se les ha denominado Componentes Genéticos de la Adaptación.

V) COMPONENTES GENETICOS DE LA ADAPTACION:

En genética de poblaciones se ha tenido un especial interés en estudiar esta serie de fenómenos o factores que ocurren en las poblaciones.

Los componentes genéticos de una población que se moldean por selección natural, son todas aquellas características comunes a un grupo de individuos, capaces de ser cuantificados y que se distribuyen en el tiempo y en el espacio en forma mendeliana. tales componentes son la viabilidad, la fecundidad, la habilidad del macho para aparearse, el tiempo de desarrollo, la velocidad de desarrollo, etc., y su estimación es el primer paso para comprender la evolución adaptativa de una población (Yamazaki, 1984). Así, el estudio del comportamiento de estos componentes genéticos ha sido el camino que más frutos ha dado en el esclarecimiento de los mecanismos evolutivos más importantes.

Los trabajos de Buzzati-Traverso (1955), nos ofrecen métodos para determinar componentes genéticos de las poblaciones, los cuales comprenden estudios sobre viabilidad, velocidad de desa-

rrollo y longevidad. Otros investigadores, como Erlenmeyer--Kimbling y colaboradores en 1962, se dedicaron a la tarea de esclarecer los componentes relacionados con la etología de las especies; por su parte, el equipo de Ehrman, profundizó en esa labor y en lo relacionado con polimorfismo en 1965. Un año después Ayala publicó sus trabajos relacionados con la productividad y biomasa de D. serrata. A su vez, Kojima y Yarbrough en 1967 y posteriormente Anderson en 1969, efectuaron diversos experimentos para analizar las fluctuaciones de la selección natural de acuerdo con dichos componentes genéticos durante generaciones sucesivas, mediante el estudio de algunos de ellos como la fertilidad y velocidad dedesarrollo.

Con relación a los estudios arriba mencionados, se han realizado innumerables experimentos en los que Drosophila ha jugado un papel muy importante desde que Morgan la introdújo en la investigación genética y con la cual se han aclarado muchos aspectos básicos sobre esta ciencia.

Fue Müller quien inició en 1927, el estudio de la carga genética de las poblaciones y para ello construyó líneas portadoras de genes marcadores, específicos para el cromosoma X de Drosophila melanogaster, lo que permitió el análisis de genes o factores letales portados por este cromosoma sexual. Con ésto, se han esclarecido algunos de los fenómenos que ocurren durante el proceso de la selección natural en la evolución de las especies.

así entonces, la estimación de la adaptabilidad, es el primer paso para comprender la evolución adaptativa de una población. En este sentido, el presente trabajo se basó en la evaluación de los componentes adaptativos: Fecundidad, velocidad de desarrollo y viabilidad huevo-abulto, los cuales se definen de la siguiente manera:

Fecundidad: Factor del potencial reproductivo que se refiere a la habilidad para producir gametos, cuya medida es la producción de huevos.

Velocidad de desarrollo: Es el número de individuos o cigótos que concluyen el desarrollo de todas las estructuras hasta la emergencia del adulto de la cubierta pupal, por unidad de tiempo.

Viabilidad huevo-adulto: Es el porcentaje de individuos que llegan a la etapa adulta o reproductiva, del total de aquellos que fueron originados por la unión gamética, indicando por tanto la frecuencia de genes letales que afectan al individuo en las diversas etapas del desarrollo.

Con el tiempo, se han podido aclarar muchas interrogantes acerca de la adaptabilidad de las poblaciones, así como el efecto de alteraciones del ambiente y su influencia, sobre los componentes adaptativos, para lo cual se han realizado diversas investigaciones que a su vez motivaron la realización del presente estudio. Estos trabajos serán esbozados a continuación.

ANTECEDENTES

La fecundidad es uno de los principales componentes del potencial reproductivo de Drosophila. En este sentido, Sved (1971), Prout (1971 I, II), Tracey y Ayala (1974), han demostrado que el componente fertilidad, el cual incluye la fecundidad, es mucho más importante que la viabilidad y representa el más importante componente del total de los caracteres de variación de Drosophila.

Temin (1966), en D. melanogaster y Marinkovic (1967), en D. pseudoobscura estudiaron la fecundidad y los modificadores de fertilidad que tienen las poblaciones naturales. En D. pseudoobscura se evaluó la capacidad promedio de las hembras heterócigas para depositar huevos entre los días sexto y décimo segundo de edad, la cual fue de 207,5 ± 5.9 huevos, y la correspondiente a hembras homocigotas para el segundo cromosoma, les permite una viabilidad de 161.5 ± 5.7 huevos. Además de esto, solamente 44.9 ± 2.7 % de los huevos de hembras homócigas se desarrollaron hasta alcanzar el estado adulto, en comparación con 69.9 ± 1.8 en las del testigo. 5.1 % de las hembras homocigotas estudiadas fueron totalmente estériles por la combinación de una fecundidad drásticamente disminuída con una baja viabilidad de los pocos huevos que depositaron.

Por su parte Ranganath y Krishnamurthy (1972 y 1974), analizaron la tasa de desarrollo y fecundidad a D. nasuta y encontraron que las hembras que emergen más rápido, son significativa-

mente más fecundas. Esta capacidad está relacionada con inversiones del tercer cromosoma, esto es, que las moscas que se desarrollaron más rapidamente presentaron mayor número de inversiones heterócigas en dicho cromosoma, lo cual les confiere el carácter de más fecundas.

En estudios realizados por Singh en 1973 con D. ananassae de diferentes localidades de la India, llegó a la conclusión que los diferentes promedios de fecundidad de cada lugar, reflejan diferencias genotípicas.

A su vez, Alvarez y Fontdevila (1981) evaluaron la puesta de huevos durante el transcurso de la vida de D. melanogaster, y establecieron que las hembras vírgenes se tardan en iniciar la producción de huevos. La tasa de incremento y decremento en la puesta también fueron bajas, así como los valores de máxima producción de huevos. También llegaron a la conclusión de que las cruzas con hembras mutantes mostraron bajos valores de máxima producción de huevos comparados con hembras de tipo silvestre o heterócigas, lo mismo ocurre con hembras vírgenes mutantes contra hembras vírgenes silvestres.

Las hembras desarrolladas en condiciones de aglomeramiento presentaron baja producción de huevos, como lo demostraron Pearl (1930) y Clark y Feltman (1981).

Olvera, et al (1987), observaron que los promedios de fecundidad de D. ananassae aumentaban cuando las hembras se colocaban

en un medio donde previamente habían estado machos, comparadas con las que se ponían en medio intacto. Krause, et al (1980) y Takamura (1980) observaron el mismo efecto con D. melanogaster.

La literatura que se refiere al efecto de la densidad sobre la viabilidad de las larvas de Drosophila, es abundante, así tenemos que la mayoría de los resultados de estos experimentos, que se han publicado, indican que la viabilidad relativa de la competencia de genotipos varía con la densidad; por lo general en muy altas densidades se exageran diferencias entre genotipos. Aunque, Palabost (1972) en experimentos con dos lineas de D. melanogaster, una silvestre y una mutante, y con dos medios de cultivos diferentes, observó que en el alimento deficiente de nutrientes y en el completo, la viabilidad de las larvas de la línea silvestre es denso-independiente para todas las densidades que trabajó, con un porcentaje de viabilidad de 81,5 $\pm$ 0.6. La viabilidad de la mutante fue denso-dependiente en los dos tipos de medio.

Por su parte, Lewontin y Matsuo (1963), examinaron en D. busckii. la viabilidad de mutantes en cultivos puros y la de moscas mutantes y silvestres con diferentes densidades de larvas, en varias mezclas. Todo el experimento presentó la misma norma de reacción de supervivencia con respecto a la densidad. En las densidades intermedias todas las curvas tuvieron un pico de viabilidad, mientras que en altas y bajas, resultó una bajísima supervivencia. Por otro lado, los genotipos con alta viabilidad en cultivos puros, lograron baja

viabilidad en cultivos mixtos en muchas ocaciones.

Marinkovic, et al (1973), analizaron el efecto de la edad sobre la viabilidad huevo-adulto de D. melanogaster y encontraron que los grupos de progenitores homocigotos viejos, tienen baja viabilidad con respecto a los jóvenes, mientras que en los grupos heterocigotos la viabilidad fue prácticamente igual. Sin embargo, combinaciones de edades de progenitores homocigotos para el segundo cromosoma, tuvieron viabilidad semejante a la de las combinaciones entre progenitores heterocigotos.

El desarrollo de las técnicas moleculares, ha permitido poner de manifiesto la existencia de una gran cantidad de variabilidad genética en las poblaciones natrales (Ayala, 1983; Nevo, 1978; Powell, 1975), pero el avance significativo alcanzado en la detección de variabilidad no encuentra el paralelismo deseado en un mayor conocimiento de los mecanismos evolutivos que la mantienen (Santos et al, 1984). Por esta razón es importante determinar, entre otras cosas, la influencia de los factores físicos del ambiente que tienen sobre la aptitud relativa de los genotipos en una población, como es el caso particular de las radiaciones.

Numerosas investigaciones de los efectos biológicos de las radiaciones sobre las poblaciones de laboratorio de Drosophila, se han realizado durante el transcurso de los año. Wallace (1956), usó una linea de D. melanogaster, la Oregon-R, y tomó moscas cuyo segundo cromosoma estaba libre de genes letales y

formó poblaciones en cajas lúcidas. Dos de las poblaciones recibieron una dosis crónica de 5 rads por hora de radiaciones gamma, resultando un total de 2000 rads por generación. Después de 130 generaciones a estos niveles de exposición a la radiación, encontró que 87 % de las moscas probadas llevavan genes letales recesivos en su segundo cromosoma. Sorprendentemente las poblaciones no presentaron signos de extinción, y mucho menos, individuos que llevaran genes letales recesivos en condiciones heteróciga no mostrándo reducción en la viabilidad huevo-adulto, comparado con moscas que llevavan los segundos cromosomas en forma normal.

Sankaranarayanan (1965, 1966, 1967), utilizando el control de poblaciones de Wallace, expuso moscas a dosis agúdas de 2000 4000 y 6000 rads de rayos X por generación y mantuvo a las poblaciones en frascos de cultivo. Con esto, examinó la viabilidad de las poblaciones cada generación y observó que declinó rápidamente durante las primeras cuatro generaciones. Más aún, el grupo que recibió la más alta dosis, alcanzó retardadamente su equilibrio. Cuando cada población había recibido una dosis acumulativa de 120,000 rads, las mantuvo sin irradiación y las examinó cada generación. Con esto, encontró que la supervivencia huevo-adulto de las moscas analizadas de las tres poblaciones, mejoraron considerablemente en las primeras cinco generaciones, postirradiación.

Blaylock y Shugart (1972), colocaron igual número de moscas de D. melanogaster y D. simulans en competencia en cajas de

población. Ellos aplicaron a los machos de D. simulans, dosis agudas de 250, 500 y 100 rads de rayos gamma al principio de los experimentos y durante las tres semanas posteriores Simultaneamente determinaron el número de moscas de ambas especies y encontraron que la frecuencia relativa de D. simulans fue la misma para la población irradiada con 100 rads, que para la no irradiada o población testigo. Sin embargo, en los primero 21 días de muestreo y durante el transcurso del experimento, hubo un aumento significativo en la frecuencia relativa de D. simulans en las cajas de población en donde éstas habian sido expuestas periódicamente a 250 ó 500 rads. Este incremento observado en la adaptabilidad de las poblaciones irradiadas no esta restringido a Drosophila. También ha sido observado por Crenshaw (1965) en los escarabajos de harina Tribolium confusum.

De la misma forma Nelson (1973), estudió la radiosensibilidad de D. melanogaster y observó que las hembras cruzadas con machos tratados con 5, 12 y 15 K rads producen aproximadamente el mismo número de huevos que el testigo, pero el 68, 93 y 99 % respectivamente no fueron viables y la longevidad de los machos fue inversamente proporcional a la dosis de radiación.

La radiación confiere diferencias de capacidad competitiva a D. wilistoni y a D. nebulosa y es la primera de ellas la menos radiosensible, como lo demostraron los trabajos de Marques (1973), quien también notó que las poblaciones con historia de radiación mostraron menos sensibilidad a los efectos detrimenta

les de una nueva dosis de radiación, que las no irradiadas con anterioridad.

En los trabajos de Salceda y en los publicados en colaboración con Ramirez (1970), se analizaron en D. melanogaster la velocidad de desarrollo diferencial entre portadores de genes letales y no letales, estableciendo que los individuos heterócigos, para un cromosoma normal, se desarrollaron más rápidamente que los homócigos, con excepción de una población. Los heterócigos para cromosomas portadores de genes letales en todos los casos tivieron una velocidad de desarrollo rápida. Finalmente, la irradiación les confiró la ventaja de desarrollarse más rápido ha los heterócigos normales y a los portadores de genes letales producidos por otra irradiación previa.

La especie Drosophila ananassae fue estudiada en las islas Marshall y Elastern en Carolina E.U., para determinar el efecto de la radiación directa y la residual producida por pruebas atómicas (Stone et al, 1959). Los parámetros que se evaluaron fueron la fecundidad y la viabilidad huevo-adulto para cuantificar los cambios adaptativos de estas poblaciones a su nicho ecológico, en el que se había incrementado la radiactividad considerablemente. Con este proposito se colectaron muestras durante cuatro veranos sucesivos habiéndose observado que la carga genética de la población aumentaba considerablemente y después disminuía hasta llegar a un nivel muy similar al que existía con anterioridad.

Las dosis de radiación usadas en los experimentos descritos anteriormente, son extremadamente grandes cuando se les compara no solo con la dosis letal 50 para humanos (375 rads) sino también a la dosis estimada de 43 rads que cada una de las 24 mil personas que habitaban entre 3 y 15 Km de la planta nuclear de Chernobyl, recibieron como resultado de la explosión (Wilson, 1987). Sin embargo, debe ser recordado que los altos niveles de radiación usados en los experimentos discutidos anteriormente fueron en parte motivadas, por el hecho de que en los años 50s y 60s fueron llevadas a cabo pruebas atómicas de gran escala en el mundo entero. Estas pruebas producen considerables cantidades de precipitación radiactiva la cual afecta severamente a las poblaciones locales de plantas y animales (Stone et al, 1962).

Los usos de altos niveles de radiación, fueron también justificados por el hecho de que los datos podrían ser usados para estimar los efectos de bajo nivel de radiación, ya que se se ha demostrado que hay una relación lineal entre las dosis de radiación y el efecto biológico por exposición a rangos de 5 a 4 mil rads (Müller, 1927; Oliver, 1930; Spencer y Stern, 1948 y Glass y Ritterhoff, 1961).

Más recientemente Ichikawa (1981) ha usado las células de los pelos de los estambres de Tradescantia como un indicador biológico de los efectos mutagénicos de la radiación emitida por plantas nucleares. En este sistema las células de los pelos de los estambres son de color azul en condición heteróciga; cuando

las células se ponen de color rosa, indica el resultado de la mutación. Los datos reunidos permitieron calificar a este sistema como muy sensible a bajos niveles de radiación, emitida por plantas nucleares. Después de revisar los datos obtenidos de las dosis de radiación presentes en el aire circundante en varias reactores, se concluyó que el efecto observado se debió a la radiacion de núclidos concentrados e incorporados en la naturaleza que causan el incremento de mutaciones.

Existe una gran cantidad de información con relación al efecto de las radiaciones sobre las poblaciones en general, en su mayoría se refiere a las que se han mantenido por muchas generaciones en el laboratorio; en tanto la procedente de las naturales o recien colectadas, es muy escasa, Pero necesaria para complementar los conocimientos sobre la dinámica de las mismas.

Los usos pacíficos de la energía nuclear pueden aumentar el nivel de la radiación de fondo en los lugares cercanos a las fuentes de radiación por lo que conviene investigar si los organismos que habitan en los nichos ecológicos involucrados, pudieran funcionar como monitores biológicos, que permitan detectar por sus efectos los incrementos en la radiactividad de fondo o los efectos sinérgicos entre la radiactividad y los compuestos químicos que se depositan en el ambiente y que modifican su habitat.

Así, el objetivo de esta investigación es el siguiente:

OBJETIVO

La localidad de Laguna Verde, Veracruz está siendo perturbada por un asentamiento humano y por la edificación de una planta nucleoeléctrica que próximamente empezará a funcionar, por lo que se considera de interés hacer un estudio de la población de Drosophila ananassae que habita en este lugar, evaluando varios factores genéticos de valor adaptativo y la radiosensibilidad durante un ciclo anual para obtener datos que en un momento dado permitirán considerar a esta especie como un monitor biológico que indique el grado de contaminación de este habitat.

MATERIAL Y METODO

El presente estudio se realizó con una población de Drosophila que habita en la vecindad de la primera planta nucleoeléctrica de México, situada en Laguna Verde, Estado de Veracruz. El reactor esta en el Golfo de México a 96° 24'30" W de longitud y 19° 43'24" N de latitud, al norte de la Ciudad de Veracruz, a 72 Km de la carretera que va de esta Ciudad a Nautla (ver mapa, pp 70). El sitio de colecta del material biológico fue, a 350 metros y 215° SSW, del reactor (ver mapa, pp 71).

El organismo que se seleccionó para realizar este estudio fue Drosophila ananassae, la cual fue descrita por Doleschall en 1858. Es una especie subcosmopolita, probablemente nativa del oriente (David y Tsacas, 1980); esta ampliamente distribuida en las regiones tropicales donde debe haber sido introducida recientemente (Cohet, et al, 1979). Su clasificación taxonómica es la siguiente.

PHYLUM	Arthropoda
SUBPHYLUM	Mandibulata
CLASE	Insecta
ORDEN	Diptera
SUBORDEN	Cyclorrhapha
SUPERFAMILIA	Drosophiloidea
FAMILIA	Drosophilidae
GENERO	Drosophila
SUBGENERO	Sophophora

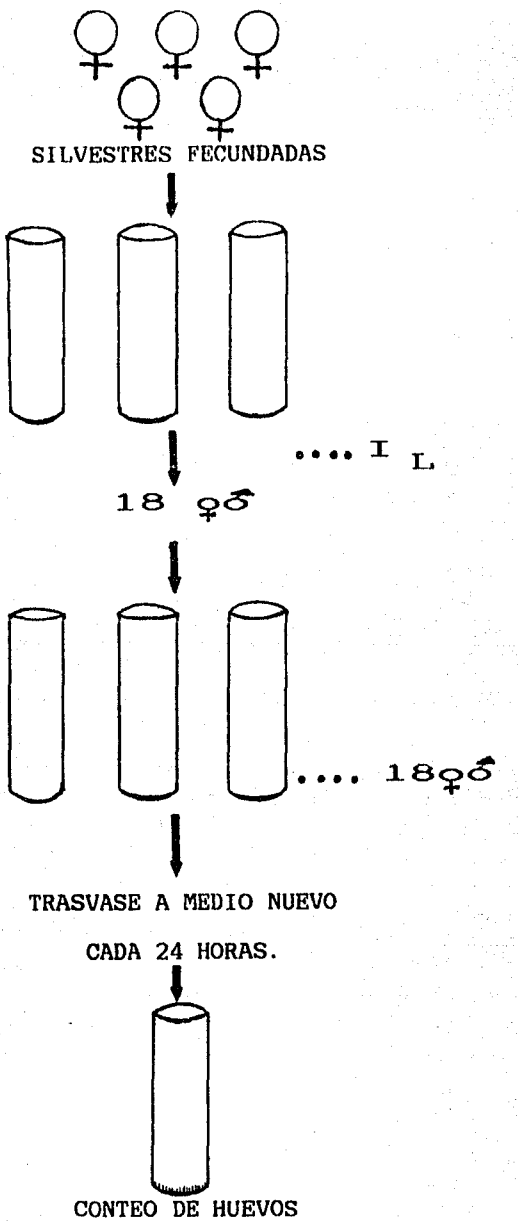
GRUPO	melanogaster
SUBGRUPO	ananassae
ESPECIE	Drosophila ananassae

Se realizaron siete colectas para Drosophila ananassae en Laguna Verde, desde el verano de 1986 hasta el invierno de 1987. Las condiciones fisico-ambientales del periódo de colecta estan en la tabla No. 16.

La fecundidad se analizó poniendo a las hembras capturadas de D. ananassae en cultivos individuales, en frascos homeopáticos, con medio de cultivo de harina de maiz-agar-sacasosa y levadura para su propagación en forma endogámica y se incubaron a 25° ± 1° C. A partir de la F2 se pasaron a cultivos en frascos cremeros, de ¼ de litro y se trasvasaron cada 3 días, dos veces sucesivas. De la F3 obtenida, se aislaron 18 parejas de cada isolinea (I_L), se dejaron madurar tres días y al cuarto se colocaron en cultivos individuales. Estos cultivos se pusieron en condiciones óptimas y se dejó que las hembras ovipositaran durante 24 horas, al cabo de éstas, se trasvasaron a frascos con medio nuevo y se contaron los huevos depositados por cada hembra. Todo este procedimiento se repitió durante diez días (ver esquema No. 1)

Para determinar la viabilidad huevo-adulto, velocidad de desarrollo y radiosensibilidad de estas muestras, se seleccionaron las isolíneas que presentaron el promedio de fecundidad más altos y más bajos y se propagaron. De la F4 se colectaron

Esquema No. 1: Metodología para evaluar fecundidad.



huevos, poniendo a ovipositar grupos de 25 parejas en cajas de petri de 25 mm de diámetro y 18 mm de altura, y se formaron cuatro grupos que se denominaron: H0, H4, H6 y H8 que correspondieron a los grupos irradiados con 0, 4, 6 y 8 Gy de rayos gamma respectivamente.

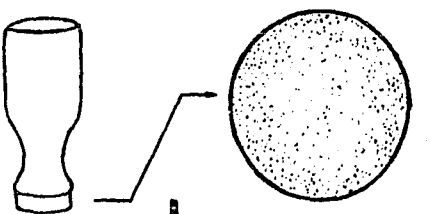
Los huevos fueron irradiados en el Vick-rad 2000 (Vicker Radiation Division Swindon England). Esta unidad para irradiar fue construida para utilizarse en un cuarto sin blindaje y consta de una fuente anular cerrada permanentemente dentro del blimdaje de plomo, formada por lápices de acero inoxidable que contiene cobalto-60. La actividad de la fuente del Vick-rad 2000 al 1º de enero de 1987, fue de 3.196 x 10^{12} Bequerels.

Cada uno de los grupos estuvieron formados por 4320 huevos para cada tratamiento y cada población (alta y baja fecundidad). Inmediatamente después de la irradiación se depositaron en frascos homeopaticos (90 mm de altura por 25 mm de diámetro) en grupos de 80 huevos por frasco, éstos permanecieron durante su desarrollo en condiciones óptimas. A partir del octavo día después de la siembra se contaron diariamente los adultos emergidos, registrándose la proporción de hembras y machos por separado. (ver esquema No. 2)

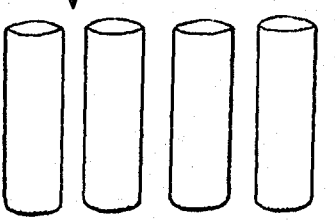
El análisis estadístico de los datos otenidos se llevó a cabo por medio de la prueba de X^2 y por porcentajes acumulados. La prueba de X^2 se utilizó para comparar los datos de las muestras estacionales con relación a su fecundidad, viabilidad,

velocidad de desarrollo y radiosensibilidad. El análisis por porcentajes acumulados se empleó para determinar las curvas de la velocidad de desarrollo.

Esquema No. 2: Metodología para evaluar velocidad de desarrollo, viabilidad huevo-adulto y radiosensibilidad.



Colecta de huevos de 1 hora de edad e irradiarlos con rayos gamma.



Grupos H0 H4 H6 H8

Incubarlos a 25° ± 1 °C.

AL OCTAVO DIA DEPUES DE LA SIEMBRA SE CONTO DIARIAMENTE LA DESCENDENCIA

RESULTADOS

Como parte de los resultados tenemos que de las siete colectas realizadas en Laguna Verde, solamente se capturó D. ananassae en verano y otoño de 1986, en tanto que en 1987 la recolección se hizo en primavera, con un número de hembras colectadas de 5, 7 y 14, respectivamente. En el invierno de ambos años no hubo material biológico.

En la tabla No. 1 se presentan los datos de fecundidad obtenidos para cada muestra estacional. los promedios de este factor se calcularon con el total de huevos entre el total de hembras, además se aplicó la prueba de X^2, con la que se observaron diferencias significativas entre las muestras, al nivel de 0.001. Así, se aprecia que las moscas de verano presentaron el mayor promedio de fecundidad (7.63 huevos/♀) y la de otoño el menor (6.4 huevos/♀).

La tabla No. 2 contiene los datos experimentales del desarrollo de las moscas de cada muestra estacional (grupo HO) y los porcentajes acumulados de emergencia. Estos datos se graficaron contra el tiempo. La curva que resultó es del tipo logístico que se define por la ecuación $X = Xo\ e^{mt}$, en donde:

X = Biomasa después de un tiempo.

Xo = Biomasa inicial.

m = Velocidad de desarrollo (pendiente de la ecuación).

t = Tiempo

Entonces, si despejamos de esta ecuación la velocidad, queda:

$$\ln X = \ln Xo + mt.\ln e$$

$$\ln X - \ln Xo = mt(1)$$

$$\frac{(\ln X - \ln Xo)\ 100}{t} \quad m$$

Con esta ecuación se calculó la velocidad de desarrollo.

Estos resultados también estan representados en la tabla No. 2, con lo que se ve que las moscas de otoño se desarrollan a una velocidad mayor (m = 8.82) con relación a las de primavera y verano (m = 4.42 y 3.4, respectivamente.

En la gráfica No. 1a está representada la curva de velocidad de desarrollo del grupo H0 de cada muestra. En esta gráfica se puede apreciar claramente que la curva se caracteriza por tener tres fases: lac, exponencial y de reposo. En la fase exponencial la velocidad de desarrollo es constante. También es posible observar la diferencia que existe entre las pendientes -directamente proporcional a la velocidad dedesarrollo- que presentaron las muestras. Esto es, que una mayor pendiente indica que el desarrollo de las moscas es más rápido y la menor que es más lenta.

Otro detalle mostrado por la gráfica, es el desfasamiento de las curvas, lo que indica que el tiempo en que se inicia la emergencia de las moscas, es diferente en cada muestra. En este caso particular se puede ver que las moscas de la muestra de

verano requieren para emerger un día más que las de otoño

La tabla No. 3 contiene los datos de viabilidad huevo-adulto del grupo H0, los cuales demostraron diferencias entre las muestras. la de otoño presentó la mayor viabilidad (69.69 %) y la de primavera la menor (39.97 %). Cuando se compararon estadisticamente estos resultados, se observó que las diferencias son significativas al nivel de 0.001.

Para determinar la radiosensibilidad de cada muestra estacional se seleccionaron dos factores adaptativos: velocidad de desarrollo y viabilidad huevo-adulto y posteriormente los resultados se analizaron y se compararon de la misma forma como se ha venido haciendo. A la muestra de verano no fue posible determinarle su radiosensibilidad, debido a que el irradiador estuvo cerrado durante un mes, periódo en el cual las moscas habían acumulado tres generaciones más; por esta razón, se decidió eliminarla.

La tabla No. 4 contiene los datos de la velocidad de desarrollo de las moscas de cada muestra, cuando los huevos fueron irradiados con 4 Gy (grupo H4) los que nos indican diferencias entre las muestras, asi tenemos que la de otoño presentó una velocidad de desarrollo más rápida (m = 6.77) con respecto a primavera (m = 5.01), pero es menor que la del grupo H0, en cambio la de primavera la aumentó.

En la gráfica No. 1b están representadas las curvas de cada

muestra del grupo H4. En este caso se observa que la pendiente de primavera es menor a la de otoño. En cuanto al inicio de la emergencia, la de primavera comenzó primero que la de otoño.

La tabla No. 5 contiene los resultados de viabilidad huevo adulto del grupo irradiado con 4 Gy (grupo H4) de cada muestra estacional, los cuales indican que la viabilidad de las dos muestras disminuyó significativamente con respecto a su grupo H0. Al comparar los resultados de las dos, también se presentaron diferencias significativas al nivel de 0.001.

En la misma forma como se ha venido haciendo, la tabla No. 6 contiene los datos del grupo irradiado con 6 Gy (grupo H6) de cada muestra estacional con sus respectivas velocidades de desarrollo. Puede notarse que la de otoño disminuyó su velocidad con relación al grupo H4 (m = 4.15), y la de primavera la aumento (m = 6.55). Cuando se compararon los resultados para este tratamiento, la de otoño fue la muestra que presentó menor velocidad de desarrollo.

En la gráfica No. 1c estan representadas las curvas de velocidad de cada muestra de los grupos H6. Se puede ver que otoño tiene menor pendiente que primavera, y que el tiempo de inicio de la emergencia es más corto para otoño.

Los datos de viabilidad de los huevos tratados con 6 Gy están contenidos en la tabla No. 7. y ellos nos permiten asegurar que la supervivencia de ambas muestras comparada con las de los

grupos H0 y H4, fue más baja (6.41 y 7.47 %, respectivamente). Cuando se compararon los resultados de las dos muestras, hubo diferencias significativas al nivel de 0.5.

En la tabla No. 8 están contenidos los resultados obtenidos del desarrollo de las moscas cuando los huevos fueron irradiados con 8 Gy (grupo H8), con sus respectivas pendientes. Comparados con los grupos H6, según el analisis utilizado, puede verse que la muestra de primavera disminuyó su velocidad (m = 5.54), mientras que la de otoño la aumentó (m = 5.26). Cuando se compararon los resultados del efecto de esta dosis en las muestras estacionales, se ve que primavera tiene mayor pendiente que la de otoño, detalle fácil de notar en la gráfica No. 1d, donde están representadas las curvas obtenidas de cada muestra, también en esa gráfica se aprecia que la muestra de primavera requiere de menor tiempo para su dearrollo, que la de otoño.

Asi mismo, en la tabla No. 9 se ordenaron los datos de viabilidad huevo-adulto, cuando los huevos fueron irradiados con 8 Gy (grupo H8), Los resultados muestran que los de primavera y otoño tuvieron una viabilidad diferente significativamente al nivel de 0.01 . Si se comparan estos datos con los obtenidos en los grupos H4 y H6, se observa que la viabilidad de los huevos de las dos muestras va disminuyendo.

Las muestras estacionales de primavera y otoño fueron además analizadas por isolíneas (I_L), ésto nos permitió observar otros

datos interesantes relacionados con los factores adaptativos ya mencionados.

Se observó que los promedios de fecundidad de cada I_L son diferentes entre sí (4.05 a 23.79) y que la variabilidad fue más o menos igual en las dos estaciones, como puede observarse en la tabla No. 10. Cuando se hizo el análisis por I_L, se notó que el promedio de huevos puestos por las hembras durante diez díases diferente, si se calcula con el número de hembras que se ponen a ovipositar, o si se hace la estimación con el número de hembras que realmente ponen. El promedio real se obtuvo del total de huevos contados entre las hembras que realmente ponen mientras que el promedio "aparente" se obtuvo del total de huevos entre las hembras probadas. Cuando se compararon los promedios mencionados se encontró que el "aparente" es un 36.46 porciento menor que el real, por esta razón, en lo secesivo nos referiremos al promedio real.

Al analizar las moscas por edades se distinguieron diferencias, como puede observarse en la tabla No. 11 y en la gráfica No. 2, en las cuales están representados los datos y las curvas del comportamiento de la fecundidad respectivamente. En ellas se ve que la muestra de primavera presentó su máximo de fecundidad en el sexto día, la de verano en el séptimo y la de otoño en el noveno. Otro detalle que se aprecia en la gráfica, es que las muestras, primavera y otoño, tuvieron el mismo promedio máximo (23.07 y 22.91 %, respectivamente), pero en diferente día.

Como ya se indicó anteriormente, los estudios de radiosensibilidad se realizaron con las isolíneas que presentaron el promedio de fecundidad más alto y más bajo.

Los datos de la velocidad de desarrollo de las I_L de alta fecundidad de primavera y otoño se aprecian en las tablas No. 12A* y 12A, respectivamente, y las de las I_L de baja están en la 13B* y 13B, las que nos muestra también los valores de velocidad de desarrollo correspondientes a las diferente dosis de radiación. Las I_L de alta y baja fecundidad presentaron un aumento en la velocidad de desarrollo, proporcional a las dosis excepto en los grupos H8, en cuyo caso disminuyó la velocidad en ambas poblaciones, siendo más notable en las I_L de alta fecundidad.

Al analizar la radiosensibilidad de cada una de las I_L probadas, vemos que la de alta fecundidad A* y la de baja B*, incrementaron su velocidad de desarrollo en forma proporcional a la dosis de radiación hasta alcanzar la máxima con 6 Gy (m = 14.18 y 16.8, en ese orden), y después la disminuyeron con 8 Gy (m = 4.51 y 12.43, respectivamente); en cambio la velocidad de la I_L A desendió proporcionalmente a la dosis y la B sólo la aumentó un poco con 4 Gy (m = 8.51) y con 6 y 8 Gy se mantuvo constante (m = 7.0).

En la gráfica No. 3 estan representadas las curvas de velocidad de desarrollo de cada isolínea: 0, 4, 6 y 8 Gy (grupo H0, H4, H6 y H8, respectivamente), donde se ve la pendiente correspon-

diente a cada curva y los diferentes tiempos de inicio de la emergencia de los adultos. De esta manera, vemos que cuando los huevos no son tratados con radiación, Las I_L A* y B* tienen semejanzas menores a la de A y B, las cuales también son parecidas. En contraste con el grupo H6, los efectos se invirtieron. Con 4 Gy, respecto al grupo H0, A y B* presentaron la misma pendiente y A* la aumentó, pero con 8 Gy la disminuyó; A y B la mantuvieron constante, mientras que B* la disminuyó muy poco.

En cuanto al día en que se inicia la emergencia de los adultos (gráfica No. 3), los efectos más notables fueron los de las I_L A* y B*. Para A* se adelantó la emergencia con 4 Gy con relación al grupo H0, inclusive aumentó su velocidad de desarrollo. Los grupos H6 y H8 de la I_L B* inician la emergencia de los adultos antes que el resto de las I_L, en cambio A* se atrasó

Al observar las curvas de cada tratamiento, es fácil notar que en general se ve que al incremntarse la dosis de radiación, se retrasa la emergencia de los adultos. De esta manera, con 4 Gy el inicio de la emergencia es alrededor del octavo día y con 8 Gy, es desde el séptimo hasta el noveno día.

Con relación a la viabilidad huevo-adulto (tabla No. 14), se encontró que las I_L de alta y baja fecundidad son diferentes significativamente, cuando los huevos son tratados con 4 y 6 Gy. Sin embargo, cuando se compararon los resultados de las cuatro

isolíneas, se aprecia que las diferencias son importantes en los tratamientos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La adaptación es el mecanismo que habilita a las poblaciones para resolver los problemas que les presenta el ambiente (Eguiarte, 1986), en otras palabras la adaptación le permite a una población emplear características que favorezcan su supervivencia y fertilidad en un medio determinado. Tal proceso explica la interrelación entre los organismos y su medio y en él contribuyen diversos factores genéticos que interactúan con el ambiente y que están sometidos a presiones de selección.

En el presente estudio se observó el efecto de los cambios estacionales sobre la población de D. ananassae y se evaluó la radiosensibilidad. Los resultados obtenidos del análisis de fecundidad, velocidad de desarrollo y viabilidad huevo-adulto, fueron significativamente diferentes entre las muestras estacionales, lo cual evidencia la interacción genotipo-ambiente. En este sentido Fontdevila (1973), establece que el conocimiento de dicha interacción, no solamente tiene valor para la mejora genética, sino también para el estudio teórico de la estructura genética de las poblaciones naturales.

Los factores principales que limitan la distribución y graduán la densidad de las especies, son la temperatura, húmedad y vientos; porque actúan en cualquier etapa del ciclo vital y afectan

las funciones de supervivencia, reproducción y desarrollo; también actúan independientemente al limitar la distribución a través de sus efectos en la capacidad de competencia intra o interespecífica (Krebs. 1985).

De esta forma, con los resultados obtenidos, se deduce que existen genes que controlan la velocidad de desarrollo, aumentándola o disminuyéndola, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentre la población, y a la vez se logra concordancia con los resultados obtenidos por Fontdevila (1973), para genotipos desarrollados en diferentes temperaturas, y con los de MaC Farquhar y Robertson (1963) para poblaciones de origen geográfico diverso.

El trabajo realizado de Laguna Verde, además confirma parcialmente lo expuesto por Maynard Smith y S. Maynard Smith (1954), en el sentido de que un aumento de heterocigosis produce también un aumento en la velocidad de desarrollo.

Los resultados de la fecundidad y viabilidad huevo-adulto coinsiden con los obtenidos por Marinkovic (1967), quien estableció que las poblaciones naturales de D. pseudoobscura llevan genes que reducen la fecundidad y alargan el período de desarrollo cuando estan en doble dosis, y con esto se hace evidente que en las poblaciones naturales existe una carga genética, la cual actúa para decrecer la fecundidad de hembras homócigas. Más aun, se puede afirmar que lo obtenido en este trabajo, complementa lo establecido por Pearl (1930) y Clark y

Feltman (1980), quienes demostraron que bajo condiciones de aglomeración deciende la fecundidad de las hembras; de la misma forma que la viabilidad huevo-adulto disminuye con la densidad larval como lo precisan Ranganath y Krishnamurthy (1972), con lo que se reafirma la influencia del ambiente, observada en el presente, sobre la fecundidad y viabilidad huevo-adulto.

Por otro lado, los factores genéticos de la adaptación estudiados, actúan en forma compensatoria, esto es, que en la muestra estacional donde hubo baja fecundidad se presentó alta velocidad de desarrollo y viabilidad. Con lo que queda de manifiesto un desacuerdo con lo reportado por Ranganath y Krishnamurthy (1972), para D. nasuta, quienes encontraron que las hembras rápidas en su desarrollo son más fecundas, comparadas con las más lentas. Sin embargo, la tendencia observada en este estudio quedó confirmada cuando se comparó la muestra de otoño con respecto a la de primavera. La interacción de los factores adaptativos determina la permanencia y el equilibrio de la densidad (Krebs, 1985) de la población de D. ananassae.

En cuanto al día en que comienzan a emerger las moscas de las diferentes muestras estacionales, se encontró variación (ver gráfica No. 1a), lo que permite inferir que el desarrollo completo de los individuos se realiza en lapsos diferentes en cada estación.

Estos resultados están de acuerdo con los encontrados por Fontdevila (1973), donde los genotipos de desarrollo más lento

lo son para todas las temperaturas probadas y lo mismo para los de desarrollo más rápido. Así, los huevos de la muestra de otoño, requieren menos tiempo para llegar a adultos, que los de primavera.

Con estos resultados, se puede concluir que los factores genéticos de valor adaptativo: fecundidad, velocidad de desarrollo y viabilidad huevo-adulto de la población de D. ananassae de Laguna Verde, tienen diferentes valores en las estaciones del año.

Del mismo modo, tenemos que la radiosensibilidad de D.ananassae fue diferente para cada muestra estacional. En cuanto a la velocidad de desarrollo, los resultados mostraron que la irradiación con 4 y 6 Gy de la muestra de primavera aceleró su desarrollo y en la muestra de otoño la retrazó. Con ello se confirma en parte, lo encontrado por Salceda y Ramírez (1970), quienes encontraron que la irradiación de D. melanogaster incrementó en la velocidad de desarrollo de los heterócigos normales y de los portadores de genes letales producidos por irradiación.

En el presente estudio la respuesta encontrada en este factor, se resume diciendo que la velocidad de desarrollo de primavera aumentó proporcionalmente a la dosis de radiación dentro de cierto límite (Marques, 1973), 0, 4 y 6 Gy de rayos gama y para otoño fue inversamente proporcional, en tanto, con 8 Gy de radiación los efectos se invirtieron; primavera la disminuyó y

otoño la aumentó (ver tabla No. 15).

De acuerdo con Sankaranarayanan (1965, 1966 y 1967), Nelson (1973), Econ (1973) y Marques (1973), la viabilidad huevo adulto de D. ananassae se afecta por la radiación en forma inversamente proporcional a la dosis; conforme se aumentó la dosis de radiación, la viabilidad disminuyó. En la presente tesis se precisa que la disminución de la viabilidad fue diferente en cada muestra estacional, siendo más drástica para la muestra de otoño.(ver diagrama de barras pp 65).

La radiación también alteró el día en que las moscas comienzan a emerger (gráfica No. 1). En general con 4 Gy lo hicieron entre el septimo y octavo día, en cambio cuando se irradiaron con 8 Gy empezaron entre el octavo y el noveno; de esta forma, 4 y 6 Gy aceleraron el desarrollo y 8 Gy lo retardó. Para este caracter, el efecto de la radiación fue distinto para cada muestra estacional: así tenemos que en la primavera la tendencia fue de disminución del tiempo requerido para el desarrollo de las moscas, mientras que en la de otoño se aumentó el tiempo requerido para la emergencia proporcionalmente a la dosis de radiación.

Por lo anteriormente expuesto se concluye que las dosis de radiación probadas provocan en la población de D. ananassae una disminución en el porcentaje de viabilidad huevo-adulto proporcional a la dosis de radiación administrada, no obstante, esta disminución fue parcialmente compensada con un aumento en la

velocidad de desarrollo y disminución del tiempo requerido para la emergencia. Además, esta respuesta adaptativa fue limitada a las dosis de 4 y 6 Gy de rayos gama, mientras que con 8 Gy se notó disminución de viabilidad huevo-adulto, de velocidad de desarrollo y aumento en el tiempo requerido para comenzar la emergencia.

Además, se concluye que las dosis de radiación empleadas, no actuan de igual forma en las diferentes muestras estacionales de D. ananassae, conclusión que está de acuerdo con Stone et al (1959). Así la muestra de otoño fue más radiosensible que la de primavera, ya que presentó el más bajo porcentaje de viabilidad, la más baja velocidad de desarrollo y mayor tiempo para comenzar la emergencia con las tres diferentes dosis de radiación.

Cuando se probaron las muestras por isolíneas de la población de D. ananassae de Laguna Verde, mostraron:

a) diferencias significativas en la fecundidad, en la viabilidad, en la velocidad de desarrollo y en la fecha de inicio de la emergencia de los adultos, y además

b) diferencias en la radiosensibilidad de cada isolínea con con relación a los factores adaptativos analizados.

Por lo que se concluye que las diferencias que existen en los factores adaptativos y en la radiosensibilidad, reflejan diferencias individuales en esta población. Nuestra conclusión reafirma y complementa lo establecido por Singh (1973),

Fontdevila (1973), MaC Farquhar y Robertson (1963), Stone et al (1959) y Salceda y Ramírez (1970), entre otros.

En esta investigación se observó que las dosis probadas, causan un efecto mayor que las variaciones que existen entre las muestras estacionales analizadas, lo que permite distinguir, en un momento dado, entre los efectos de las variaciones estacionales y los inducidos por otros agentes.

Finalmente se concluye parcialmente que la población de D. ananassae de Laguna Verde, puede servir como un monitor biológico, esto es, que si en la naturaleza existe algún cambio provocado por una variación en las condiciones naturales cuyo efecto sea mutagénico, como las radiaciones, la población de D.ananassae permitiría detectarlo.

Tabla No. 1: Fecundidad de D.ananassae colectada en diferentes estaciones del año.

Muestras	No. de ♀♀ probadas	No. de huevos	Promedio de huevos/♀
Primavera	2520	17861	7.08
Verano	1325	10117	7.63
Otoño	1260	8077	6.40

Al aplicar la preba de X^2, las diferencias entre las tres muestras, fueron significativas a una $p < 0.001$.

Tabla No. 2: Velocidad de desarrollo de huevos de D.ananassae

Muestras	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
	8	24	1.67	1.67	
	9	544	31.49	33.18	
	10	753	43.60	76.78	
	11	287	16.61	93.39	
Primavera	12	62	3.59	96.98	4.4
	13	37	2.14	99.19	
	14	10	0.57	99.69	
	15	5	0.29	99.98	
	8	0	0.00	0.00	
	9	058	8.43	8.43	
	10	241	35.02	43.45	
	11	236	34.30	77.75	
Verano	12	85	12.35	90.10	3.4
	13	52	07.55	97.65	
	14	9	01.30	98.95	
	15	7	01.01	99.98	
	8	30	0.99	0.99	
	9	2000	66.42	67.41	
Otoño	10	779	25.87	93.28	8.8
	11	104	3.45	96.73	
	12	98	3.25	99.98	

Tabla No. 3: Viabilidad huevo-adulto de D.ananassae colectada en diferentes estaciones del año.

Muestras	No. de huevos probados.	No de adultos	Porcentaje de viabilidad
Primavera	4320	1728	39.97
Verano	1680	688	40.95
Otoño	4320	3011	69.69

Al aplicar la prueba de X^2, las diferencias entre las tres muestras, fueron significativas a una $p < 0.001$.

Tabla No. 4: Velocidad de desarrollo de huevos de D.ananassae - irradiados con 4 Gy de rayos gamma

Muestras	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
	8	139	26.99	26.99	
	9	315	61.16	88.15	
Primavera	10	45	8.73	96.88	5.07
	11	13	2.53	99.41	
	12	3	0.28	99.99	
	8	32	9.22	9.22	
	9	247	71.18	80.40	
Otoño	10	65	18.73	99.13	6.77
	11	3	0.86	99.99	

Tabla No. 5: Viabilidad huevo-adulto de huevos de D.ananassae irradiados con 4 Gy de rayos gamma.

Muestras	No. de huevos. probados	No. de adultos	Porcentaje de viabilidad
Primavera	4320	515	11.92
Otoño	4320	347	8.03

Al aplicar la prueba de X^2, las diferencias entre las tres muestras, fueron significativas a una $p < 0.001$.

Tabala No. 6: Velocidad de desarrollo de huevos de D.ananassae irradiados con 6 Gy de rayos gamma.

Muestras	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
	8	94	33.93	33.93	
	9	140	50.54	84.47	
Primavera	10	32	11.55	96.02	6.55
	11	11	3.97	99.99	
	8	0	0.0	0.0	
	9	128	39.62	39.62	
Otoño	10	159	49.22	88.84	4.14
	11	36	11.14	99.98	

Tabla No. 7: Viabilidad huevo-adulto de huevos de D.ananassae irradiados con 6 Gy de rayos gamma

Muesras	No. de huevos probados	No. de adultos	Porcentaje de viabilidad
Primavera	4320	277	6.41
Otoño	4320	323	7.47

Al aplicar la prueba de X^2, las diferencias entre las tres muestras, fueron significativas a una $P < 0.5$.

Tabla No. 8: Velocidad de desarrollo de huevos de D.ananassae irradiados con 8 Gy de rayos gamma

Muestras	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
Primavera	8	43	18.14	18.14	5.94
	9	121	51.05	69.19	
	10	52	21.94	91.13	
	11	14	5.90	97.03	
	12	7	2.95	99.98	
Otoño	8	0	0.0	0.0	5.26
	9	17	08.76	08.76	
	10	107	55.15	63.91	
	11	61	31.44	95.35	
	12	9	4.63	99.98	

Tabla No. 9: Viabilidad huevo-adulto de huevos de D.ananassae irradiados con 8 Gy de rayos gamma.

Muestras	No. de huevos probados	No. de adultos	Porcentaje de viabilidad
Primavera	4320	237	5.48
Otoño	4320	194	4.49

Al aplicar la prueba de X^2, las diferencias entre las tres muestras, fuerón significativas a una $p < 0.01$.

Tabla No. 10: Fecuundidad de las isolíneas de D. ananassae de las muestras de primavera y otoño.

M.	I_L	Total de ♀♀ probadas en 10 días	total de huevos contados en 10 días	Promedio "aparente"	Total de ♀♀ que ovipositan en 10 días	Promedio real
	1	180	1741	9.67	101	17.23
	2	180	2974	16.52	125	23.79
	3	180	1907	10.59	134	14.23
P	4	180	523	2.90	96	5.44
R	5	180	1046	5.81	110	9.51
I	6	180	860	4.77	125	6.88
M	7	180	1024	6.68	113	9.06
A	8	180	421	2.33	69	6.10
V	9	180	392	2.17	64	6.12
E	10	180	973	5.40	134	7.26
R	11	180	1806	10.03	135	13.37
A	12	180	1392	17.73	120	11.60
	13	180	1641	9.11	129	12.72
	14	180	1161	6.45	89	13.04
	1	180	1165	6.47	94	12.39
O	2	180	454	2.52	112	04.05
T	3	180	1403	7.79	106	13.23
O	4	180	1096	6.08	116	9.44
Ñ	5	180	1265	7.02	95	12.31
O	6	180	1437	7.98	144	9.97
	7	180	1257	6.98	120	10.47
Total de los promedios.				145.00		228.210

Cuando se compararon las fecundidades de las I_L, las diferencias fueron significativas para una $p < 0.001$.

En esta tabla se ve que existe variabilidad en las muestras estacionales y que ésta es más o menos igual en ambas. También se observa que el promedio de fecundidad "aparente" es un 36.46 % menor que el real.

Tabla No. 11: Fecundidad por edades de las ♀♀ de D.ananassae de las muestras estacionales de primavera, verano y otoño.

M.	Edad dias	No de ♀♀ probadas	Total de huevos	Promedio aparente	No. ♀♀ que oviposita	promedio real
	4	252	1706	6.76	126	13.53
P	5	252	1332	5.28	146	9.12
R	6	252	4246	16.84	184	23.07
I	7	252	2814	11.16	189	14.88
M	8	252	1704	6.76	156	10.92
A	9	252	966	3.83	127	7.60
V	10	252	1112	4.41	143	7.77
E	11	252	257	4.98	157	8.00
R	12	252	1318	5.23	157	8.39
A	13	252	1410	5.59	160	8.81
	4	50	200	4.00		
	5	75	808	10.80		
V	6	100	739	7.40		
E	7	150	2048	13.70		
R	8	100	1180	11.80		
A	9	200	1388	6.94		
N	10	300	2194	7.31		
O	11	200	1086	5.43		
	12	100	239	2.40		
	13	50	235	4.70		
	4	126	452	3.58	41	11.02
	5	126	464	3.68	66	7.03
O	6	126	335	2.65	70	4.78
T	7	126	150	1.19	48	3.12
O	8	126	691	5.48	94	7.35
Ñ	9	126	2360	18.73	103	22.91
O	10	126	1349	10.70	102	13.22
	11	126	580	4.60	94	6.17
	12	126	1001	7.94	97	10.31
	13	126	695	5.52	80	8.68

En la tabla se aprecian tanto el promedio de fecundidad aparente como el real de las muestras estacionales de primavera y verano y la edad de máxima fecundidad de cada colecta.

Tabla No. 12A* : Velocidad de desarrollo de los huevos de la isolínea de alta fecundidad de D. ananassae de la muestra de primavera.

tratamiento con:	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
0 Gy	8	12	1.26	1.26	4.72
	9	203	21.39	22.65	
	10	429	45.20	67.85	
	11	211	22.23	90.08	
	12	56	5.90	95.98	
	13	29	3.05	99.03	
	14	6	0.63	99.66	
	15	.3	0.31	99.97	
4 Gy	8	114	34.75	34.75	10.5
	9	185	56.40	91.15	
	10	19	5.79	96.94	
	11	8	2.43	99.37	
	12	2	0.60	99.97	
6 Gy	8	32	18.28	18.28	14.2
	9	107	61.14	79.42	
	10	25	14.28	93.70	
	11	11	6.28	99.98	
8 Gy	8	3	2.40	2.40	4.5
	9	53	42.40	44.80	
	10	50	40.00	84.80	
	11	12	9.60	94.40	
	12	7	5.60	99.99	

Esta tabla contiene los resultados de velocidad de desarrollo de los huevos irradiados con 0, 4, 6 y 8 Gy de rayos gamma.

* Se refiere a la muestra de primavera

Tabla No. 12A : Velocidad de desarrollo de los huevos de la iso línea de alta fecundidad de D.ananassae de la mestra de otoño.

Tratamiento con:	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
	8	25	1.71	1.71	
	9	1100	75.54	77.25	
0 Gy	10	259	17.78	95.03	8.41
	11	36	2.47	97.50	
	12	36	2.47	99.97	
	8	30	14.01	14.01	
4 Gy	9	149	69.62	83.63	6.39
	10	35	16.35	99.98	
	8	0	0.0	0.0	
	9	73	39.45	39.45	
6 Gy	10	86	46.48	85.93	4.13
	11	26	14.05	99.98	
	8	0	0.0	0.0	
	9	4	5.19	5.19	
8 Gy	10	32	41.55	46.74	3.72
	11	32	41.55	88.29	
	12	9	11.68	99.97	

Esta tabla contiene los resultados de velocidad de desarrollo de los huevos irradiados con 0, 4, 6 y 8 Gy de rayos gamma.

Tabla No. 13B* : Velocidad de desarrollo de los huevos de la isolínea de baja fecundidad de D. ananassae de la muestra de primavera.

Tratamiento con:	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
	8	17	2.18	2.18	
	9	341	43.83	46.01	
	10	324	41.64	87.65	
	11	76	9.76	97.41	
0 Gy	12	6	0.77	98.18	4.14
	13	8	1.02	99.20	
	14	4	0.51	99.71	
	15	2	0.25	99.96	
	8	25	13.36	13.36	
	9	130	69.51	82.87	
4 Gy	10	26	13.90	96.77	6.39
	11	5	2.67	99.44	
	12	1	0.53	99.97	
	8	62	60.78	60.78	
6 Gy	9	33	32.35	93.13	16.2
	10	7	6.86	99.99	
	8	40	35.71	35.71	
	9	68	60.71	96.41	
8 Gy	10	2	1.78	98.19	12.4
	11	2	1.78	99.97	

Esta tabla contiene los resultados de velocidad de desarrollo de los huevos tratados con 0, 4. 6 y 8 Gy de rayos gamma.

Tabla No. 13B : Velocidad de desarrollo de los huevos de la isolínea de baja fecundidad de D.ananassae de la muestra de otoño.

Tratamiento con:	Días	No. de adultos	%	% acumulado	Velocidad de d. (m)
	8	5	0.32	0.32	
	9	900	57.87	58.19	
0 Gy	10	520	33.44	91.53	6.9
	11	68	4.37	96.00	
	12	62	3.98	99.98	
	8	2	1.50	1.50	
	9	98	73.68	75.18	
4 Gy	10	30	22.55	97.73	8.5
	11	3	2.25	99.98	
	8	0	0.0	0.0	
6 Gy	9	55	39.85	39.85	6.7
	10	73	52.89	92.74	
	11	10	07.24	99.98	
	8	0	0.0	0.0	
	9	13	11.11	11.11	
8 Gy	10	75	64.10	75.21	6.5
	11	29	24.78	99.99	

Esta tabla contiene los resultados de velocidad de desarrollo de los huevos tratados con 0, 4, 6 y 8 Gy de rayos gamma.

Tabla No. 14: Viabilidad huevo-adulto de las isolíneas de alta y baja fecundidad de D.ananassae.

I_L	No. de hevos probados	No. de huevos viables con 0 Gy	No. de hevos viables con 4 Gy	No. de huevos viables con 6 Gy	No. de huevos viables con 8 Gy
A*	2160	949	228	185	77
A	2160	1456	214	175	125
B*	2160	178	187	102	112
B	2160	1555	133	138	117
		***	***	***	**

Al aplicar la prieba de X^2, las diferencias entre las I_L de alta y baja fecundidad, fueron significativas en 4 y 6 Gy para $p < 0.001$ y cuando se aplicó entre las cuatro I_L, hubo diferencias significativas en cada uno de los tratamientos.

*** significativo para $p < 0.001$.

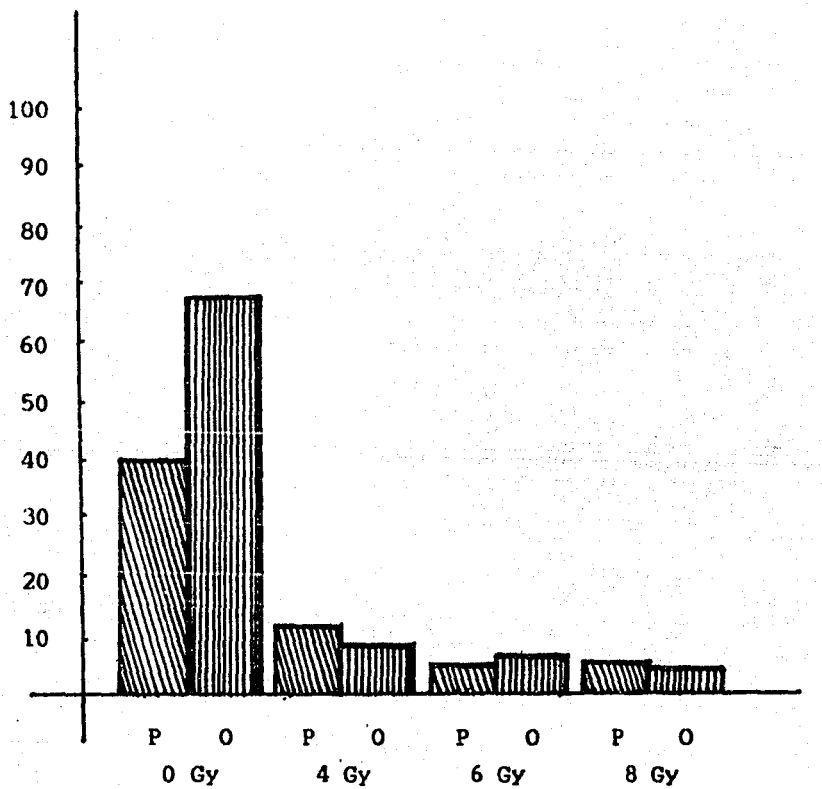
** significativo para $p < 0.01$.

Tabla No. 15: Velocidad de desarrollo de huevos de *D. ananassae* irradiasos con 0, 4, 6 y 8 Gy de rayos gamma.

Muestras	0 Gy	4 Gy	6 Gy	8 Gy
		(m)		
Primavera	4.4	5.0	6.6	5.9
Otoño	8.8	6.8	4.1	5.3

En esta tabla se concentran las pendientes de cada tratamiento, en donde se pone de manifiesto que la respuesta al incremento de la dosis de radiación es opuesto, cuando se comparan las muestras.

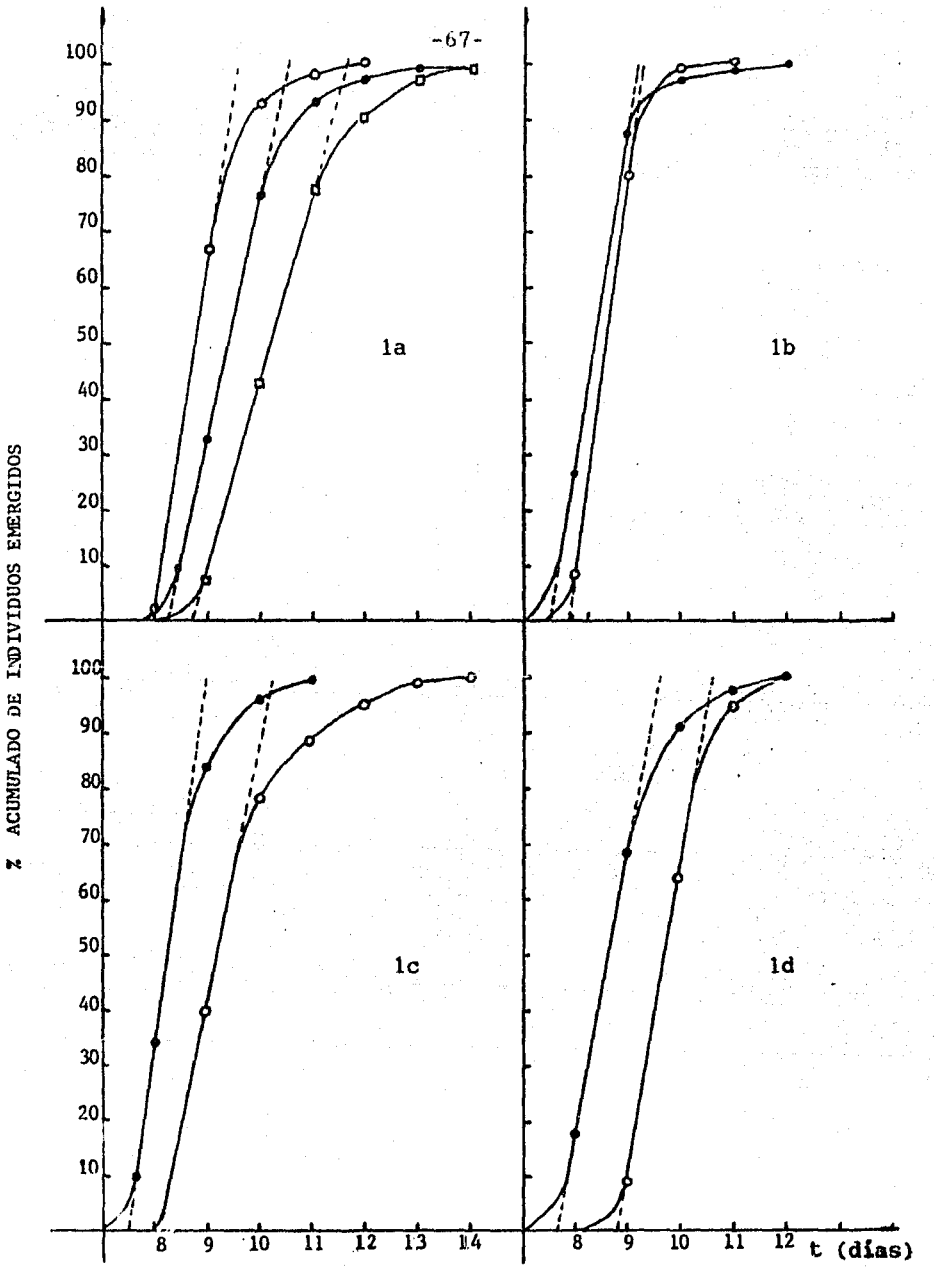
Viabilidad huevo-adulto de huevos de D.ananassae irradiados con 0, 4, 6 y 8 Gy de rayos gamma



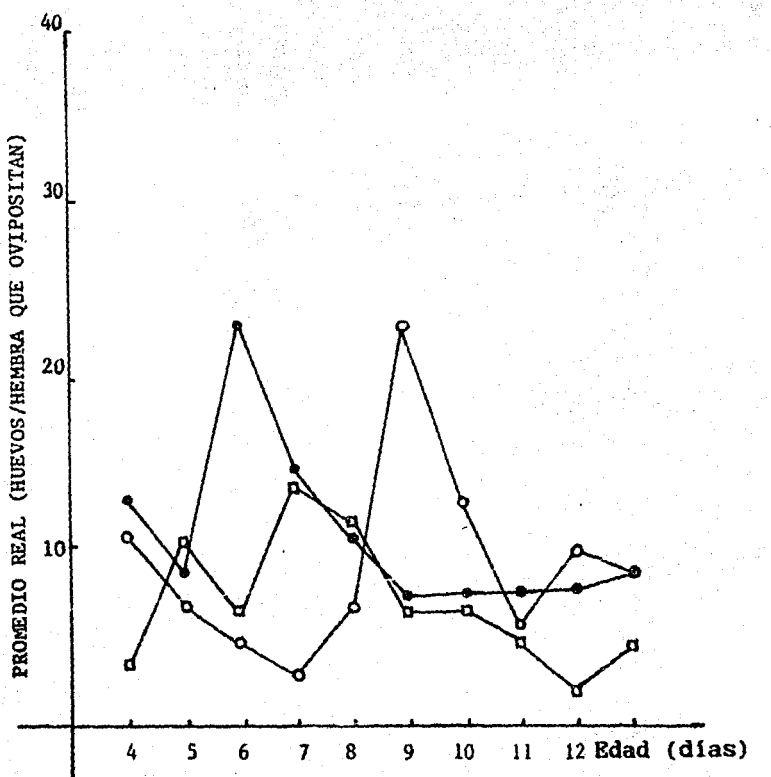
En este diagrama de barras se observa que la supervivencia huevo-adulto fue inversamente proporcional a las dosis de radiación aplicada, en ambas muestras. Otoño fue más radio-sensible que primavera.

Tabla No. 16: Condiciones físico-ambientales del periódo de colecta de D. ananassae en la planta nucleoeléctrica de Laguna Verde, Veracruz.

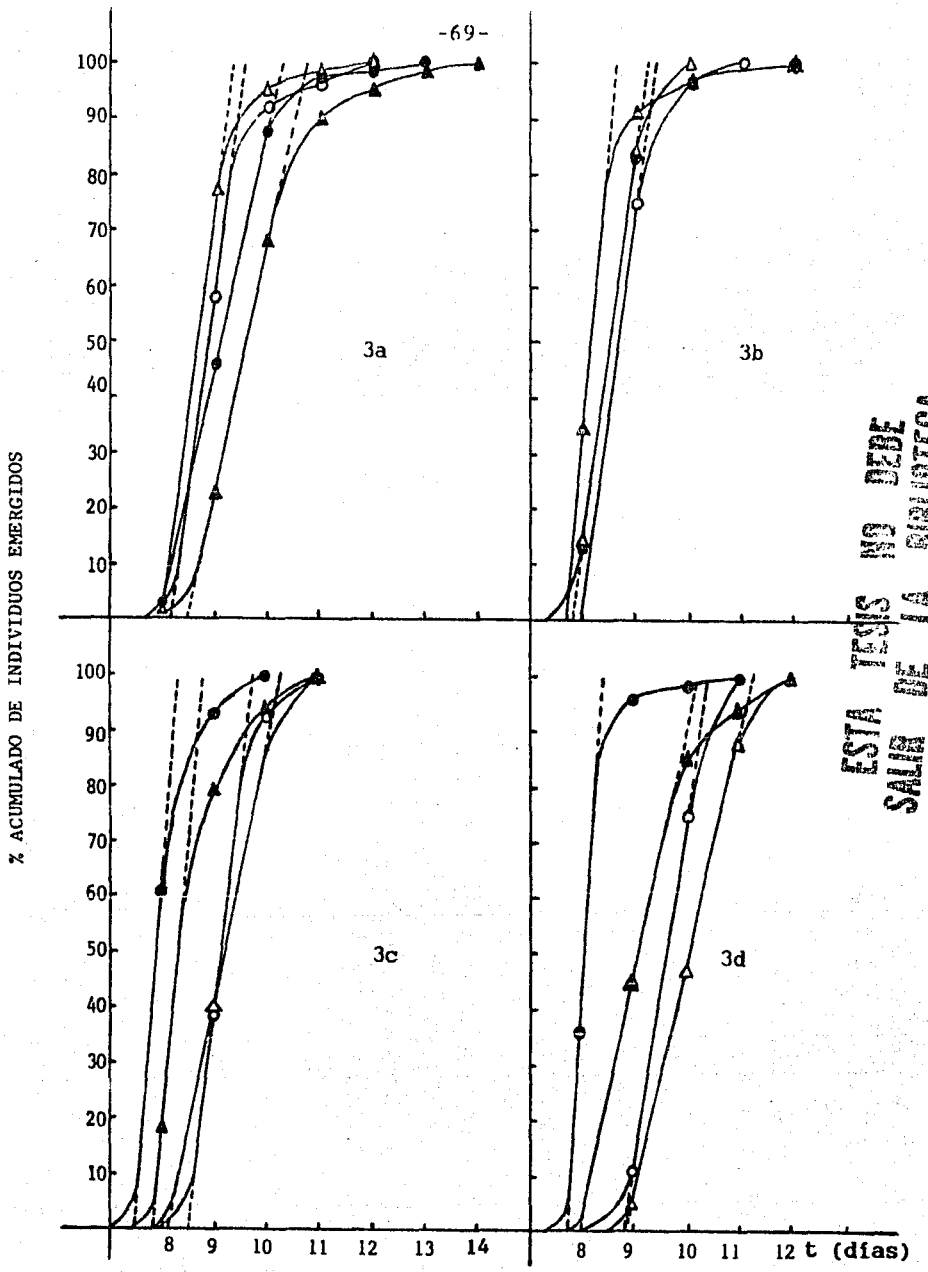
Año	Estación.	Precipitación total. $\bar{X}$	Vientos 10 mts. Velocidad. $\bar{X}$	Vientos 10 mts. Dirección	Temperatura, $\bar{X}$ °C
1986	P	127.26	4.0	SW	26.3
	V	207.5	3.0	SSW	26.8
	O	71.8	5.9	NNW	22.7
	I	3.2	6.7	NNW	20.9
1987	P	37.2	4.1	NNW	25.7
	V	190.4	3.4	SW	27.6
	O	19.4	5.4	NNW	22.8
	I	1.6	5.7	NNW	20.6



Gráfica No. 1: representa las curvas de velocidad de desarrollo de D. ananassae de las muestras estacionales: primavera (●—●), verano (□—□) y otoño (○—○). 1a grupo H0, 1b grupo H4, 1c grupo H6 y 1d grupo H8.



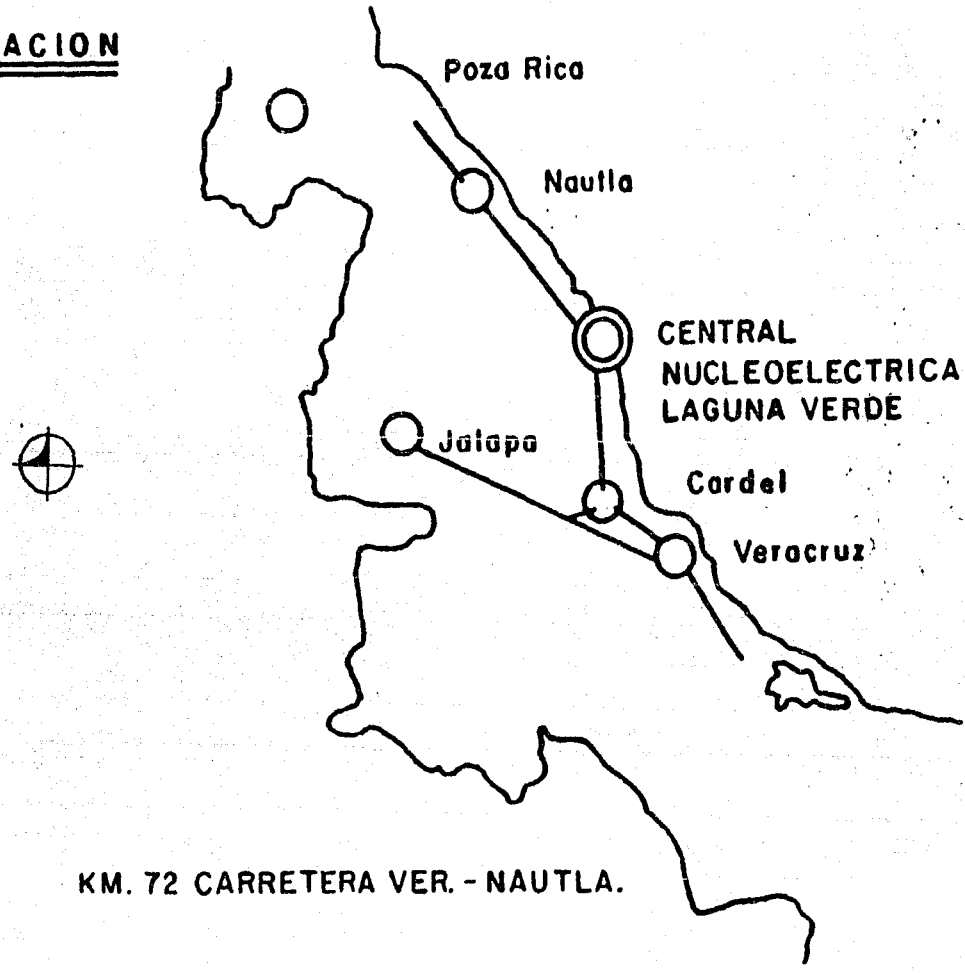
GRAFICA No. 2: REPRESENTA LAS CURVAS DE FECUNDIDAD DE D. ANANASSAE DE LAGUNA VERDE, VER., DE LAS MUESTRAS ESTACIONALES: PRIMAVERA (●—●), VERANO (□—□) y OTOÑO (○—○).



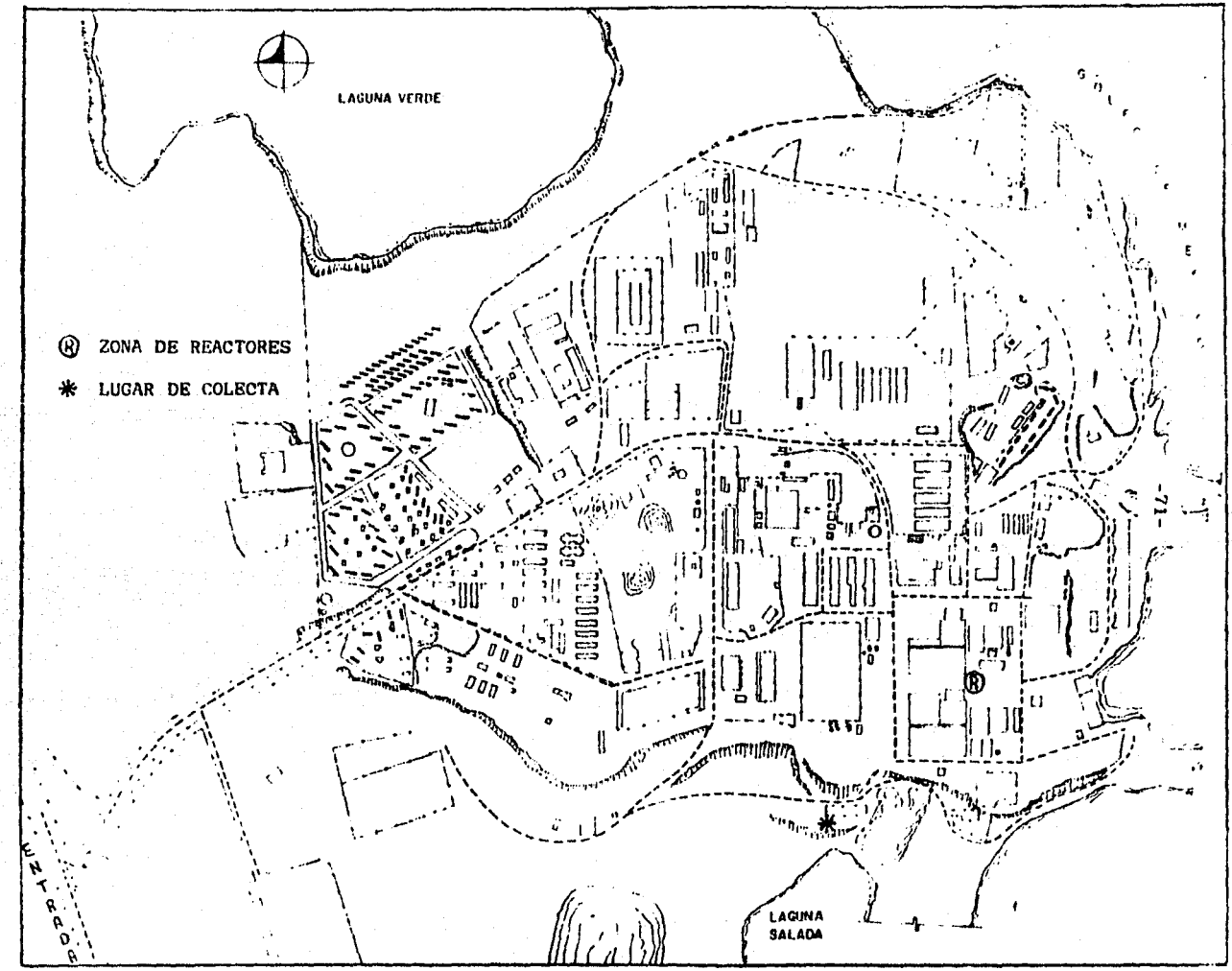
ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

Gráfica No. 3: representa las curvas de velocidad de desarrollo de las isolíneas de alta y baja fecundidad de D. ananassae: de primavera alta (A*,▲—▲) y baja (B*,●—●) y de otoño alta (A,△—△) y baja (B,○—○). 3a grupos H0, 3b grupos H4, 3c grupos H6 y 3d grupos H8.

LOCALIZACION



KM. 72 CARRETERA VER. - NAUTLA.


LAGUNA VERDE
ZONA DE REACTORES
LUGAR DE COLECTA
LAGUNA SALADA

BIBLIOGRAFIA

ALVAREZ, G. y FONTDEVILA, A., 1981. Effect of the singed locus on the egg production curve of D. melanogaster. Can. J. Genet. Cytol. 23: 327-336.

ANDERSON, W. 1969. Genetics of natural population XLI. The selection coeficients of heterocygotes for lethal chromosomes in Drosophila of diferent genetic backgrounds. Genetics 62: 827-836.

AYALA F.J., 1966. Evolution of fitness. I: Improvement in the productivity and size of irradiated populations of D. serrata and D. birchii. Genetics 53: 883-895.

AYALA, F.J., 1983. Genetic polymorphism: From electrophoresis to DNA secuences. Experientia, 39: 813-823.

BARNES, P. T., 1984. A maternal effect influencing larval viability in D. melanogaster. The Journal of Heredity. 75: 288-292.

BEIR COMMITTEE, 1980. The effects on populations of exposure to low levels of ionizing radiation. National Academy Press pp 524.

BLAYLOCK, B.G., y SHUGART, H.H., 1972. The effect of radiation induced mutations on the fitness of Drosophila populations. Genetics, 72: 469-474.

BUZZATI- TRAVERSO, A. A., 1955. Evolutionary Changes in Components of Fitness and other polygenic traits in Drosophila melanogaster populations. Heredity, 9: 153-186.

CLARK, A.G. y FELTMAN, M.W., 1980. Density-dependent fertility selection in experimental populations of Drosophila

melanogaster. Genetics, 98: 849-869.

COHET, Y., VOVIDIBIO, J. y DAVID, J.R., 1979. Thermal tolerance and geographic distribution: A comparison of cosmopolitan and tropical endemic Drosophila especies. Journal Thermal Biology 5: 69-74.

CONTER, A. DUPOUY, D., y PLANEL, H., 1983. Demostration of a biological effect of natural ionizing radiation. Int. J. Radiat. Biol..(43) 4: 421-432.

CRENSHAW, J.W., (1965). Radiation-induced increases in fitness in the lour beetle Tribolium confusum. Science, 149: 426-427.

EDICIONES CFE, 1987. Del fuego a la energía nuclear.

EGUIARTE, F.L.E., 1986. Una guia para principiantes a la genética de poblaciones. Ciencias, No. especial: 30-38.

EHRMAN, L. SPASSKY, B., PAVLOVSKY, O., y DOBZHANSKY, Th., 1965. Sexual selection, genotoxis, and cromosomal polimorphism in experimental populations of D. pseudoobscura. Evolution, 19: 337-346.

ERLENMEYER-KIMBLING, L., HIRSCH, J, y WEISS, J.M., 1962. Studies in experimental behavior genetic III: Selection and hibridization analyses of individual diferences in the sign of geotaxis. Jour. Comp. Phisiol., 55: 722-731.

ESTRADA, R.F., 1972. Teoría sobre la mutación somática en relación con el envejecimiento. Efecto de la irradiación ionizante y de algunos componentes antioxidantes sobre la duración de la vida de D. melanogaster. Tesis Doctoral. UNAM, México. pp 2.

FONTDEVILA, A., 1973. Interacción genotipo-temperatura en D. melanogaster III: Tiempo de desarrollo. Genet. Iber. 25: 69-83.

GLASS, H.B., y RITTERHOFF, R.K., 1961. Mutagenic effect of a 5-r dose of X-rays in D. melanogaster. Science. 133: 1366.

ICHIKAWA, S., 1981. In situ monitoring with Tradescantia around nuclear power plants. Env. Health Perspectives, 37: 145-164.

KOJIMA, K. y YARBROUGH, K. M., 1967. Frecuency dependent selection at the estearasa 6 locus in D. melanogaster. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S., 57: 645-649.

KRAUSE, J., MICHTTA, A. y KÖHLER, W., 1980. Oviposition preferences in D. melanogaster. DIS, 55: 78-79.

KREBS, Ch.J., 1985. Estudio de la distribución y abundancia. 2ª Ed. Harla, México, pp 753.

LEWONTIN, R.C., 1955. The effects of population dencity and composition on viability in D. melanogaster. Evolution. 9: 27-41.

LEWONTIN, R.C., and MATSUO, Y., 1963. Interaction of genotypes determining viability in D.busckii. 49: 270-278.

MaC FARQUHAR, A.M. y ROBERTSON, F.W., 1963. The lack of evidence for coadaptation in crosse between geografical races of D. subobscura. Coll. Genet. Res., 4: 104-131.

MARINKOVIC, D., 1965. Genetic loads affecting fecundity in natural population of D. pseudoobscura. Genetics. 56: 61-71.

MARINKOVIC, D., TUCIC, N., KEKIC, V., ANDJELKOVIC, M., 1973. Age-associated changes in viability genetic loads of D. melanogaster. Exp. Gerontol., 8(4), 199-206.

MAYNARD, S., y MAYNARD, S.S., 1954. Genetics and cytology of D. suboscura. VIII: Heterozygosity, viabiliti and rate of developmenta. J. Genet. 52: 152-164.

MARQUES, E.K., 1973. The development of radioresistance in irradiated D. nebulosa populations. Mutat. Res. 17: 59-72.

MÜLER, H.J., 1927. Artificial transmutation of the gene. Sience, 66: 84-87.

NELSON, F.R.S., 1973. D. melanogaster: Effect of gamma radiation on fecundity and longevity, J. Econ. Entomol, 66(1), 257-258.

NEVO. E., 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. Theor. Pop. Biol., 13: 121-177.

OLIVER, C.P. 1930. The effect of varying the duration of X-ray treatment upon the frequency of mutation. Science, 71: 44-46.

OLVERA, R.O., PIMENTEL, P.A.E., CRUCES, M.M., DE LA ROSA, D.ME. y GUZMAN, R.J., 1987. Oviposicion selectiva en una población natural de D. ananassae. Memorias IV Reunión Anual. Sociedad Mexicana de Genética.

PALABOST, L., 1972. The influence of density on the larval viability of D. melanogaster. DIS. 49: 118.

PEARL, R., 1930. Introduction to medical biometry and statistics. Saunders, Philadelphia.

POWELL, J.R., 1975. Protein variation in natural populations of animals. Evol. Biol., 8: 79-119.

PROUT, T., 1971. The relation between fitness components and population prediction in Drosophila. I: The estimation of fitness. Genetics, 68: 127-149. II: Population prediction. Genetics, 68: 151-167.

RANGANATH, H.A. y KRISHNAMURTHY, N.B., 1972. Rate of developdevelopment and fecundity in D. nasuta. DIS, 49: 114.

RANGANATH, H.A. y KRISHNAMURTHY, N.B., 1974. Developmental studies in D. nasuta. II: Rate of development, inversion polymorphismo and fecundity. Egypt. J. Genet. 3(1): 20-25.

RAY, L.L. y WALTER, M., III, 1968. Plantas de energía nuclear. Comision Norteamericana de energía atomica. Serie entendiendo el átomo. 25-mx-69-210-(45).

SALCEDA, V.M., 1970. Algunos componentes genéticos de cuatro poblaciones experimentales de D. melanogaster. Tesis Doctoral. UNAM, México. 61 pp.

SALCEDA, V.M. y RAMIREZ, J., 1970. Velocidad de desarrollo diferencial entre portadores de genes letales y no-letales y su importancia en la heterósis. Rev. Soc. Mex. de His. Nat. XXXI 359-370.

SANKARANARAYANAN, K., 1965. Further data on the genetic loads in irradiated experimental population of D. melanogaster. Genetics, 52: 153-164.

SANKARANARAYANAN, K., 1966. Some components of the genetics load in irradiated experimental populations of D. melenogaster. Genetics, 54(1): 221-230.

SANKARANARAYANAN, K., 1967. Influence of selection on the viability of radiated experimental populations of D. melanogaster. Genetics, 57: 687-690.

SANTOS, M., ALVAREZ, G. y ZAPATA, C., 1984. La teoría de la estimación de los valores adaptativos y el mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones. Genet. Iber., 36: 165-185.

SINGH, B.N., 1973. Estudies on the fecundity of D. ananassae. DIS, 50: 129.

SPENCER, W.P., y STERN, C., 1948. Experiments to test the validity of the linear R-dose/mutation frequency relation in Drosophila at low dosage. Genetics, 33: 43-71.

STONE, W.S., WHEELER, M.R. y WILSON, F.D., 1962. Genetic studies of irradiated natural populations of Drosophila. V sumary and discussion of tests of populations collected in the pacific proving ground from 1955. Univ. Texas. Publ. 6205, 1-54.

SVED, J.A., 1971. An estimate of heterosis in D. melanogaster. Genet. Res., 18: 97-105.

TAKAMURA, T., 1980. Behavioral genetics of choice of oviposition site in D. melanogaster. I: Genetic variability and analysis of behavior. Jap. Genet., 55(2): 91-97.

TEMIN, R.G., 1966. Homozygous viability and fertility loads in D. melanogaster. Genetics, 53: 27-46.

TRACEY, M.L., y AYALA, F.J., 1974. Genetic load in natural populations: Is it compatible with the hipotesis that many polymorphisms are maintained by natural selection?. Genetics, 77: 569-589.

UPTON, A.C., 1982. Radiaciones ionizantes de bajo nivel y su efecto biológico. Inv. y Ciencia, 67: 6-15.

YAMASAKI, T. y HIROSE, Y., 1984. Genetic analysis of natural poblations of D. melanogaster in Japan. II: The measurement of fitness and fitness components in homozygous lines. Genetics, 108: 213-221.

YAMASAKI, T., 1984. Measurement of fitness and its components in six laboratori strains of D. melanogaster. Genetics, 108: 201-211.

WALLACE, B. 1956. Studies on irradiated populations of D. melanogaster. J. Genet., 54: 280-293.

WILSON, R. 1987. A visit to Cernobyl. Science, 236: 1636-1640.