

00381
lejo
2.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"AISLAMIENTO SEXUAL EN Drosophila melanogaster
Y ALGUNOS DE SUS MUTANTES".

00381
1983

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA) PRESENTA

AVEDIS AZNAVURIAN APAJIAN

MEXICO, D.F. 1983.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

INDICE

RESUMEN	1
ANTECEDENTES	3
INTRODUCCION	23
MATERIALES Y METODOS	48
RESULTADOS Y DISCUSION	52
CONCLUSIONES	88
PERSPECTIVAS	89
APENDICE	90
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	96

RESUMEN

El objetivo central de este trabajo es el de demostrar la relación entre las mutaciones y el cortejo en D.melanogaster.

Para ello se procedió a seleccionar 15 mutantes de diferentes características: color de ojos, color de cuerpo y alas. Se reunieron en cajas de observación de Elens -Wattiaux 20 parejas de moscas silvestres, repitiéndose esta operación 30 veces. Posteriormente, se reunieron 20 parejas en las cuales los machos eran mutantes y las hembras silvestres y finalmente, se realizó el experimento opuesto al antes mencionado; en estos dos casos las repeticiones fueron 10 para cada una de las combinaciones. En esta parte se confirman mecanismos de aislamiento precópula considerados como aislamiento sexual o etológico (Mayr, 1942). Respecto a la forma de combinación entre machos y hembras y viceversa, corresponden al punto número uno de la clasificación propuesta por Spieth (1968).

Se procedió con los resultados a aplicar el índice de aislamiento de Stalker (Ehrman y Parsons, 1976), y a estos resultados se aplicaron diversas pruebas de significancia realizadas en el sistema interactivo de análisis bioestadístico, Facultad de Medicina U.N.A.M.

Se concluye que existe diferencia en la influencia de las variaciones de los componentes genéticos, así mismo se confirma

la influencia que las alas tienen en el cortejo. Finalmente, se presentan las perspectivas que este trabajo de investigación puede tener en el futuro con respecto a otras áreas en relación a la genética del comportamiento.

En toda ciencia, existe un núcleo fundamental de conceptos sobre el cual se desarrolla la teoría, que a su vez permite estructurar el lenguaje más adecuado a ese campo del conocimiento; en la física, la teoría de la relatividad y la mecánica cuántica han permitido el avance de la física moderna; en la química, las leyes de la termodinámica; incluso, en los sistemas filosóficos encontramos un núcleo sobre el cual se desarrolla todo el aparato teórico de una filosofía.

La teoría de la evolución es la piedra angular que permite comprender los cambios que en el pasado han ocurrido a los seres vivos, así como los cambios que en la actualidad sufren las poblaciones que pueden llegar a constituir especies; para el futuro, permite prever las posibles alteraciones que se registraran en la flora y fauna en el ecosistema y la biosfera.

La teoría de la evolución provee de los elementos teóricos para comprender los mecanismos por los cuales los cambios mencionados se llevan al cabo: adaptación, formación de razas, especiación e incluso, inferir el riesgo real o potencial de la extinción de las especies.

La ciencia actual pretende la integración del conocimiento, partiendo de la base de que las diferentes disciplinas son solamente abstracciones con objeto de análisis; así, por muy

alejadas que aparentemente se encuentren esas disciplinas, en realidad tienen nexos una con otra. Hablar de la teoría de la evolución es pensar en una concepción integrativa de diferentes disciplinas dentro de la biología y en los problemas de investigación que de ella derivan. Es el fundamento teórico de la práctica científica, y como apuntó Dobzhansky: "...nada tiene sentido en la biología excepto a la luz de la teoría de la evolución." (Dobzhansky, 1977).

La teoría de la evolución es la gran teoría unificadora en las ciencias biológicas; la diversidad de los organismos; la distribución geográfica, el comportamiento, la adaptación, etc. fueron términos y datos desordenados o bien, hechos que no guardaban relación alguna entre ellos. Los principios de la teoría de la evolución son los elementos ordenadores alrededor de los cuales adquieren sentido la observación y la experimentación. En algunos aspectos de la teoría de la evolución los investigadores podían no estar de acuerdo por la divergencia entre las teorías sobre este proceso, pero de los años treinta a la fecha se han unificado en un intento de síntesis llamado "teoría sintética moderna". Sobre ésta, se ha desarrollado el conocimiento actual sobre la evolución de los seres vivos.

Las teorías anteriores presentaban aspectos verdaderos y comprobables, sólo que, el mayor énfasis en algunos de los aspectos

tos invalidaba, en buena parte, otras aproximaciones a los cambios en los seres vivos. La teoría sintética analiza e interrelaciona los aspectos mas consistentes de esas teorías y las reúne en una sola.

Darwin es el primer evolucionista que intenta explicar los cambios de los seres vivos a través de una interacción de los diferentes factores que Lamarck, Saint Hilaire, etc. consideraban en forma unívoca los cambios en las especies.

La síntesis moderna, como la llamó Huxley en 1942 pertenece a Darwin más que a cualquier estudioso de la evolución; en la actualidad se incorporan una serie de conceptos posteriores a él, como son: mutación, variación, aislamiento y especie que, en la actualidad, están mejor fundamentados que cuando Darwin los menciona sin perder el sentido que el mismo les dio en su obra.

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

Actualmente explicamos la teoría de la evolución sobre las bases de la mutación y de la selección natural. La variación heredable surge constantemente en las especies ya sea por la

mutación génica o por la mutación cromosómica, éstas mutaciones a su vez aumentan su frecuencia original por la reproducción sexual generando nuevos modelos de variabilidad. La variabilidad, de ésta manera, representa tanto el punto de análisis más importante cuanto el más discutible.

Las condiciones bajo las cuales vive un organismo, actúan como agentes selectivos que permiten la supervivencia de los más adaptados.

Las especies se distribuyen ampliamente en condiciones diferentes, por lo que las poblaciones de una misma especie están sujetas a diferentes fuerzas selectivas y en consecuencia la acumulación de mutaciones con valor selectivo tenderán a aislarlas y formar subespecies incipientes y posteriormente otros géneros.

Aun siendo la selección natural, una inferencia lógica para Darwin, su demostración ha venido llevándose a cabo a través de la experimentación en laboratorio y campo analizando la influencia de determinados factores selectivos controlados experimentalmente.

Es innegable que la selección natural es un fenómeno observable y demostrable incluso matemáticamente; en este sentido se ha estudiado cómo la estructura y tamaño de la población

influyen en el proceso de selección; en poblaciones grandes los cambios pueden ser absorbidos o modificados dentro de la misma población. En poblaciones pequeñas puede actuar la deriva génica y, a través del tiempo, modificar a la población.

En poblaciones de tamaño medio es donde mejor se observa la manifestación de los procesos genéticos básicos. La estructura de la población también es importante porque, si bien, las poblaciones naturales son grandes, no forman, en general, arreglos que permitan continuidad en cuanto a la probabilidad de cruce, en algunas poblaciones naturales es posible observar diferencias dentro de la especie, que ilustran los procesos operantes durante la especiación.

El estudio experimental de la evolución en poblaciones de organismos de ciclo de vida corto, permite observar varias generaciones y conocer la influencia que tienen el conjunto de cambios sobre las generaciones sucesivas. Las poblaciones, en función del medio, forman razas geográficas y del aislamiento prolongado de cada una de estas razas se logran grupos que, pasado el tiempo, pueden llegar a tener impedimentos para cruzarse. Es posible admitir que éstos fenómenos forman parte de los procesos de diferenciación de grandes grupos, clases, etc. esto es, hay un proceso análogo por diferenciación progresiva (Petit, 1958).

A estos mecanismos, conocidos como los mas usuales, algunos

biólogos oponen exclusivamente la microevolución como responsable de la aparición de especies nuevas; otros, apoyan los mecanismos de macroevolución para explicar las grandes diferencias que encontramos respecto a los grupos en los estratos geológicos. Para fundamentar esta diferencia entre microevolución y macroevolución, se citan las discontinuidades que encontramos en algunas series de fósiles y las escasas formas intermedias que se han encontrado entre las diferentes líneas.

El registro fósil nos indica exclusiva, o casi exclusivamente, la presencia de formas relacionadas con las formas actuales o con especies extintas sin proporcionar datos directos sobre los mecanismos que influyeron durante el proceso de formación del grupo.

Además, la duración de las eras geológicas, las condiciones de fosilización, la desigualdad de los ritmos de evolución y la naturaleza de la distribución radial adaptativa, entre otras, ayudan a interpretar la evolución en la escala geológica, sin embargo, es el estudio de la genética de las poblaciones el que ha proporcionado la información mas valiosa sobre los mecanismos demostrables que influyen en la diferenciación de algunas poblaciones analizables experimentalmente. Por otra parte, es necesario considerar el papel que, en los mecanismos de especiación, juega el comportamiento y, al mismo tiempo, definir y esclarecer la relación entre el concepto

de especie, la especiación y el comportamiento. Dobzhansky (1951), define a la especie como: "Una gran comunidad de individuos con reproducción sexual, de fertilización cruzada, que participar de un conjunto génico común".

Para el taxónomo que estudia los diferentes grupos de organismos, el criterio principal para separarlos en especies rebasa las diferencias morfológicas, sin embargo, para el genético y el evolucionista, el problema es distinto, esto es, la discontinuidad morfológica puede deberse a situaciones diferentes: una basada sólo en el paso del tiempo: especiación alocrónica y otra resultante de la situación geográfica y el tiempo: especiación alopátrica. En el primer caso, las nuevas especies surgen casi en línea directa de sus progenitores y la selección natural determina, en cada especie, su grado de adaptación a cada cambio del medio. Es difícil distinguir en qué momento una especie se puede diferenciar morfológicamente de la que la originó y también si tiene lugar superposición de especies.

En la especiación alopátrica las poblaciones de una especie quedan separadas geográficamente imposibilitando las cruces; la selección natural actuará afectando de manera diferente a las poblaciones, dependiendo de los sitios donde éstas se encuentren. En este tipo de especiación se originan especies genéticamente diferentes, mientras que en la especiación

alocrónica no ocurre ese fenómeno debido a la continuidad que existe entre las generaciones sucesivas; en este caso, la población mantiene una similitud genética, ya que el genoma, aún siendo modificado, es similar a través del tiempo.

Cuando dos especies se originan del mismo ancestro, las diferencias, en principio, no son muy marcadas y, en consecuencia, compiten; se ha conocido este fenómeno como carácter de desplazamiento, en el cual la selección natural acentúa las diferencias en las áreas que comparten, siendo significativamente menor en las que no comparten, permitiendo así, la convivencia de las dos especies.

Otro tipo de competencia observable es la del comportamiento sexual interespecífico, así, aunque no se crucen, responden de manera muy similar y en cierto tiempo pueden dar como resultado otro carácter de desplazamiento.

No es difícil que la divergencia resultante del aislamiento llegue a originar un aislamiento ecológico y de competencia sexual. En el otro extremo está la posibilidad de que las diferencias nunca lleguen a tener la consistencia suficiente, y pasado un cierto tiempo vuelvan a reunirse o bien, permanezcan sin separarse claramente. En consecuencia, las poblaciones presentan diferentes posibilidades de cruce, dependiendo del número de caracteres y del tiempo entre generaciones.

Es evidente la necesidad del aislamiento geográfico entre dos grupos como requisito indispensable para la especiación.

El género Drosophila es uno de los mas abundantes y de amplia distribución en el mundo. Según Hardy citado en Spieth (1968), se han descrito alrededor de 1000 especies. Con la descripción y redesccripción de nuevas especies, se calcula que el tamaño del género puede llegar a 2000 especies. La mayor parte pueden ser mantenidas en excelentes condiciones de laboratorio debido, entre otras cosas, a que son altamente prolíficas, de bajo costo y con un ciclo de generación relativamente corto.

Desde Morgan (1909), y colaboradores; que, como objeto de estudio de la genética introdujeron a principios de este siglo, el género Drosophila, ha sido estudiado por especialistas de varias ramas de la biología, lo cual ha producido información suficiente para comprender la taxonomía, evolución y filogenia del grupo.

Los drosophilidos son, en general, pequeños organismos de dos a siete milímetros de longitud, aunque, la mayor parte de las especies miden de dos a tres milímetros y medio. En el estudio del cortejo en el laboratorio, las moscas son colocadas en cajas o frascos de vidrio o plástico los cuales permiten su observación con microscopios binoculares de poco aumento.

La observación del comportamiento de apareamiento varía, dependiendo de los investigadores según el proceso de estudio; así, se pueden observar desde parejas hasta grupos completos formados por machos y hembras de características diferentes, resultantes de mutaciones o de arreglos cromosómicos.

Parsons (1973), asume que una de las mejores razones para trabajar con Drosophila en la investigación de la genética del comportamiento, es el amplio conocimiento que se tiene sobre la biología, ecología, reproducción, comportamiento, etc. de este organismo.

Morgan en 1909, utilizó D. melanogaster no con la intención de detectar mutaciones. Descubrió, entre otras cosas, la herencia ligada al sexo utilizando moscas de ojos blancos. Paralelamente se encontraron mutantes con mutaciones ligadas al sexo lo que permitió la formulación de la teoría de la recombinación génica. Morgan y sus asociados, Sturtevant, Bridges y Muller diseñaron el primer mapa cromosómico de este organismo que, en esta forma, es el mejor conocido desde el punto de vista genético en cuanto a la localización de genes en los cromosomas normales y en los resultantes de aberraciones cromosómicas.

Mucho del trabajo de laboratorio, en especial para confirmar la teoría de la genética de las poblaciones fue realizado con

Drosophila por Chetverikov en 1926 (Parsons, 1973), quien encontró una gran variación hereditaria en poblaciones naturales de *D. melanogaster*. Esta investigación fue precursora de los trabajos, ya clásicos, de Dobzhansky y colaboradores en *D. pseudoobscura* y otras especies, el cual se continúa desde 1930 hasta la fecha. Gran parte de estas investigaciones están basadas en las inversiones y en el polimorfismo cromosómico, los que, al presentarse en las poblaciones silvestres permite el estudio de la dinámica genética.

Con el desarrollo de la electroforesis, el énfasis ha variado de dos décadas a la fecha debido, entre otras cosas, a la posibilidad de analizar variantes enzimáticas y proteicas en poblaciones naturales; así, la genética de poblaciones se interrelaciona, en forma definitiva, y cada vez más amplia, con la biología de la evolución, como base para la comprensión de los procesos que determinan la distribución, la abundancia y la supervivencia de los seres vivos en la naturaleza.

Si bien, mucha de la información sobre la genética, ecología y comportamiento de *Drosophila* apareció como producto secundario de otras investigaciones, en la actualidad, el estudio del comportamiento ha tenido un énfasis mayor para analizar los problemas de apareamiento, de selección y de aislamiento sexual.

De manera general, hay dos aspectos básicos para la comprensión de la genética: la ecología y el comportamiento. La primera es el estudio de las poblaciones en su medio natural para correlacionar a las razas, a las variedades y a los genotipos presentes en las poblaciones de una especie con respecto a su distribución y comportamiento en el medio ambiente. El segundo aspecto es importante por la posibilidad de relacionar los factores ecológicos con los del comportamiento que, a su vez, limitan la constitución genética de las especies naturales.

Varios autores recomiendan algunos puntos a considerar como esenciales para el análisis genético del comportamiento de D.melanogaster:

- 1.-El genoma seleccionado debe ser bien conocido, con marcadores útiles y muy visibles; las especies deben cruzarse fácilmente, desarrollando, además, líneas con fertilidad adecuada. Todo esto lo cumple perfectamente el organismo antes citado.
- 2.-Es necesario que el carácter conductual pueda ser distinguido de manera objetiva. Para caracteres de comportamiento, en muchos casos, el fenotipo está distante del genotipo. Si bien, algunos caracteres pueden estar controlados por genes simples, este control está, de tal manera enmarcado por los procesos bioquímicos y fisiológicos, que no podemos considerarlos como productos genéticos primarios.

En ocasiones es posible distinguir una dependencia directa entre el comportamiento y algunos caracteres visibles en el fenotipo.

3.-Por esas relaciones indirectas entre comportamiento fenotípico y genotípico, algunos caracteres del comportamiento hacen al fenotipo mas cuantitativo que cualitativo, esto sin olvidar que las variaciones ambientales modifican, en mayor o menor grado, a la manifestación fenotípica. Existe una especificidad esencial en la consideración del comportamiento genético debido, entre otras cosas, a que, si bien es posible identificar a la variación ambiental en los caracteres morfológicos y fisiológicos, en el caso del comportamiento, los experimentos requieren de una aproximación más elaborada que la empleada para otras características fenotípicas.

Sobresalen tres puntos de vista en el análisis genético del comportamiento en Drosophila. El primero es el efecto que tienen genes mutantes sobre el comportamiento, en este caso hay variaciones conductuales sencillas de observar, así como se encuentran, con frecuencia, genes raros y deletéreos. Hay, también, variaciones en el comportamiento asociadas con polimorfismos cromosómicos, es el caso del comportamiento sexual en D.pseudoobscura en el que, los diversos arreglos cromosómicos, modifican la frecuencia del apareamiento. La variación en una población, las más de las veces, no está locali-

zada en inversiones o en loci específicos que tuviesen una posición exacta en los cromosomas. La población, en consecuencia, presenta una variación más continua que discreta.

El segundo acercamiento es el que considera fundamentalmente los valores estadísticos y nos ilustra sobre los procesos de variabilidad al nivel cromosómico y génico.

El tercero es aquel que se fundamenta en experimentos de selección, en el cual los individuos son escogidos en los extremos de una distribución normal con la intención de seleccionar líneas que respondan a un grupo de características resultantes de una interacción genética.

uno de los problemas torales para la genética es el estudio de la variabilidad de las poblaciones naturales y la determinación de las fuerzas que intervienen en el mantenimiento de esa variabilidad. Con frecuencia, los modelos que analizan la distribución de las frecuencias génicas, suponen, a priori, condiciones panmícticas o de endogamia experimental.

Se ha observado que en condiciones experimentales, hay con frecuencia, desviaciones de la panmixia. Con relación a esas condiciones, y no considerando la endogamia, Magalhaes y Que rubim (1974), consideran cuatro tipos principales de fenómenos que influyen en la modificación de la variabilidad en la población:

- 1.-Aislamiento reproductivo o cruzamiento preferencial.
- 2.-Cruzamiento selectivo.
- 3.-Cruzamiento dependiente de la frecuencia que se observá principalmente en los machos, y raras veces en las hembras.
- 4.-Cruzamiento resultante de la "impronta" (Kalmus y Maynard Smith, 1966).

El aislamiento reproductivo es un término que abarca los experimentos de laboratorio que verifican las diferencias entre especies próximas, o bien, entre líneas o razas incipientes de una misma especie. En el caso de Drosophila, se ha desarrollado un gran número de pruebas de esta naturaleza, anticipando que en el proceso de especiación, se opera gradualmente un aislamiento etológico. Se encuentra en la bibliografía una gran cantidad de ejemplos de aislamientos completos o incompletos que están relacionados con el comportamiento de razas geográficas con arreglos cromosómicos, e incluso, cepas portadoras de mutaciones visibles.

Magalhaes y Querubim (1974), afirman que la verificación del aislamiento reproductivo tiene que ser repetida muchas veces para indicar la frecuencia de cruzamientos. Cuando el número de individuos es demasiado pequeño, es preferible tener cruzamientos en masa con muchas repeticiones. Una reunión entre machos de una especie con hembras de otra diferente, puede

llevar, por otra parte, a la ocurrencia de cruzamientos que normalmente no se darían

La presencia de dos tipos de hembras para un único tipo de macho no constituye, según estos autores, una situación equivalente a la ocurrida en el medio natural, dado que, si en el medio natural encontramos un mínimo de dos tipos de hembras, es evidente que también tendríamos dos tipos de machos diferentes. De hecho hay variaciones y combinaciones diferentes de éste tipo de apareamientos; Mayr en 1950 desarrolló técnicas de mutilación selectiva con hembras a las cuales se privaba de las antenas y se observaba la respuesta hacia los machos; esto mismo se hizo quitando las antenas a los machos; otra variación fue llevada al cabo en la forma siguiente: se esterizaban hembras y se reunía a los machos para observar si la respuesta dependía de las hembras. Los resultados del análisis de éstas pruebas de opción múltiple de los machos fueron traducidas a índices de aislamiento, primeramente por Stalker (citado en Ehrman y Parsons, 1976), y posteriormente por otros autores.

Spieth (1968), indica lo siguiente: "Para comprender como surge el aislamiento sexual en *Drosophila*, son importantes y necesarias las consideraciones que, de manera resumida, se presentan a continuación:

1.-Que los individuos de poblaciones entrecruzables de Droso-

phila presenten manifestaciones de cortejo similares. Hay evidencias suficientes para conocer el hecho de que la variación que se presenta en el comportamiento de cortejo en una población no es mayor que la que se presenta en lo referente a los caracteres morfológicos. Esto significa, simplemente, que el patrón de cortejo es particular para cada especie.

- 2.-Entre más cercanas estén dos especies; desde el punto de vista morfológico, genético o de otro criterio, serán más semejantes ó similares sus patrones de cortejo.

Es grande el número de métodos y técnicas para determinar el aislamiento sexual existente entre poblaciones de drosófilos. Lo más común es aislar a los adultos pocas horas después de la eclosión. Posteriormente, al alcanzar la madurez sexual, se reúnen machos con hembras en un espacio limitado durante un período de tiempo. En general después de haberse reunido con los machos, se hace la disección de las hembras para determinar la frecuencia de hembras inseminadas.

Spieth (1968), propone cuatro diferentes combinaciones que pueden ser utilizadas para éste tipo de estudios:

- 1.-Sin elección. Los machos de la población A se reúnen con hembras de la población B y viceversa. Con este procedimiento se utiliza un número igual de machos y hembras variando el número de parejas.

2.-Elección del macho. Los machos de la población A se reúnen simultáneamente con hembras de la población A y B, y recíprocamente, los machos de la población B con las hembras de A y B.

3.-Elección de la hembra. Las hembras de la población A se reúnen con los machos de las poblaciones A y B y al contrario, hembras de la población B con los machos de las poblaciones A y B.

4.-Elección múltiple. Se reúnen simultáneamente un número igual de machos y de hembras procedentes de las poblaciones.

En este trabajo se analiza el efecto que una serie de mutaciones en Drosophila melanogaster, tiene sobre el cortejo. Es importante hacer notar que hay información previa sobre el efecto de las mutaciones en el comportamiento de varias especies de drosofilidos, principalmente en Drosophila melanogaster. Bastock (1956), observa que los mutantes machos yellow de D.melanogaster, son menos efectivos en el cortejo que los machos silvestres. Pueden hacerse otras citas sobre estos efectos, sin embargo, el objeto de este punto es insistir en el hecho de que no son solamente las mutaciones puntuales de efecto fenotípico sobre las alas o sobre el color de ojos los que influyen en la modificación del comportamiento, sino que, las varias combinaciones de alelos, que combinados dan ojos blancos producen, al igual que las mutaciones puntuales, cambios que llevan otra vía mas compleja a través de la genética,

la fisiología y la bioquímica en el cambio que, cuantitativa-
mente hemos registrado en esta serie de experimentos.

La utilización de un índice de aislamiento es, exclusivamen-
te, uno de los instrumentos estadísticos para registrar las
diferencias ocurridas en el éxito de la cópula de D.melano-
gaster.

Se ha utilizado la primera proposición de Spieth (1968), en
la cual se consideran exclusivamente los casos de una sola e-
lección entre machos y hembras; sin embargo, el abordamiento
del problema es diferente, dado que, para los problemas de -
aislamiento reproductos, ene general, es importante la fecun-
dación de la hembra.

En el caso del aislamiento sexual, no es difícil afirmar que
lo mas importante es el hecho de que exista cópula en las po-
blaciones que hemos utilizado. Las mutaciones, dependiendo de
los grupos a los que pertenezcan, como se observará en los -
resultados, nos permiten hacer consideraciones estadísticas
del primer paso para el aislamiento, que sería la aceptación,
o no de los machos por las hembras.

Para los fines que en principio se han planteado, se regis-
traron los valores promedio de apareamientos entre machos y
hembras silvestres, y entre machos y hembras de cada uno de
los mutantes, posteriormente, se llevaron al cabo apareamien-
tos entre los machos silvestres con cada grupo de hembras -

mutantes y viceversa. Con esto queda cubierta la posibilidad de selección de los machos hacia las hembras y, lo que puede ser más importante, la selección de las hembras hacia los machos.

Este trabajo forma parte de un proyecto más amplio, en el cual quedan incluidos, entre otros temas, la relación entre machos y hembras mutantes exclusivamente, el efecto que los estímulos supranormales tienen en los machos, además de otros análisis del comportamiento que comprenden la geotaxia, la fototaxia y la respuesta a estímulos para condicionamiento. Es esta primera parte se pretende sentar las bases de un estudio integral del comportamiento y, finalmente, los resultados del desarrollo de modelos que permitan inferir en otras especies estas observaciones.

INTRODUCCION

En la comprensión de los hechos que determinan la especiación, es necesario hacer hincapié en el papel que tiene el comportamiento como factor determinante de diferencias en la frecuencia génica de una población. En esto es de gran utilidad la determinación del método, las unidades de comportamiento y la influencia de esas unidades en la frecuencia de una o varias pautas de comportamiento dentro de la población.

Para el estudio del comportamiento animal es necesario considerar el hecho de que las unidades de comportamiento pueden ser separadas para el análisis en unidades discretas como: respiración, alimentación, descanso, sueño, apareamiento y selección del hábitat; sin embargo, el comportamiento es un continuo del animal. Las divisiones representan respuestas de un individuo a los estímulos del ambiente externo físico y a las variaciones relacionadas o no con el comportamiento que provienen de su medio interno.

El comportamiento de apareamiento en varios grupos animales con reproducción sexual, permiten el análisis de laboratorio y de campo de la interacción entre ambos sexos y con el medio ambiente.

Petit (1953), afirma que la selección sexual juega un papel importante en la evolución. La demostración de dicho principio

es reciente, sin embargo, se ignora, en mucho, si la amplitud del aislamiento sexual, aun siendo constante para una línea dada, varía a lo largo del tiempo en condiciones homogéneas. En este trabajo se demuestra que existe, entre el mutante bar de D.melanogaster y su alelomorfo silvestre, dentro de cajas de población, un aislamiento sexual. Los machos se acoplan con las hembras sin considerar su genotipo, pero las hembras se cruzan, de preferencia, con los machos silvestres. Esta preferencia se evalúa por un coeficiente selectivo igual a la probabilidad de fecundación por un macho silvestre y por un macho bar. Este coeficiente selectivo, en los machos bar, es elevado al principio, disminuyendo con el tiempo hasta ajustarse aproximadamente al 50%. Este trabajo se efectuó con las líneas bar y silvestre altamente consanguíneas, se siguió por un período de tres años durante los cuales el coeficiente selectivo no mostró ninguna variación que no fuese la dada por la evolución de la población.

Bösigger (1957), comparó la velocidad de apareamiento de los mutantes vermillion y cinnabar de Drosophila melanogaster y posteriormente (1967), las relaciona con el número de acoplamientos y el porcentaje de fertilidad, como se muestra en la siguiente tabla:

— Hembras	vermillion x	vermillion x	cinnabar x	cinnabar x
— Machos	vermillion	cinnabar	vermillion	cinnabar
Parejas robadas	200	302	200	325
Porcentaje fertilidad	61.0	80.1	54.0	73.8

Del Solar (1966), estudió diferentes líneas de D.pseudoobscura e hizo selección para fototaxia positiva y negativa, y para geotaxia positiva y negativa. Todas las combinaciones en su experimento mostraron preferencias significativas hacia las cruza homogámicas. Considera esto como principio de un aislamiento sexual y analiza algunas de las discusiones sobre el origen de este fenómeno, haciendo hincapié en las dos teorías principales sobre este particular.

Ehrman (1962), estudia la esterilidad de los 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 la F₁ ó de generaciones posteriores de híbridos procedentes de líneas o poblaciones genéticamente diferentes y que usualmente pertenecen a especies diferentes. Este mecanismo de aislamiento reproductor funciona para prevenir el intercambio genético entre poblaciones de especies diferentes.

Dentro del género Drosophila, existe material de híbridos has
ta razas y especies.

Ehrman (1964a), en un experimento con poblaciones experimentales denominadas de M. Vetukhiv, de D.pseudoobscura, encontró un aislamiento sexual débil pero estadísticamente significativo en seis poblaciones que provenían, originalmente, de fundadores tomados de los cultivos de híbridos de cuatro localidades geográficas. Estas seis poblaciones fueron mantenidas separadas por casi cuatro años y medio, y probadas para la existencia de aislamiento sexual. Esto surge en ausencia de cualquier selección para aislamiento y la conclusión es que se presenta como subproducto de la diversidad genética.

Parsons y Kaul (1966), determinaron la influencia de la temperatura sobre la velocidad y duración de la cópula en individuos con diferentes arreglos cromosómicos de D.pseudoobscura, encontrando que el cariotipo de la hembra tiene importancia en la frecuencia de apareamiento entre los cariotipos AR/AR, AR/PP y PP/PP a 20° y 25°C, si bien, el cariotipo del macho tiene algún efecto a 20°C. La duración de la cópula es determinada, principalmente, por el cariotipo del macho. A la temperatura de 25°C, D.pseudoobscura reduce la frecuencia de apareamiento y alarga la duración de la cópula en los homocariotipos, con muy poco efecto sobre los heterocariotipos.

Petit (1966), mide periódicamente el aislamiento sexual entre dos líneas de Drosophila melanogaster provenientes de una misma población y sometidas a la deriva genética. Se comprueba durante las 74 generaciones que dura la experiencia, una evolución regular del aislamiento, con paso de cruzas de tipo selectivo a cruzas homogámicas, seguidas de un regreso a los cruzamientos selectivos. El aislamiento no se acentúa sistemáticamente con las diferencias, sino que evoluciona por medio de rearrreglos genéticos.

Miller y Westphal (1967), observaron aislamiento sexual entre líneas de laboratorio de Drosophila athabasca que evidencian la idea de que las poblaciones norteamericanas distribuidas ampliamente, son subdivisiones con aislamiento reproductor, sin embargo, ese aislamiento no se muestra completo en el laboratorio.

Dobzhansky, Ehrman y Kastritsis (1968), estudiaron el apareamiento dentro y entre seis especies del grupo obscura. La observación fue realizada en cajas de Elens y Wattiaux. Se encontró aislamiento etológico de tipo sexual entre cualquiera de dos de éstas especies; sin embargo, se observaron algunas cruzas en casi todas las demás combinaciones. El grado de aislamiento no es, por ningún motivo, proporcional a las diferencias morfológicas o cromosómicas entre las especies, ó su habilidad para producir híbridos viables cuando tiene lugar

la cópula. Tres especies simpátricas del oeste de norteamérica están aisladas entre sí, por lo menos tan fuertemente como lo están las especies japonesas y europeas, con quienes están mocho menos relacionadas.

La selección natural promueve el aislamiento etológico y otros mecanismos de aislamiento precópula entre especies relacionadas y expuestas al requerimiento de hibridización.

Ehrman (1964b), propone que las especies se consideren como sistemas genéticamente cerrados, debido a que el intercambio genético entre ellas es evitado por mecanismos de aislamiento reproductivo.

El término "mecanismo de aislamiento" fue propuesto por Dobzhansky en 1937 para designar a todas las barreras genéticas que condicionan el intercambio genético entre poblaciones con reproducción sexual. De acuerdo con Mayr (1963), los mecanismos de aislamiento son: "...posiblemente, el más importante conjunto de atributos que tiene una especie".

Es un hecho, que los mecanismos de aislamiento son, fisiológica y etológicamente, un grupo de fenómenos muy heterogéneos. Es también evidente que los mecanismos de aislamiento que mantienen la separación genética entre dos especies, son diferentes, no sólo entre los grupos sino hasta en pares dis-

tintos de especies del mismo género.

Se han propuesto muchas clasificaciones de los mecanismos de aislamiento reproductivo, aunque la de Mayr (1942) es bastante simple y convincente: hay dos grupos grandes que se refieren a las barreras precópula y postcópula. Las barreras precópula, previenen la formación de cigotos híbridos, y las barreras postcópula impiden la sobrevivencia o la reproducción de éstos cigotos.

Mecanismos de aislamiento precópula:

- 1.-Las parejas potenciales no se encuentran (aislamiento estacional y de hábitat).
- 2.-Las parejas potenciales se encuentran pero no se aparean (aislamiento sexual o etológico).
- 3.-Hay cópula pero no hay transferencia de gametos (aislamiento mecánico).

Mecanismos de aislamiento postcópula:

- 1.-Los gametos son transferidos pero no hay fecundación, por lo tanto, no se forma el cigoto (mortalidad genética).
- 2.-Muerte de los cigotos (inviabilidad de los híbridos).
- 3.-Los cigotos F_1 son viables pero son parcial o completamente estériles (esterilidad de los híbridos).
- 4.-Los híbridos F_1 son fértiles, pero el valor adaptativo de la F_2 o de la retrocruza, se ve disminuido (deficiencias de los híbridos).

La importancia de escoger pareja para determinar las características de la progenie, ha sido conocida empíricamente desde hace mucho tiempo. Por muchos siglos los mejoradores han criado o mejorado variedades de sus plantas y animales domésticos por medio de la selección de los individuos de cruce. La selección de los padres y el apareamiento de individuos con rasgos similares son dos aspectos de la selección sexual que podrían considerarse como formas o variaciones del mismo fenómeno.

Darwin (1859), indica que la selección sexual es debida, en primer lugar, a la competencia entre machos: "Esta forma de selección sexual, depende, no solo de una lucha por la existencia en relación con otros seres orgánicos, sino de una lucha entre individuos de un sexo, generalmente machos, por la posesión del otro sexo. El resultado no es la muerte, sino la poca o nula descendencia".

Otro aspecto de la selección sexual es el apareamiento de individuos similares o apareamiento homogámico, en el cual puede haber un limitado aislamiento sexual o etológico como es norma entre representantes de diferentes especies. El criterio de entrecruzamiento ha sido considerado como una característica de la especie. Cuvier (1817), Ehrman y Petit (1968), definió la especie como: "Un conjunto de seres orgánicos provenientes de padres comunes y que se parecen tanto a ellos cuanto entre ellos mismos".

Mayr (1942), define la especie como: "Grupo de poblaciones naturales con cruzamiento posible, las cuales están aisladas reproductivamente de otros grupos".

Dobzhansky y Koller (1938), demostraron que el aislamiento sexual entre Drosophila pseudoobscura y Drosiphila miranda varía en las diferentes razas geográficas. Las investigaciones iniciales trataron de esclarecer los orígenes y mecanismos del aislamiento reproductor entre razas geográficas o subespecies, el aumento de la selección hace posible la transformación de razas geográficas en especies incipientes."

La competencia es mas frecuente en uno de los sexos, usualmente el masculino (Dobzhansky y Mayr, 1944). El concepto darwiniano de selección sexual requiere de una atención especial, considerando que el origen del aislamiento reproductor es diferente al de la selección sexual. El análisis de estos fenómenos fue hecho, en forma muy cuidadosa, en Drosophila sturtevanti por Dobzhansky (1944), donde quedó demostrado que el apareamiento preferencial puede llegar a ser un aislamiento reproductor verdadero; así, la diferencia entre éstos fenómenos es cuantitativa más que cualitativa.

Es razonable hablar en forma general de selección sexual para englobar todos los mecanismos que causan desviación de la panmixia, el aislamiento sexual es, entonces, una forma de

selección sexual que afecta a ambos sexos. Muchos estudiosos han revelado que la selección sexual, al presentarse en ambos sexos, modifica el concepto y la apreciación de los valores que antes de estos estudios se daba al comportamiento de los machos, de esta manera, podemos considerar que muchas de las especies ya presentan un aislamiento etológico.

Bastock (1956), en su clásico trabajo: "A gene mutation which change a behavior pattern", demuestra que el macho del mutante yellow, de D.melanogaster tenía menor éxito que el macho silvestre en el cortejo de las hembras silvestres. Demostró que la mutación acarrea un cambio en la pauta de comportamiento, y que esa mutación, posiblemente, estaba relacionada con otros cambios además del color. La vibración de las alas es la principal fuente de estímulos para las hembras, éstas reciben dicha estimulación en las antenas. Es posible pensar en una idea de cambio conductual indirecto, sin embargo, esta idea no tiene mucho sustento debido a que:

- 1.-El análisis del comportamiento femenino nos indica cuales son las estructuras con las que las hembras responden a la estimulación de los machos.
- 2.-Las comparaciones del comportamiento de los machos silvestres con hembras de otras especies, por ejemplo, de D.simulans, las hembras rechazaron igualmente a los machos silvestres y a los mutantes.
- 3.-Las comparaciones entre las frecuencias de cortejo de los machos hacia las hembras que por diferentes medios fueron privadas de recepción de estimulación visual y olfatoria.

La naturaleza del cambio es de gran interés, porque en poblaciones de especies cercanas se encuentran diferencias conductuales que, puede asumirse, se deben a los cambios en el genoma de los individuos. No es improbable el hecho de que los cambios puedan ser incorporados a la población si los mutantes representan, dentro de la variabilidad, un valor adaptativo seleccionado. Un cambio que influyese en el cortejo puede, a su vez, estimular el principio de una evolución posterior a través de un aislamiento sexual incipiente, lo que representaría, dentro de la población, una variación importante del comportamiento total de los individuos que presenten dicho cambio. Es de suponer que el cambio o la disminución de un estímulo necesario para el cortejo u otra pauta de comportamiento, permite a las hembras dar preferencia a otros estímulos; los que podrían resultar más importantes dentro del cortejo.

Es necesario considerar que dentro de las poblaciones animales, persisten individuos con pautas de comportamiento de menor velocidad que el promedio de la población, en ese caso, hay que recordar que, así como encontramos machos de menor velocidad de cortejo, habrá hembras que solo acepten a tales machos. Así, se mantienen dentro de la población, las pautas de comportamiento con la variación, que la reproducción sexual va a permitir mantengan en equilibrio.

Ehrman (1967), observó en la caja de Elens-Wattiaux, grupos de D.pseudoobscura con diferentes proporciones de individuos que tenían los arreglos cromosómicos CH y AR. Los machos en minoría se aparean con mas frecuencia que los machos en mayoría. Cuando los dos tipos de machos son iguales, su frecuencia es igual.

Ehrman y colaboradores (1965), seleccionaron pares de poblaciones experimentales de D.pseudoobscura que fueron sometidos a selección para geotaxia positiva y negativa. En cada par de las poblaciones, una se derivó en cada generación, de 25 pares de fundadores y la otra, de 250 pares; 5 pares fueron rígidamente seleccionados por su comportamiento geotáctico. Las poblaciones son inicialmente diferentes en su composición cromosómica; un miembro del par tiene el arreglo AR y el otro, el CH. Conforme la selección progresa, la frecuencia de esos cariotipos llegan a tener cambios rápidos y considerables. Esos cromosomas, evidentemente, portan diferentes genes para el comportamiento geotáctico.

La eficiencia en el apareamiento de los portadores de los diferentes cariotipos, ha sido estudiada en la cámara de observación de Elens y Wattiaux. Cuando un número igual de los dos sexos de ambos cariotipos se reúnen, la probabilidad de que un individuo logre aparearse es uniforme. Cuando un cariotipo es mas frecuente que el otro (80% vs. 20%), el cario

tipo extraño es favorecido por la selección sexual; esto con fiere un valor adaptativo darwiniano alto a los portadores del cariotipo extraño, este valor disminuye cuando el cariotipo es más frecuente en forma proporcional.

Petit (1951), estudió una población experimental de Drosophila melanogaster en la cual reunió el mutante portador de Bar y de forked, y el tipo silvestre encontrando una rápida eliminación del mutante. La eliminación es debida a dos fenómenos principales: por una parte, la abundancia de larvas del tipo silvestre evidenciadas desde 1933 por L'Heritier y Teissier (Petit, 1951), y por otra, por la selección sexual. En efecto, las hembras que son de genotipo mutante se acoplan sencillamente con los machos silvestres que con los machos mutantes, mientras que, según los resultados, los machos parecen absolutamente indiferentes al genotipo de la hembra, de donde la definición de un coeficiente de selección sexual dá probabilidades de fecundación iguales a un macho normal y un macho Bar.

El coeficiente preferencial no es constante, varía, de hecho, continuamente en el curso de la evolución de la población.

Fulker (1966), realizó un análisis dialéctico de la velocidad de apareamiento medida por la frecuencia de cópula de machos de D.melanogaster revelando, para la dominancia direccional,

una alta frecuencia que involucra, al menos, cinco genes. El caracter, como medida, está altamente correlacionado con el valor adaptativo y el impulso sexual. Las consecuencias para la selección artificial y la naturaleza de la heterosis exhibida por las cruizas, se discuten ampliamente. Concluye que una frecuencia alta de copulación del macho, es probablemente, el resultado de una selección natural unidireccional.

Dobzhansky y Spassky (1969), seleccionaron dos características del comportamiento en poblaciones de D.pseudoobscura éstas fueron la fototaxia y la geotaxia positiva y negativa. Las poblaciones seleccionadas divergieron rápidamente en su comportamiento. La selección disminuyó la fototaxia después de 20 generaciones y la geotaxia después de 30 generaciones. La disminución dio como resultado una convergencia casi tan rápida como fue la divergencia bajo selección. La neutralidad promedio de las poblaciones naturales fototáctica y geotáctica, es un caracter adaptativo protegido por la homeostasis genética.

Bösiger (1957), observando que los machos de diferentes líneas silvestres y los muchos mutantes de D.melanogaster no fecundaban el mismo número de hembras. La actividad sexual de los machos de líneas capturadas naturales es más fuerte que la de machos de líneas que han permanecido mucho tiempo en laboratorio.

Ehrman (1966), afirma que el éxito de diferentes líneas de D.pseudoobscura y D.paulistorum, cuando se juntan dos tipos de hembras y de machos, depende de la frecuencia relativa de ambos. El tipo menos frecuente, especialmente los machos, tiene mayor éxito en el apareamiento. En D.pseudoobscura, esto se presenta cuando las líneas con diferentes cromosomas y de diferentes orígenes geográficos, mutantes contra silvestres, y moscas criadas a diferentes temperaturas son probadas. El efecto de frecuencia no se observa en las dos líneas aisladas de D.paulistorum. La rareza puede incrementar la diversidad genética en una población.

Uno de los criterios mas importantes en la clasificación de individuos con reproducción sexual o de líneas de diferente origen geográfico, pero, pertenecientes a la misma especie, es la cruce con descendencia fértil. Dobzhansky y Streisinger (1944), han demostrado que hay diferencias geográficas desde México hasta el sur de Brasil en las cruces preferenciales de Drosophila prosaltans; los machos del norte tienen preferencia por hembras del norte, e igual ocurre con los machos del sur. Mayr y Dobzhansky (1945), confirmaron lo anterior y llevaron a cabo estudios para modificar el grado de preferencia en las cruces entre D.pseudoobscura y D.persimilis probando algunas variables como: temperatura, densidad, edad de las moscas cuando son reunidos machos y hembras, así como experiencia previa antes de la reunión.

Las líneas de lugares geográficamente cercanos, en general, mostraron preferencia, o bien, se puede considerar, que las cruza s fueron al azar; si bien se puede observar que hay una marcada preferencia hacia las cruza s homogámicas. Dos líneas no aisladas de una tercera, pueden mostrar diferentes grados de aislamiento de ésta tercera. Carmody y colaboradores (1962) estudiaron las preferencias y el aislamiento sexual dentro de y entre las especies incipientes de D.paulistorum; se hicieron 172 combinaciones de líneas originarias del trópico americano desde Guatemala hasta el sur de Brasil, analizándose dos líneas al mismo tiempo.

Ehrman (1965), describió en sus estudios sobre D.paulistorum que las líneas de especies incipientes mostraron una mayor preferencia hacia las cruza s homogámicas, así, a mayor alejamiento entre las especies incipientes, se incrementa en mayor o menor grado el aislamiento. Ehrman aplicó el índice de aislamiento de Stalker (1942) en el cual el índice +1.0 significa completo aislamiento, esto es, que la frecuencia de cruza s heterogámicas es sumamente baja; 0.0 significa que no hay aislamiento marcado, es decir, que se puede considerar que los apareamientos ocurren al azar; -1.0 significa que las cruza s entre machos y hembras ocurren casi exclusivamente entre machos y hembras de líneas diferentes. Los coeficientes de aislamiento en promedio entre las líneas de las mismas especies incipientes se presentan a continuación:

Centroamericana +0.07	Andina +0.18
Amazónica +0.22	Orinocana +0.19
Transicional +0.14	

Los coeficientes promedio de aislamiento entre las líneas pertenecientes a diferentes especies incipientes fueron los siguientes:

Centroamericana x Amazónica	+1.00
Centroamericana x Andina	+0.88
Centroamericana x Orinocana	+0.79
Amazónica x Andina	+0.95
Amazónica x Orinocana	+0.88
Orinocana x Andina	+0.84
Transicional x Otras	+0.65

Es importante considerar en el ejemplo anterior que, si bien se presenta ya un aislamiento sexual considerado como los valores de los índices mencionados, el aislamiento reproductivo no ha sido completado no diferenciado claramente por la selección natural; ésto es, insistir, en que los mecanismos de aislamiento no son únicos, y que, si bien, el análisis de algunos de ellos nos permite comprender una parte de la evolución, no representan más que una abstracción de fenómeno total.

Hosgood y Parsons (1965), estudiaron la velocidad de apareamiento de dos poblaciones naturales de D. melanogaster colectadas en Victoria, Australia separadas por cien millas aproxi

madamente. Encontraron diferencias significativas y los híbridos entre las poblaciones dieron velocidades intermedias. Observaron, también, una pequeña diferencia entre líneas en la duración de la cópula. Las diferencias entre las velocidades de apareamiento fueron determinadas por los machos, la respuesta de las hembras tuvo muy poco efecto.

Grossfield (1971) encontró diferencias en el comportamiento de 3 razas de D. auraria; éstas razas difieren según el grado de obscuridad que inhibe el apareamiento. Este es uno de los primeros reportes en los cuales se conoce la influencia de un factor ambiental sobre el apareamiento entre razas de la misma especie. Se sugiere, por los resultados, que en muchas especies puede haber diferencias en comportamiento, dependiendo de la luz, y esto, puede correlacionarse, en un momento dado, con el aislamiento etológico.

Ehrman y Petit (1968), estudiaron el apareamiento en cajas de observación con pares de líneas de diferente origen geográfico. Las líneas eran descendientes de moscas que fueron colectadas en sus hábitats naturales unas generaciones antes de que fuesen utilizadas en el experimento. Si las líneas se simbolizan con A y B, tres frecuencias de proporción fueron utilizadas: 5A:20B, 12A:12B y 20A:5B. En el apareamiento, los machos en minoría, tuvieron mayor éxito que los que --

estaban en mayoría. Lo mismo puede decirse, en menor escala, de la mayoría y minoría de hembras. La dependencia de la frecuencia en el éxito para el apareamiento se observó en las tres especies estudiadas: D.tropicalis, D.willistoni y D.equinoxialis. Líneas de diferente origen geográfico exhibieron alguna tendencia hacia el aislamiento etológico, a saber en orden decreciente: D.tropicalis, D.equinoxialis y D.willistoni, en la preferencia para el cruzamiento endogámico.

Bateman (1949), asume que sólo las hembras ejercen discriminación en Drosophila. Supone que los efectos del aislamiento sexual propiamente dicho, y la propensión al apareamiento pueden ser separadas en experimentos. Propone el método y lo ilustra con algunos ejemplos de la literatura publicada. Los datos de D.prosoltans son inconsistentes con una simple relación entre aislamiento sexual y geográfico. El híbrido entre D.persimilis y D.pseudoobscura se comporta sin discriminación de la especie, como era de suponerse.

Ehrman (1961), reporta una constitución genética en los híbridos de dos subespecies de D.paulistorum en los cuales las hembras rechazan totalmente el cortejo de los machos, y los machos híbridos son rechazados por las hembras correspondientes.

Benzer (1967), describe un método de distribución a contra-

corriente que permite fraccionar las poblaciones de Drosophila de acuerdo a sus respuestas conductuales en relación con la fototaxia. Es posible, en poblaciones naturales de diferente localización geográfica, aplicar dichos métodos para análisis de las diferencias.

Spassky y Dobzhansky (1967), comprobaron que diferentes líneas de D.pseudoobscura y D.persimilis varían en sus reacciones a la luz y a la gravedad.

Petit y colaboradores (1976), han realizado un estudio del comportamiento de dos diferentes razas geográficas francesas y japonesas que demuestra un aislamiento incipiente. Las observaciones fueron hechas en cajas de Elens y Wattiaux y se encontraron apareamientos selectivos, homogámicos y panmicticos en cada una de las razas y entre las razas. En ningún caso se observaron tendencias homogámicas o selectivas muy pronunciadas.

La diferenciación morfológica de las razas geográficas no influye en cambios en el comportamiento.

En el género Drosophila hay datos concernientes al ciclo sexual en varias de las especies (Spieth, 1968). Este autor sugiere varios problemas a considerar en el análisis de la ontogenia, que son los siguientes:

- 1.-Las hembras muy jóvenes son ignoradas por los machos adultos.
- 2.-Los machos adultos suelen cortejar hembras jóvenes, antes que éstas puedan cortejar.
- 3.-Los machos jóvenes cortejan antes de poder copular, aún a hembras adultas.
- 4.-La receptividad sexual se eleva con el tiempo y luego declina, gradualmente, en ambos sexos.

Con pocas excepciones, el período de maduración es, desde algunas horas en D.melanogaster, hasta 10 días en las especies hawaianas del mismo género Drosophila. La mayoría de las especies llegan a ser activas sexualmente dentro de los primeros 2 ó 3 días después de la eclosión y la mayor parte alcanza el punto más alto de receptividad entre los 3 y los 5 días después de haber llegado a la madurez.

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 intraespecíficas 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 caminandocerca, o bien que el macho se aproxime, en círculos, a la hembra. La orientación involucra la vuelta del macho hacia la hembra, 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 golpeteo hacia el cuerpo de la hembra. Cuando esta se mueve, el macho puede repetir rápidamente el movimiento de golpeteo. Si la mosca es hembra, el macho enfrenta su cuerpo al de ella, extendiendo 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. Una vez situado 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 proyección del abdomen del macho hacia adelante uniendo la punta de su abdomen con los genitales de la hembra. Al mismo tiempo el macho alza las patas delanteras sobre el abdomen de la hembra, de tal forma que, si la hembra lo acepta, abrirá las alas. Si ésto ocurre, el macho forza 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 conta 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 cada 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 180°. Si el macho cortejando 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 períodos 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

fuera y hacia dentro con amplitud creciente, alcanzando, las alas, hasta 70 y 80 grados desde la posición de reposo.

Manning (1959), ha observado que el movimiento en tijera presenta diferentes grados en la 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, volar o bien, cortejar a la misma u otra hembra.

En el cortejo, tanto las hembras receptivas como las no receptivas exigen una serie de respuestas al 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 escapen.

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

Spiess (1968), comprobó que la velocidad de apareamiento en Drosophila depende de la actividad del cortejo de los machos y de la receptividad de las hembras con alguna variabilidad por causas indeterminadas. La duración de la cópula, por otro

lado, es una constante y una parte relevante de la actividad de apareamiento.

Bennet-Clark y Ewing (1968), probaron los diferentes elementos que intervienen en el cortejo de varias especies de Drosophila; en resumen, analizan el efecto de los sonidos producidos por la vibración de las alas y de las diferencias que estos sonidos tienen en diferentes grupos. Al mismo tiempo, analizan la forma en que es producida la vibración de las alas.

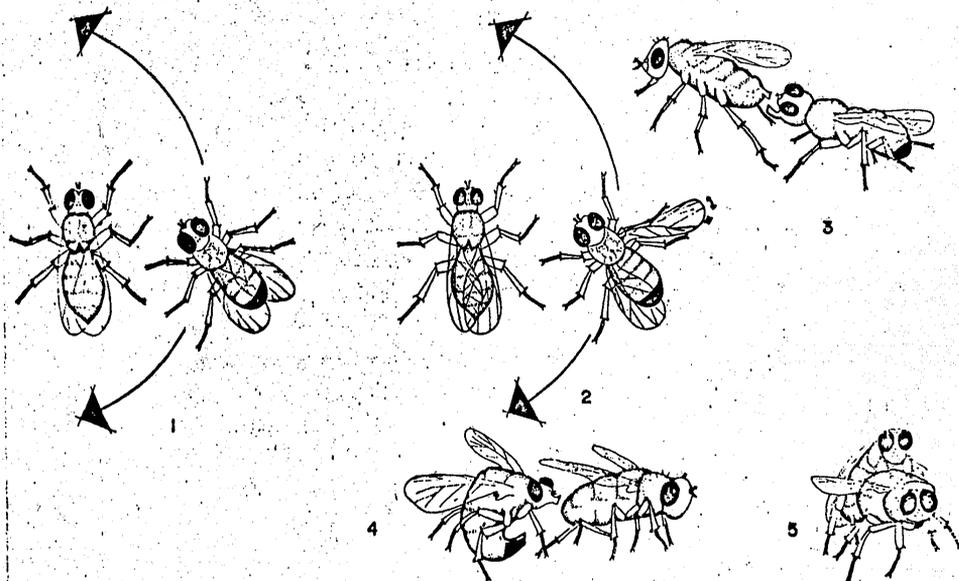


FIGURA 1- Aspectos del cortejo y la cópula en Drosophila melanogaster.
 1- Rodeando. 2- Vibración de las alas. 3- Lamer. 4- intento de cópula. 5- Cópula.
 Según Bastock (1967).

MATERIALES Y METODOS

Se utilizaron moscas silvestres M⁺ de Drosophila melanogaster (Fallén, 1823), provenientes del Laboratorio de Genética del Colegio de Posgraduados de la Universidad Autónoma de Chapingo; estas líneas se mantienen en el Laboratorio de Comportamiento Animal del Departamento del Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, las cuales sirven como base para las comparaciones. Los mutantes utilizados fueron obtenidos de las mismas instituciones además del Laboratorio de Genética de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M. y fueron los siguientes: w, w^a, yw, y²w^a, y²v, bw, b vg, bw;st, dp, b cn/bw, e, st, ey² y se ss. Las características de éstos se describen en la tabla correspondiente (pag. 48).

Las líneas fueron cultivadas en el medio siguiente:

Agua destilada.....	1000 ml.
Azúcar.....	35 gr.
Levadura.....	20 gr.
Harina de maíz.....	60 gr.
Agar en fibra.....	20 gr.
Tegosept.....	5 ml.

La temperatura promedio fue de 24°C ± 1°C, y las observaciones se realizaron a temperaturas de 20°C ± 2°C. De cada frasco fueron retirados los progenitores y la descendencia sexada

y separada dentro de las primeras 8 horas después de la eclosión; a las 48 horas de haberse sexado, se reunieron 20 parejas en cajas de observación de Elens y Wattiaux. Las parejas fueron silvestre x silvestre y mutante x mutante, lo que dió los valores que en las tablas siguientes denominaremos como B. Las cruces se repitieron 10 veces excepto en silvestre que actúa como testigo de la cual se hicieron 30 repeticiones.

Al mismo tiempo se hicieron cruces de los machos silvestres por cada una de las hembras mutantes, representado por A. Finalmente, C, representa a las hembras silvestres con cada uno de los machos mutantes. Tanto A como C, se repitieron 10 veces para cada ensayo. Cada observación se hizo durante 30 minutos. Las cifras promedio se transformaron en porcentajes y, a partir de éstos, se aplican los diversos calculos estadísticos que se presentan posteriormente.



CAJA DE OBSERVACION DE ELENS Y WATTIAUX (1964)

DESCRIPCION DE LAS CARACTERISTICAS DE LOS MUTANTES UTILIZADOS.

CLAVE	NOMBRE	DESCRIPCION
w	white	Ojos blancos y ocelos sin color igual que los tubos de Malpigio y los testículos.
w ^a	white-apricot	Ojos rosa amarillento y tubos de Malpigio sin color.
yw	yellow-white	Cuerpo de color amarillo y ojos blancos.
y ² w ^a	yellow ² -white apricot	Cuerpo de color amarillo con cerdas negras y ojos de color rosa amarillento.
y ² v	yellow vermillion	Cuerpo color amarillo con cerdas negras y ojos de color bermellón.
bw	brown	Color de los ojos pardo-vino, que llega a enrojecer con los años; dá ojos blancos cuando se combina con <u>cn</u> y con <u>st</u> .
dp	dumpy	Alas reducidas a dos tercios de la longitud normal. Cerdas y pelos torácicos distribuidos desigualmente.
b vg	black vestigial	El cuerpo, tarsos y venas son negros; alas y balancines muy reducidos.
b cn/bw	black-cinnabar brown	El cuerpo, tarsos y venas son negros. Los ojos son blancos por la interacción de <u>bw</u> con <u>cn</u> .
e	ebony	Color del cuerpo gradualmente hacia el negro en el adulto; las larvas con espiráculos comparables al silvestre.
st	scarlet	Ojos color rojo brillante hacia rojo en los adultos; los ocelos sin color.
ey ²	eyeless	Tamaño de ojos variable, de cero a casi silvestre, generalmente reducidos en su tamaño al 50%.
se ss	sepia spineless	Ojos de color sepia y cerdas reducidas.
bw;st	brown scarlet	Ojos blancos por la combinación de <u>bw</u> con <u>st</u> .

A

B

$\frac{y}{O} + M$	+M	w	w ^a	yw	y ² w ^a	y ² v	bw	dp	b vg	b cn bw	e	st	se ss	e y ²	bwst
+M	15	11.4	9.1	133	11.4	11.2	9	5.6	3.1	9.7	13.9	18.2	7.9	2.5	9.9
w	10.8	1245													
w ^a	2.3		1.5												
yw	0.3			8.1											
y ² w ^a	7.7				12.8										
y ² v	9.9					122									
bw	11.2						15.5								
dp	1.4							0.4							
b vg	0.3								5.4						
b cn bw	7.3									5.7					
e	1.7										0				
st	13.4											15			
se ss	0.9												6.2		
e y ²	5.2													2.5	
bwst	8.3														11.9

C

Cuadro de concentración de los valores promedio por cada experiencia.

El valor promedio de silvestre (+) es el producto de 30 repeticiones, los restantes, de 10 repeticiones.

RESULTADOS Y DISCUSION

Con el objeto de apreciar la relación entre los resultados y la discusión se reúnen en una sola sección dado que esto facilita la comprensión integrada del trabajo.

Se utilizaron varios instrumentos para evaluar las diferencias entre D.melanogaster y algunos de sus mutantes. La intención de agruparlos por características anatómicas que presentan variación debida a una o varias mutaciones, era la de demostrar, en forma visible, la influencia de las diferentes mutaciones en el comportamiento de cortejo y el resultado -- del aislamiento sexual.

Bastock (1956), concluye en su trabajo acerca del mutante yellow y silvestre, que los machos mutantes tiene poco éxito en la fecundación de las hembras, debido, entre otros factores, a la modificación del cortejo en algunas de sus partes, como la orientación, vibración, etc.

Bösiger (1957), demostró que la relación entre los mutantes vermillion y cinnabar, en lo referente al porcentaje de fertilidad en las combinaciones que hizo de ellos eran:

	vermillion♂ x vermillion♀	vermillion♂ x cinnabar♀	cinnabar♂x vermillion♀	cinnabar♂ x cinnabar♀
Parejas probadas	200	302	200	325
Porcentaje fertilidad	61.0	80.1	54.0	73.8

Para la interpretación de los datos hay otro experimento del mismo autor (Bösiger, 1967), en el cual se agrupan machos y hembras y se registra el porcentaje de cópulas a través del tiempo:

Tiempo (min.)	vermillion♀ x vermillion♂	vermillion♀ x cinnabar♂	cinnabar♀ x vermillion♂	cinnabar♀ x cinnabar♂
0-5	12.9	48.3	0	13.0
5-10	32.3	65.5	21.1	39.1
10-15	35.5	79.3	36.8	43.5
15-20	35.5	82.8	42.1	52.2
20-25	38.7	86.2	47.4	56.5
25-30	38.7	89.7	47.4	56.5

De este y otros trabajos se tomaron algunas indicaciones como el tiempo de permanencia en las cajas de observación de las parejas a probarse. Se observó también, la preponderancia que, en muchos de los casos, tuvieron los machos de una de las líneas mutantes; de ahí que se decidió comprobar el efecto de las mutaciones en el mayor o menor éxito en el cortejo de las poblaciones estudiadas.

La bibliografía que se cita, representa las otras formas de abordaje de éste problema. En esta discusión se irán presentando los datos sobre grupos de mutaciones. Los ejemplos anteriores nos permitieron observar, sobre todo el segundo, las posibilidades de apareamiento entre líneas de mutantes de Drosophila melanogaster.

En la tabla 1 se presentan los promedios resultantes de las experiencias llevadas a cabo; en la tabla 2 se comparan los resultados promedio netos de A con silvestre, cuyo valor promedio fue de 15.

TABLA 1

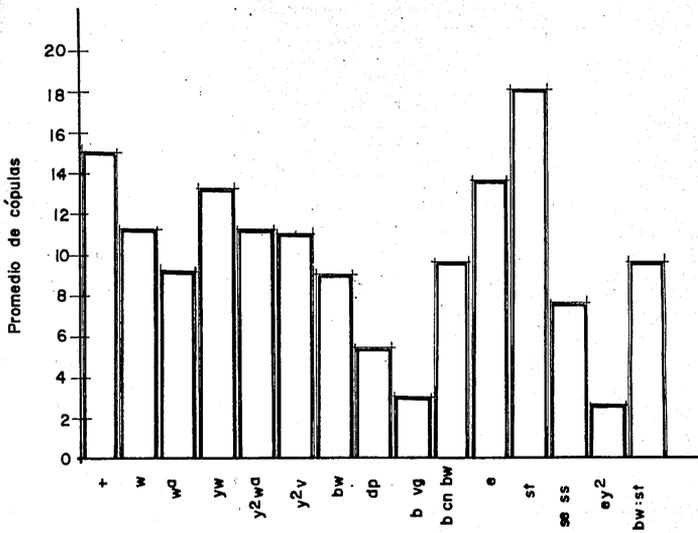
	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>
+		15	
w	11.4	12.45	10.8
w ^a	9.1	1.5	2.3
yw	13.3	8.1	0.3
y ² w ^a	11.4	12.8	7.7
y ² v	11.2	12.2	9.9
bw	9	15.5	11.2
dp	5.6	0.4	1.4
b vg	3.1	5.4	0.3
b cn/bw	9.7	5.7	7.3
e	13.9	0	1.7
st	18.2	15	13.4
se ss	7.9	6.2	0.9
ey ²	2.5	2.5	5.2
bw;st	9.9	11.9	8.3

Con los datos de la tabla 1 se elaboraron las gráficas 1,2,3 y 4, las 3 primeras representan, en forma simple, el promedio del número de cópulas. La gráfica 4 representa la comparación entre los promedios de A, B y C para cada uno de los mutantes comparados con silvestre.

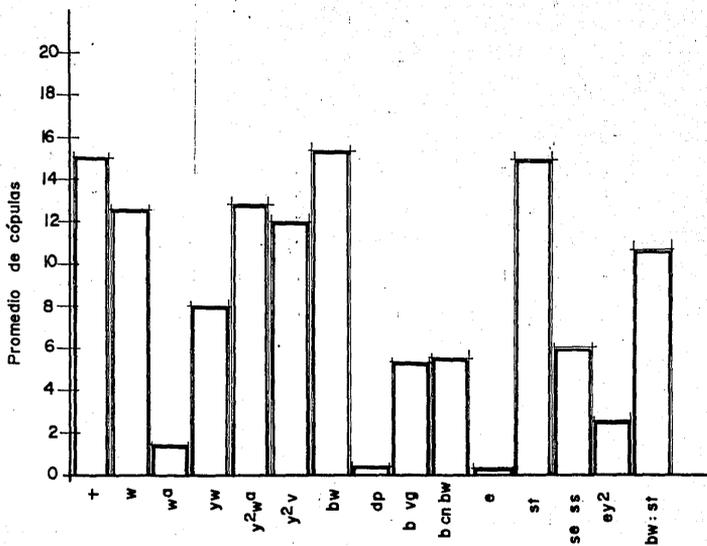
Con los datos de la tabla 1 se calcularon las diferencias entre silvestre y los mutantes en A y C y en B los resultados promedio de cada una de las cruza de mutantes con silvestre, Se aplicó la prueba de ji-cuadrada y los resultados se presentan en las siguientes tablas:

TABLA 2

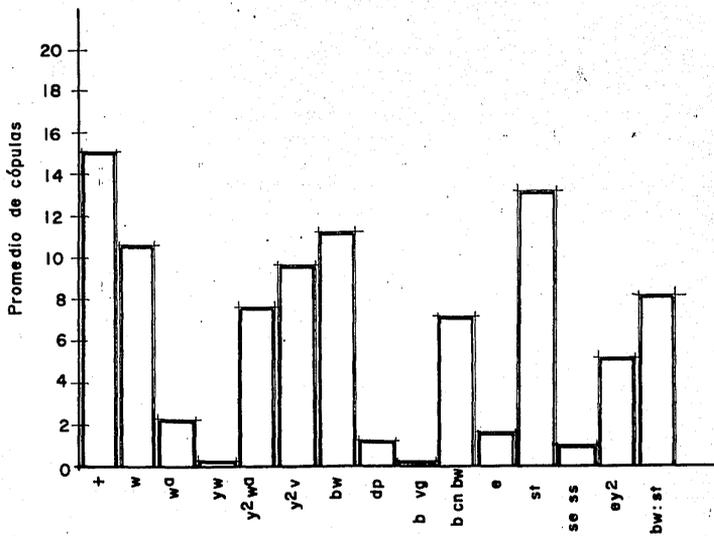
		<u>A</u>		Nivel de significación .05	
+	Machos + Hembras mut.	d	$\frac{d^2}{e}$	ji ²	se acepta
15	w 11.4	3.6	0.864	0.86	sf
15	w ^a 9.1	5.9	2.3206	2.32	sf
15	yw 13.3	1.7	0.19266	0.19	sf
15	y ² w ^a 11.4	3.6	0.8640	0.86	sf
15	y ² v 11.2	3.8	0.9626	0.96	sf
15	bw 9	6	2.4	2.4	sf
15	dp 5.6	9.4	5.890	5.8	no
15	bvg 3.1	11.9	9.440	9.4	no
15	bcn:bw 9.7	5.3	1.8726	1.8	sf
15	e 13.9	1.1	0.08066	0.08	sf
15	st 18.2	-3.2	0.6826	0.68	sf
15	sess 7.9	7.1	3.3606	3.36	sf
15	ey ² 2.5	12.5	10.4166	10.41	no
15	bw:st 9.9	5.1	1.734	1.7	sf



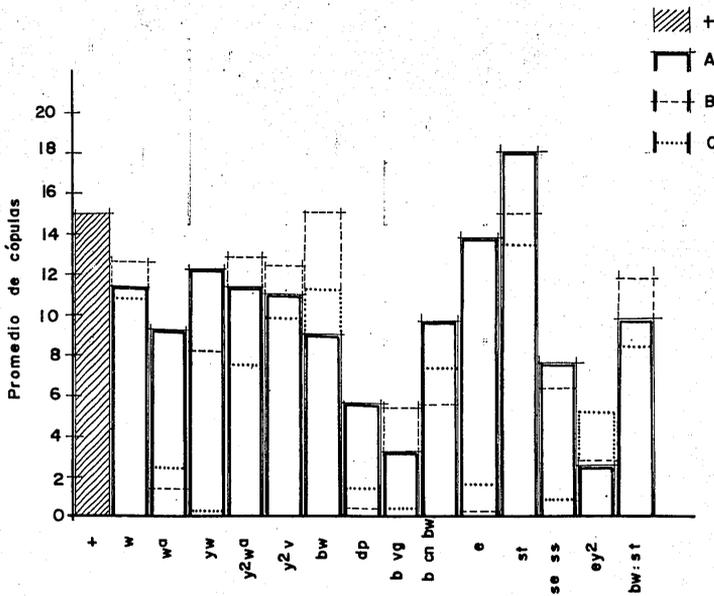
GRAFICA 1- Número promedio de cópulas para A (machos silvestres, hembras mutantes).



GRAFICA 2r Número promedio de cópulas para B (silvestre por silvestre, mutante por mutante).



GRAFICA 3- Número promedio de cópulas para C (machos mutantes, hembras silvestres).



GRAFICA 4- Comparación de las cópulas promedio en A, B y C.

Conolly, Burnet y Sewell (1969), demostraron, en múltiples experimentos, que los mutantes de Drosophila están en desventaja con el tipo silvestre, y que, con frecuencia son eliminados de la población, o bien, se reduce gradualmente su frecuencia. Esta desventaja ha sido atribuida a un menor valor adaptativo en la competencia por alimento. El comportamiento es, también, un componente de ese valor y existe evidencia acerca de que esa desventaja exhibida por los genotipos mutantes es debida a modificaciones en su comportamiento de apareamiento.

Reed y Reed (1950), encontraron que los machos de w estaban en total desventaja con los machos silvestres de D.melanogaster en lo referente al cortejo

Petit (1959), encontró que los machos silvestres tenían ventaja en el cortejo sobre los machos white y Bar, y lo atribuye a la diferencia en el componente de vibración en el cortejo.

En ésta experiencia se utilizaron machos y hembras que presentaban modificaciones en cuanto a las alas, y se evalúa el resultado en comparación con otros machos y hembras tanto silvestres como mutantes.

Se aplicó χ^2 para los resultados de la tabla 2, lo mismo en las tablas 3 y 4, lo cual nos da los resultados de las diferencias entre estas combinaciones.

TABLA 3

B Nivel de significación .05

E	O	d	$\frac{d^2}{E}$	ji^2	se acepta
15	w 12.45	2.55	0.4335	0.43	sf
15	w ^a 1.5	13.5	12.1550	12.15	no
15	yw 8.1	6.9	3.1740	3.17	sf
15	y ² w ^a 12.8	2.2	0.32266	0.32	sf
15	y ² v 12.2	2.8	0.52266	0.52	sf
15	bw 15.5	-0.5	0.01666	0.01	sf
15	dp 0.4	14.96	223.80	14.95	no
15	bvg 5.4	9.6	6.144	6.14	no
15	bcn:bw 5.7	9.3	5.766	5.76	no
15	e 0	15	225	15	no
15	st 15	0	0	0	sf
15	sess 6.2	8.8	5.16266	5.16	no
15	ey ² 2.5	12.5	10.41666	10.41	no
15	bw:st 11.9	3.1	0.64066	0.64	sf

TABLA 4

C Nivel de significación .05

	Machos mut. Hembras +	d	$\frac{d^2}{E}$	ji^2	se acepta
15	w 10.8	4.2	1.176	1.17	sí
15	w ^a 2.3	12.7	10.752	10.7	no
15	yw 0.3	14.7	14.406	14.40	no
15	y ² w ^a 7.7	7.3	3.552	3.5	sí
15	y ² v 9.9	5.1	1.734	1.7	sí
15	bw 11.2	3.8	0.9626	0.96	sí
15	dp 1.4	13.6	12.330	12.3	no
15	bvg 0.3	14.7	14.406	14.4	no
15	bcn:bw 7.3	7.7	3.952	3.95	no
15	e 1.7	13.3	11.792	11.7	no
15	st 13.4	1.6	0.1706	0.17	sí
15	sess 0.9	14.1	13.254	13.2	no
15	ey ² 5.2	9.8	6.4026	6.4	no
15	bw:st 8.3	6.7	2.9926	2.9	sí

En la tabla 2, en el caso de A, notamos que la influencia de los machos es mayor en casi todos los casos con la excepción de dummy, bvg y ey²; en dp puede deberse al efecto de vibración de las alas; similar interpretación se dá para bvg, en el caso de ey² solo podemos asumir la influencia que tienen las mutaciones en otras funciones. Ewing y Manning (1967), asumen que no es posible pensar que las modificaciones del comportamiento sean debidas solamente a un cambio en los pigmentos visuales, sino que, las mutaciones pigmentarias podrían tener un efecto pleiotrópico que afectara el comportamiento sexual del macho. En general, en A la aceptación de los machos por las hembras es alta, lo cual era de esperarse.

En la tabla 3, en B, ji^2 se aplica considerando el número promedio de 15 para silvestre como lo esperado, y los valores promedio obtenidos para cada uno de los mutantes, como lo observado. Consideremos aquí lo siguiente: w, yw, y²w^a, y²v, bw, st, bw;st entran en lo aceptable para la muestra utilizada. Esto podría significar que la influencia de las mutaciones no es tan marcada, si bien, esta es solo una comparación estadística; notamos que, al igual que en A, dp, ey² y bvg quedan fuera de lo aceptado en el nivel de significancia establecido. La explicación es la misma que en A.

En la tabla 4 se presentan los valores de ji^2 cuando se utilizaron machos mutantes y hembras silvestres, en éste caso, los elementos de selección son marcados, tanto para los mu-

tantes dp, bvg y ey² como para otros que en A no habían tenido relevancia y en B tuvieron valores aceptables.

Por éstos resultados notamos que A y C dan prácticamente situaciones opuestas en muchos casos, dependiendo de las condiciones de competencia de los machos utilizados y de todos los elementos que intervienen en la competencia sexual. Petit (1959).

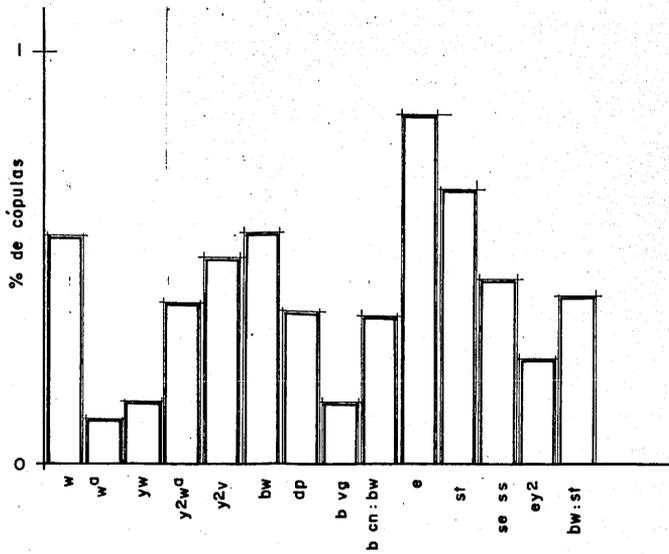
Con los valores de la tabla 1 se elaboró la tabla 5, en la cual se presentan los datos en forma de porcentajes. Al tener 20 parejas por cada repetición, se consideró 20 como el 100% de posibles cópulas; se nota que en B para el mutante bw hay un porcentaje mayor que el silvestre, a excepción de éste, los valores de los demás están por debajo, incluyendo un valor de cero para e, el que suponemos efecto metodológico respecto a la hora del día en la cual se efectuaron las observaciones (12 a 14 hrs. aprox.). En general, como era de esperarse, los valores de A son mayores que los de C, si bien, en promedio, encontramos en B los valores más constantes. Es importante, en éste análisis porcentual, ver, en cada caso, por mutante los resultados que aparentemente son contradictorios o demostrativos; los ejemplos son los siguientes: w^a en el cual vemos que A es mayor que B y C; ésto es importante debido a que la mutación no afecta las características indicadas por varios autores como directamente responsables de cambios en el cortejo; lo mismo ocurre para yw en el cual se observa la casi nula aceptación de las hembras silvestres por

los machos (1.5). El siguiente caso destacado es el de e, en éste en A dá un valor muy alto (69.5) comparado con B (0) y con C (8.5).

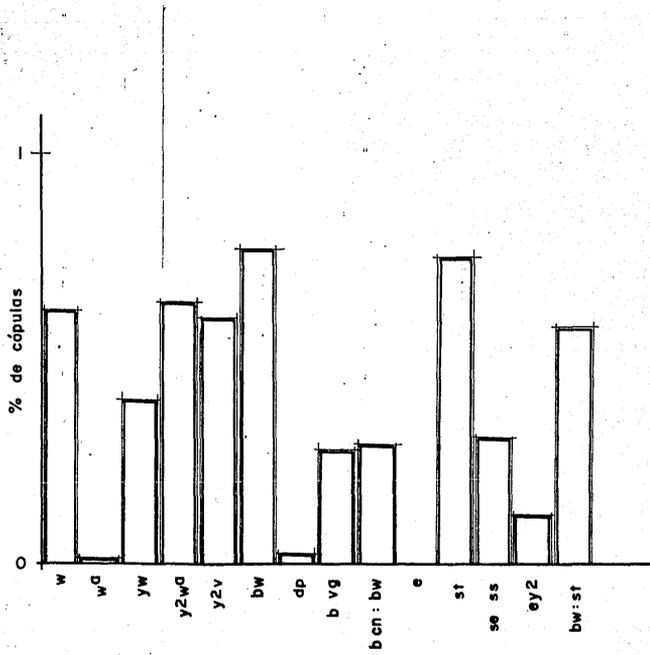
La siguiente presentación es la de los datos netos transformados en porcentajes, considerando el número de 20 cópulas como el 100% en la tabla 5 se presentan los resultados para A, B y C, y en las gráficas 5,6 y 7 su representación en forma de columnas; en esta misma forma se presenta, en la gráfica 8, la comparación de A, B y C.

TABLA 5

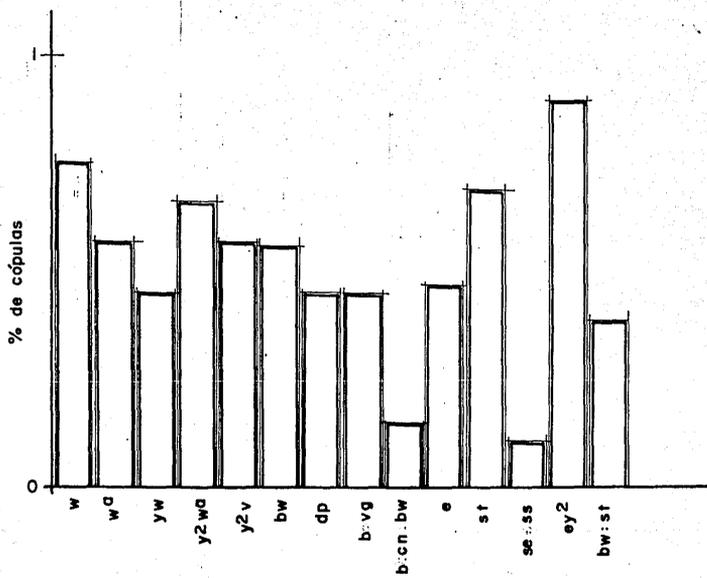
	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>
+		75.25	
w	57	62.5	54
w ^a	45.5	7.5	11.5
yw	66.5	40.5	1.5
y ² w ^a	57	64	38.5
y ² v	56	61	49.5
bw	45	77.5	56
dp	28	2.0	7.0
bvg	15.5	27	1.5
b cn/bw	48.5	28.5	36.5
e	69.5	0	8.5
st	91	75	67
se ss	39.5	31	4.5
ey ²	12.5	12.5	26
bw;st	49.5	59.5	41.5



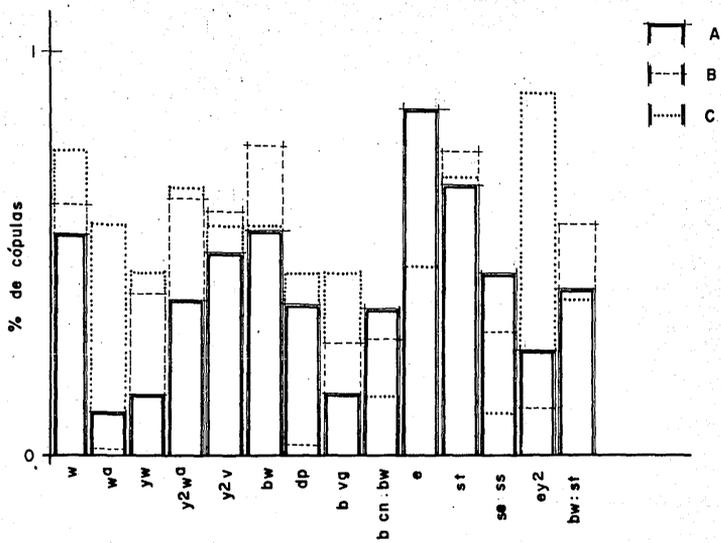
GRAFICA 5: Porcentaje de cópulas en A con respecto a +/-.



GRAFICA 6r Porcentaje de cópulas en B con respecto a +/+.



GRAFICA 7- Porcentaje de cópulas en C con respecto a +/+



GRAFICA B- Comparacion del porcentaje de cópulas entre A, B y C.

En st se nota la homogeneidad de los valores en A, B y C, en los demás casos no hay nada excepcional o fuera de lo esperado.

Como fué expresado en los resultados, con los porcentajes se aplicó el índice de aislamiento de Stalker (Ehrman y Parsons, 1976). La diferencia esencial reside en el objeto para el cual fué desarrollado éste índice, en el caso de los trabajos sobre el particular de Sturtevant en 1915, (Ehrman y Parsons (1976) hasta los más recientes de Magalhaes y Querubim (1974), pasando por los de Bateman (1949), Levene (1949), Merrell (1950), Barker (1962), etc., el índice se aplica para los casos de cruzamiento homogámico y heterogámico y se considera, en unos, la inseminación, y en otros, la descendencia como las medidas a registrar. Petit (1955), desarrolla un tratamiento diferente en el cual el coeficiente de aislamiento sexual se define como la probabilidad para una hembra, de ser fecundada por un macho silvestre o un mutante, y se representa en la forma siguiente:

$$K = \frac{P q}{Q p}$$

donde p es la frecuencia de machos w en la población de machos; q la de machos silvestres; P la frecuencia de hembras fecundadas por un macho w; y Q la frecuencia de hembras fecundadas por un macho silvestre.

Es necesario recordar que el objeto de éste experimento es demostrar que significado dentro de una población tienen las mutaciones o sea, que tan cerca o lejos están de silvestre; en éste punto se utilizó la clasificación de Spieth (1968) tomándose el primer tipo

Tomando los porcentajes como punto de partida, se transformaron en índices de aislamiento; éstos tienen como base la fórmula siguiente:

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

en donde $b_{1,2}$ representa el índice de aislamiento total; $P_{1,1}$ y $P_{1,2}$ representan el tipo de cruce, homogámica o heterogámica.

Este cálculo fue propuesto por Stalker en 1942. Se utilizan modificaciones a la fórmula dependiendo del aislamiento que se esté analizando; en la discusión se amplía la información. Es necesario aclarar que al modificar la fórmula para A se invierte el índice b de $b_{1,2}$ a $b_{2,1}$ modificándose en éste mismo sentido en la ecuación. Es importante hacer notar que, mo modificada o no la ecuación, la diferencia es insignificante. Ehrman y Parsons (1976).

El índice de aislamiento (Levene, 1949), se considera de +1 para el aislamiento total, cero cuando no hay aislamiento y de -1 para el aislamiento negativo, ésto significa cruces so lo entre líneas distintas. Para abundar en ésto, Bateman (1949, considera que si todos los apareamientos son dentro de la línea, el índice es 1; si son entre las líneas es de -1, y si se dan por igual, es de cero.

En la tabla 6 se presentan los índices de aislamiento. El primer caso a considerar es el de los genotipos silvestres en

los cuales el valor es cero, esto es, que no hay aislamiento, considerando que, aparte de los valores, es la población que sirve como base para hacer las comparaciones

En B observamos un hecho sobresaliente: el valor de bw negativo y el de w^a como de gran aislamiento; el resto de los fn índices oscilan entre el de st de 0.001 a 0.47 en bvg como el mayor. Exceptuando a bw, todos los valores son positivos, en esto hay una tendencia variable al aislamiento dependiendo de la mutación o mutaciones.

En A encontramos índices que van desde 0.06 hasta 0.65, todos positivos, lo cual indica una aceptación de las hembras mutantes hacia los machos silvestres.

TABLA 6

INDICES DE AISLAMIENTO

	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>
+		0.0	
w	0.13	0.09	0.16
w ^a	0.24	0.81	0.73
yw	0.06	0.30	0.96
y ² w ^a	0.13	0.08	0.32
y ² v	0.14	0.01	0.20
bw	0.25	-0.01	0.14
bvg	0.65	0.47	0.96
b cn/bw	0.21	0.45	0.34
e	0.03	0	0.79
st	0.09	0.001	0.05
se ss	0.31	0.41	0.88
bw;st	0.20	0.11	0.28

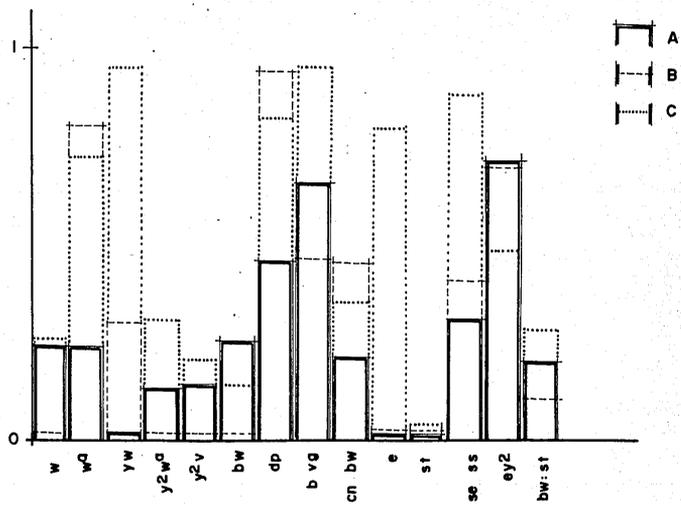
En la gráfica 9 se resumen y comparan los índices de aislamiento de la tabla anterior, haciendo notar lo siguiente: que los valores de A, B y C se comparan para cada uno de los mutantes.

Los índices de aislamiento se utilizaron para calcular el análisis de varianza, obteniéndose los datos que se presentan en la tabla 7.

TABLA 7
ANALISIS DE VARIANZA

	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>
Desviación estandar	.2653	.2516	.2128
Media	.4278	.3191	.5041
Varianza	.0657	.0590	.0422
Límite superior	.69	.57	.72
Límite inferior	.16	.06	.29

En C el fenómeno es inverso y vá desde un valor muy bajo para st hasta un casi total aislamiento en yw y b vg con 0.96 .



GRAFICA 9- Diagrama de los índices de aislamiento para A, B y C.

En C el fenómeno es inverso, y vá desde un valor muy bajo pa
ra st hasta un casi total aislamiento en yw y b vg con 0.96.

En la tabla 7 se hace un análisis de varianza de A, B y C.
Hay casos peculiares que es necesario destacar, por ejemplo:
en B y C los valores tan altos de w^a; en e para A y B los va
lores muy bajos y en st los valores bajos para cualquiera de
las formas.

Con los índices de aislamiento se calcularon los coeficien
tes de correlación r para los totales, comparando A por C,
B por A y B por C; aparte de los totales, se compararon las
mismas combinaciones para las características que a continua
ción se enuncias:

- 1.- Color de ojos (w, w^a, st, bw)
- 2.- Cuerpo, ojos (yw, y²w^a, y²v)
- 3.- Color cuerpo (b vg, e)
- 4.- Tamaño ojos (ey²)
- 5.- Tamaño alas (dp)
- 6.- Ojos blancos (b cn/bw, bw;st)

Es de hacerse notar que el punto 4 no fue posible llevarlo a
cabo por dificultades técnicas, por lo que la tabla de corre
lación se presenta con los datos para 1,2,3,5 y 6.

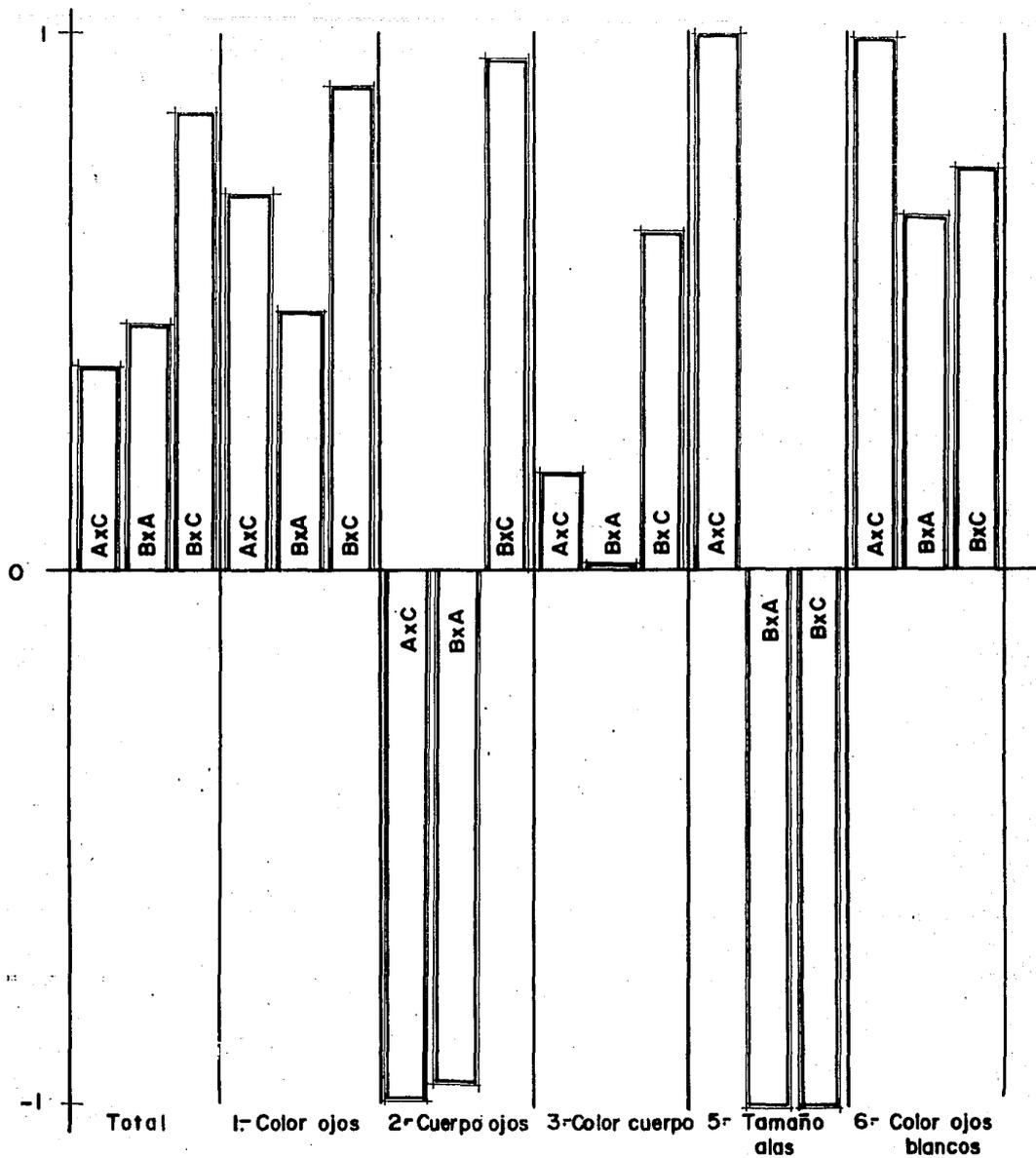
En la gráfica 10 se presentan los diagramas de los coeficien
tes de correlación comparando las combinaciones representadas

TABLA 8

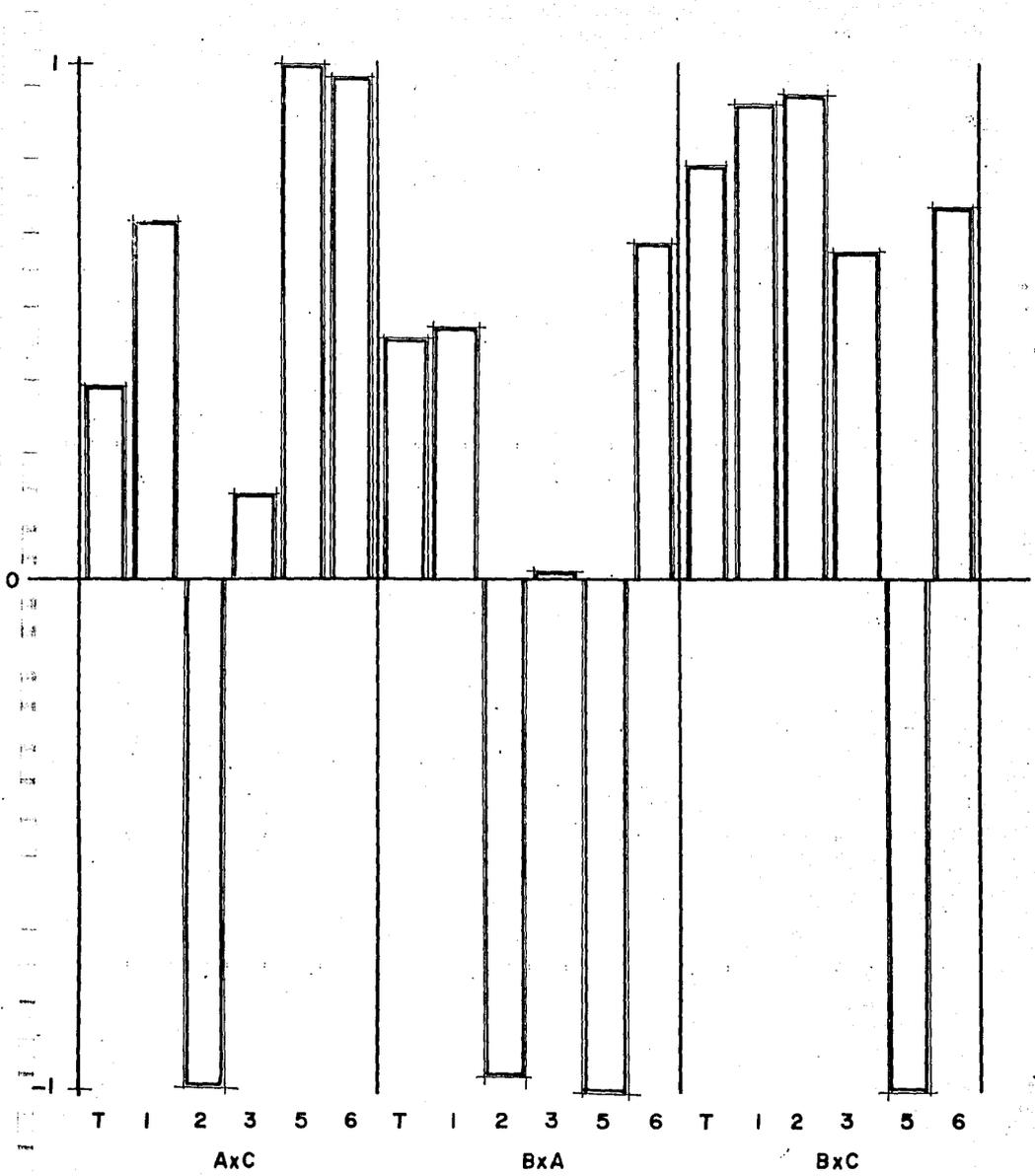
COEFICIENTES DE CORRELACION

	TOTAL			1.-Color ojos			2.-Cuerpo ojos		
	AxC	BxA	BxC	AxC	BxA	BxC	AxC	BxA	BxC
\bar{y}	47.21	48.64	28.78	54	62	39.08	59.83	59.83	29.83
\bar{x}	28.28	39.17	39.17	39	52.16	52.16	29.83	55.16	55.16
P.U.	1.638	1.24	.7342	1.39	1.20	.7492	.4986	1.08	.5407
r	.3790	.4666	.8065	.6973	.4706	.9150	-.99	-.97	-.94

	3.-Color cuerpo			5.-Tamaño alas			6.-Color ojos blancos		
	AxC	BxA	BxC	AxC	BxA	BxC	AxC	BxA	BxC
\bar{y}	52.16	52.16	22.66	21.75	21.75	4.25	51.66	51.66	45.00
\bar{x}	22.66	36.83	36.83	4.25	14.5	14.5	44.00	50.16	50.16
P.U.	2.30	1.4162	.6153	5.11	1.5	.2931	1.1742	1.029	.8970
r	.1716	.0125	.6358	1	-1	-1	.9850	.6527	.7442



GRAFICA 10- Diagrama de barras de los coeficientes de correlación r .



GRAFICA 11- Diagrama de barras de los coeficientes de correlación r .

en la tabla 8. En la gráfica 11 se comparan los diagramas de AxC, BxA y BxC para el total y los cinco grupos de características consideradas.

En el total, AxC tiene $r=0.3790$, BxA=0.4666 y BxC=0.8065. En contramos que en el primero y segundo caso la correlación no tiene gran variación pero en BxC, r indica tendencia al aislamiento y una correlación positiva alta.

Al separar por características, se pretende valorar cada una de las modificaciones o de las combinaciones y su influencia en el mayor o menor éxito en el apareamiento.

En el número 1, el color de los ojos influye de manera regular. En AxC 0.6973 y en BxA 0.4706; en BxC $r=0.9150$, esto representa un alto aislamiento.

En 2, cuerpo-ojos, los índices son altos y negativos para las tres combinaciones, por lo que se puede considerar que solo entre líneas distintas se dá esta característica.

En el color de cuerpo 3, el mas alto, como es de esperarse, es BxC con 0.6358 y en AxC y BxA los índices son positivos y pequeños, por lo que, tentativamente, se puede concluir que esta característica influye en el cortejo de manera relativa.

Para el número 5, tamaño de alas, los resultados son los siguientes: $AxC=1$ y para los dos restantes -1 . La correlación positiva, en este caso AxC , indica la influencia de la vibración de las alas en el cortejo, Bastock (1967). Los coeficientes de correlación negativos confirman estos datos de manera determinante.

Como resultado de diferentes combinaciones genéticas tenemos ojos blancos, en AxC $r=0.9850$, en BxA $r=0.6527$ y en BxC $r=0.7442$; son de esperar estos resultados considerando la posibilidad de que esta mutación no tenga ningun otro efecto en el comportamiento. Se puede pensar que la variación sería normal en esta muestra de población.

Los coeficientes de correlación no son determinantes en forma alguna, corresponden a los valores totales, de igual manera que los índices de aislamiento, sin embargo, en esta última parte, podemos distinguir las diferencias entre los caracteres considerados y su estimación como índices de aislamiento y correlaciones.

Con base en la tabla 6 que presenta los índices de aislamiento, se aplicó la prueba complementaria llamada índice de aislamiento relacionado (J.I.I. Join Isolation Index), Bateman (1949), en el cual se considera el promedio entre dos valores de $b_{1,2}$ y $b_{2,1}$ con la fórmula siguiente:

$$b_{1y2} = \frac{b_{1,z} + b_{2,1}}{2}$$

Con los datos obtenidos se compararon las combinaciones ya conocidas: AxC, AxB y BxC, y los resultados se presentan en las tablas 9, 10 y 11.

En la tabla 9, los valores mas interesantes son los que corresponden a st 0.07 y el mas alto que fue de 0.80 para b vg, tenemos, con este índice, una medida relativa de la relación a nivel de cada mutante; no es de gran precisión considerando que en algunos casos sería engañosa, por ejemplo: en yw que en C=0.96 y en A=0.06; no es así en otros casos como en st, en el cual la diferencia entre A y C es insignificante, 0.02 .

En las tablas 10 y 11 los resultados refuerzan las apreciaciones de esta discusión.

Los datos tratados en el sistema interactivo de análisis bioestadístico (apéndice), confirman las conclusiones aquí presentadas. En la comparación de las varianzas para los porcentajes I, los resultados apoyan la igualdad en las correlaciones anteriores. La prueba de F para igualdad de las varianzas y la hipótesis nula no rechazada, nos indican la similitud de la población.

TABLA 9

INDICE DE AISLAMIENTO RELACIONADO. BATEMAN (1949).

$$\text{I.A.R.}^b \text{ } ^1y_2 = \frac{b_{1,2} + b_{2,1}}{2}$$

INDICES DE AISLAMIENTO

	<u>A</u>	<u>C</u>	I.A.R.
w	.13	.16	0.14
w ^a	.24	.73	0.48
yw	.06	.96	0.51
y ² w ^a	.13	.32	0.22
y ² v	.14	.20	0.17
bw	.25	.14	0.19
dp	.45	.82	0.63
b ^a vg	.65	.96	0.80
b ^a cn/bw	.21	.34	0.27
e	.03	.79	0.41
st	.09	.05	0.07
se ^a ss ^a	.31	.88	0.59
ey ²	.71	.48	0.59
bw;st	.20	.28	0.24

TABLA 10

INDICE DE AISLAMIENTO RELACIONADO. BATEMAN (1949).

$$\text{I.A.R. } b_{1y2} = \frac{b_{1,2} + b_{2,1}}{2}$$

INDICES DE AISLAMIENTO.

	<u>A</u>	<u>B</u>	I.A.R.
w	.13	.09	0.11
w ^a	.24	.81	0.525
yw	.06	.30	0.18
y ² w ^a	.13	.08	0.10
y ² v	.14	.010	0.07
bw	.25	.014	0.13
dp	.45	.94	0.69
b _v yg	.65	.47	0.56
b _v cn/bw	.21	.45	0.33
e	.03	1.0	0.515
st	.09	.001	0.0455
se;ss	.31	.41	0.36
ey ²	.71	.71	0.71
bw;st	.20	.11	0.155

TABLA 11

INDICE DE AISLAMIENTO RELACIONADO. BATEMAN (1949).

$$\text{I.A.R. } b_{1y2} = \frac{b_{1,2} + b_{2,1}}{2}$$

INDICES DE AISLAMIENTO.

	<u>B</u>	<u>C</u>	I.A.R.
w	.09	.16	0.125
w ^a	.81	.73	0.77
yw	.30	.96	0.63
y ² w ^a	.08	.32	0.20
y ² v	.010	.20	0.105
bw	.014	.14	0.077
dp	.94	.82	0.88
b;yg	.47	.96	0.715
b.cn/bw	.45	.34	0.395
e	1.0	.79	0.895
st	.001	.05	0.0255
se;ss	.41	.88	0.645
ey ²	.71	.48	0.595
bw;st	.11	.28	0.195

En II las varianzas son iguales, y como era de esperarse, las medias son diferentes y se rechaza la hipótesis nula. En III no hay diferencia entre las muestras probadas.

En los índices de aislamiento se repiten los resultados anteriores, es decir, que la relación entre A y C se rechaza, y en consecuencia, las situaciones son distintas en cuanto a la influencia que tienen los machos y las hembras en el aislamiento.

La prueba de t correlacionada se corresponde, en la presentación de datos, con las tablas de la VII a la XII, no variando, ya que partimos de la misma información.

Los resultados encontrados guardan relación con los de Mizuguchi (1978), quién encontró un aislamiento parcial entre el mutante yw y silvestre de D.melanogaster realizando 3 experimentos: en el primero estimaron el porcentaje de cruzamientos utilizando cruza recíprocas entre yw y silvestre; en la segunda parte calcularon el índice de aislamiento relacionado, y en la tercera, realizan réplicas de los experimentos, concluyendo con una revisión de los resultados de otros autores comparados con los propios.

Spiess Y Kruckeberg (1980), analizan diferentes mutantes de color de ojos con el objeto de establecer las bases del --

comportamiento para el avance del apareamiento en machos extraños. Los mutantes utilizados fueron bw y st. Primeramente realizaron experimentos de elección múltiple, en los cuales los machos presentan variación de rojo a naranja en el color de los ojos; al mismo tiempo, analizan la influencia de las mutaciones en algunos componentes del cortejo.

Geer y Green (1962), analizan el efecto que tiene el color de los ojos en el cortejo utilizando, alternativamente, un medio luminoso y oscuro. Los machos con los ojos más pigmentados tuvieron mayor éxito en el apareamiento. En la obscuridad, el apareamiento fue al azar. No se observó efecto fenotípico o genotípico de las hembras hacia la selección de los machos. Sus experimentos hacen énfasis en el hecho de que el apareamiento selectivo puede ser importante en su influencia de la composición génica de las poblaciones.

En D.melanogaster el estímulo visual es importante en la selección de las hembras hacia los machos.

Elens (1965), analiza el aislamiento sexual entre silvestre, ebony y black de acuerdo al método de elección múltiple, y los resultados se analizan por χ^2 . La observación directa mostró que no hay aislamiento sexual entre estas líneas y el silvestre, pero que si hay notables diferencias en la actividad sexual y motriz de los machos de los tres genotipos.

Crossley y Zuill (1970), concluyen que algunas anomalías en el cortejo son buenas indicadores de una deficiente visión. La mutación puede influir sobre el efecto de la fototaxia o el cortejo o ambos, sin cambio en el sistema visual, por ejemplo, cambiando la actividad. Sugieren que se pueden identificar mutantes del comportamiento con defectos en su sistema visual y hacer análisis más completos que la sola medida fototáctica.

Barker (1971), afirma que hay diferencias en la variación en el grado de aislamiento dependiendo del método que se utilice, y que se han obtenido resultados conflictivos sobre éste particular.

Finalmente, Mayr (1971), afirma que una sola mutación puede influir en el éxito de cruzamiento entre los portadores, o en el grado de aislamiento sexual cuando es determinado por varios genes, pero varía cuando es transferido a conjuntos génicos diferentes.

CONCLUSIONES

Considerando la discusión de los resultados se presentan las siguientes conclusiones:

- 1.-Se observa una marcada diferencia en la influencia de las variaciones de los componentes genéticos en el comportamiento.
- 2.-Se confirma la relación entre machos y hembras considerando las mutaciones presentadas por los machos con modificaciones en las alas tienen, en general, menos éxito en el cortejo; en forma similar estos resultados, en cuanto a diferentes mutaciones se refiere, apoyan o coinciden con lo reportado por diversos autores.
- 3.-Es posible utilizar el índice de aislamiento como un instrumento de análisis de los cambios en el comportamiento.
- 4.-Es posible analizar estadísticamente los valores de estos experimentos e interpretarlos desde el punto de vista de la genética del comportamiento.

PERSPECTIVAS

Dentro de éste proyecto se contemplan varias posibilidades:

- 1.-Análisis de las relaciones de aislamiento sexual entre mutantes con el objeto de conocer las diferencias entre ellos y comparar las con las líneas de mutantes puros.
- 2.-Experimentos de selección sexual, fertilidad, viabilidad, etc. con las líneas de mutantes y silvestres.
- 3.-Trabajos sobre condicionamiento y respuestas a diferentes estímulos como luz, gravedad, etc.; así como la influencia de estímulos supranormales en respuestas de machos hacia hembras.
- 4.-Diferencias bioquímicas analizadas por electroforesis en poblaciones cuyas diferencias morfológicas no expliquen el aislamiento y la selección sexual diferentes.
- 5.-El aislamiento y la selección sexual en mutantes del comportamiento inducidos por medios diversos: químicos, radiación, etc.
- 6.-Estudio de mutantes de la actividad locomotora.
- 7.-Aislamiento de mutantes anatómicos del cerebro detectados por medios histológicos e histoquímicos; mutaciones que se reflejan en el comportamiento.
- 8.-Análisis poblacional de la variación geográfica en diferentes especies de Drosophila melanogaster o en otras especies del género, en referencia especial al aislamiento geográfico, o bien, a los arreglos cromosómicos, etc.

Otra forma de análisis fué realizada con los porcentajes y con los índices de aislamiento; éste análisis fue realizado en la unidad de computación de la Facultad de Medicina, U.N.A.M.

Sistema interactivo de análisis bioestadístico.

Los porcentajes están representados, en adelante, por las siguientes letras y números: A (1), B (2) y C (3); los índices de aislamiento serán: A (4), B (5) y C (6).

	PORCENTAJES	Nivel de significancia .05
	A(1)	B(2)
Media Aritmética	50.41667	41.58333
Varianza	452.92551	784.19348
Desviación estandar	21.28205	28.00345
Error estandar	5.49500	7.23046

Prueba F para igualdad de varianzas.

F calculada 1.73140

Nivel de significación asociado 0.15799

Las varianzas son iguales

Prueba T para igualdad de medias.
T calculada 0.97267
Grados de libertad 28
T de tablas 2.05500
La H_0 no se rechaza

I

	A(1)	C(3)	
Media aritmética	50.41667	31.91667	
Varianza	452.92551	633.19348	
Desviación estándar	21.28205	25.15334	
Error estándar	5.49500	6.49715	II

Prueba F para igualdad de varianzas.
F calculada 1.39801
Nivel de significación asociado 0.26902
Las varianzas son iguales
Prueba T para igualdad de medias
T calculada 2.17410
Grados de libertad 28
T de tablas 2.05500
La H_0 se rechaza.

	B(2)	C(3)	
Media aritmética	41.58333	31.91667	
Varianza	784.19348	633.19348	
Desviación estándar	28.00345	25.16334	III
Error estándar	7.23046	6.49715	

Prueba F para igualdad de varianzas

F calculada 1.23847

Nivel de significación asociado 0.34684

Las varianzas son iguales.

Prueba T para igualdad de medias

T calculada 0.99444

Grados de libertad 28

La H_0 no se rechaza.

INDICES DE AISLAMIENTO

	A(4)	B(5)	
Media aritmética	0.25133	0.35967	
Varianza	0.04436	0.12941	
Desviación estándar	0.21061	0.35974	IV
Error estándar	0.05438	0.09288	

Prueba F para igualdad de varianzas

F calculada 2.91767

Nivel de significación asociado 0.02714

Las varianzas son diferentes.

Prueba T para igualdad de medias

T calculada 1.00652

Grados de libertad 28

Continúa IV

T de tablas 2.06500

La H_0 no se rechaza.

	A(4)	C(6)
Media aritmética	0.25133	0.47400
Varianza	0.04436	0.12081
Desviación estándar	0.21061	0.34758
Error estándar	0.05438	0.08974

V

Prueba F para igualdad de varianzas

F calculada 2.72372

Nivel de significación 0.03544

Se rechaza la igualdad de las varianzas

Prueba T para igualdad de medias

T calculada 2.12197

Grados de libertad 28

T de tablas 2.06500

La H_0 se rechaza.

	B(5)	C(6)	
Media aritmética	0.35967	0.47400	
Varianza	0.12941	0.12081	
Desviación estándar	0.35974	0.34758	VI
Error estándar	0.09288	0.08974	

Prueba F para igualdad de varianzas

F calculada 1.07121

Nivel de significación asociada 0.44984

Las varianzas son iguales.

Prueba T para igualdad de medias

T calculada 0.88522

Grados de libertad 28

T de tablas 2.05500

La H_0 no se rechaza

PRUEBA DE t CORRELACIONADA

Nivel de significación .05

	A(1)	B(2)	Diferencias
Medias	50.4167	41.5833	8.8333

Grados de libertad 14

t 1.38220

Nivel obtenido 0.09308

VII

Nivel deseado 0.05000

La H_0 no se rechaza.

	A(1)	C(3)	Diferencias
Medias	50.4167	31.9167	18.5000

Grados de libertad 14

t 3.13540

Nivel obtenido 0.00363

VIII

Nivel deseado 0.05000

La H_0 se rechaza

	B(2)	C(3)	Diferencias
Medias	41.5833	31.9167	9.6667

Grados de libertad 14

t 2.35564

Nivel obtenido 0.01598

IX

Nivel deseado 0.05000

La H_0 se rechaza.

	A(4)	B(5)	Diferencias
Medias	0.2513	0.3597	-0.1083

Grados de libertad 14

t 1.23241

Nivel obtenido 0.11836

X

Nivel deseado 0.05000

La H_0 no se rechaza

	A(4)	C(6)	Diferencias
Medias	0.4740	0.2513	0.2227
	Grados de libertad 14		
	t 2.55810		
	Nivel obtenido	0.01084	XI
	Nivel deseado	0.05000	
	La H_0 se rechaza.		

	B(5)	C(6)	Diferencias
Medias	0.3597	0.4740	-0.1143
	Grados de libertad 14		
	t 1.67693		
	Nivel obtenido	0.05634	XII
	Nivel deseado	0.05000	
	La H_0 no se rechaza.		

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

BARKER, J.S.F. 1962. "Studies of selective mating using the yellow mutant of Drosophila melanogaster". Genetics, 42:623-640.

BARKER, J.S.F. 1971. "Ecological differences and competitive interaction between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans in small laboratory populations". Oecologia, 8:139-156.

BASTOCK, M. 1956. "A gene mutation which changes a behavior pattern". Evolution, 10:421-439.

BASTOCK, M. 1967. "Courtship: An ethological study". Chicago. Aldine.

BATEMAN, A.J. 1949. "Analysis of data of sexual isolation". Evolution, 3:174-177.

BENNET-CLARKE, H.C. and A.W. EWING. 1968. "The wing mechanism involved in the courtship of Drosophila". Jour. Exp. Biol. 49: 117-128.

BENZER, S. 1967. "Behavioural mutants of Drosophila isolated by counter current distribution". Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 58:1112-19.

BÖSIGER, E. 1957. "Sur l'activite sexuelle des males de plusieurs souches de D. melanogaster". C.R. Acad. Sci. pp 1419-1422.

BÖSIGER, E. 1967. "La signification evolutive de la selection sexuelle chez les animaux". Scientia, 102:207-223.

CARMODY, G., A.D. COLLAZO, Th. DOBZHANSKY, L. EHRMAN, I.S. JAFFREY, S. KIMBALL, S. OBREBSKY, S. SILAGI, T. TIDWELL and R. ULLRICH. 1962. "Mating preferences and sexual isolation within and between the incipient species of Drosophila paulistorum". Am.Midl.Nat. 68:67-82.

CONOLLY, K., B. BURNET and D. Sewell. 1969. "Selective mating and eye pigmentation: An analysis of the visual component in the courtship behavior of D.melanogaster". Evolution, 23:548-559.

CROSSLEY, S. and E. Zuill. 1970. "Courtship behavior of some D.melanogaster mutants". Nature, Vol.225 March. pp 1064-1065.

DARWIN, Ch. 1859. "The origin of species by means of Natural Selection". sixth edition 1972. Murray, London.

DOBZHANSKY, TH. and P.C. KOLLER. 1938. "An experimental study of sexual isolation in Drosophila". Biol.Zentralbl. 58:589-607.

DOBZHANSKY, TH. 1944. "Experiments on sexual isolation in Drosophila. III. Geographic strains of Drosophila sturtevanti". Proc.Nat.Acad.Sci. U.S.A. 30:335-339.

DOBZHANSKY, TH. and E. Mayr. 1944. "Experiments on sexual isolation in Drosophila. I. Geographic strains of Drosophila willistoni". Proc.Nat.Acad.Sci. U.S.A. 30:238-244.

DOBZHANSKY, TH. and G. STREISINGER. 1944. "Experiments on sexual isolation in Drosophila. II. Geographic strains of Drosophila prosaltans". Proc.Nat.Acad.Sci. U.S.A. 30:340-345.

DOBZHANSKY, TH. 1951. "Genetics and the origin of species". 3rd. edition. Columbia University Press.

DOBZHANSKY, TH., L. EHRMAN and P. A. KASTRITSIS. 1968. "Etological isolation between sympatric and allopatric species of the obscura group of Drosophila". Anim. Behav. 16, 79-87.

DOBZHANSKY, TH. and B. SPASSKY. 1969. "Artificial and natural selection for two behavioral traits in Drosophila pseudoobscura". Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 62:75-80.

DOBZHANSKY, TH., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS and J. W. VALENTINE. 1977. "Evolution". W. H. Freeman and Co. San Francisco.

EHRMAN, L. 1961. "The genetics of sexual isolation in D. paulistorum". Genetics, Vol. 46. No. 8 pp 1025-1038.

EHRMAN, L. 1962. "Hybrid sterility as an isolating mechanism in the genus Drosophila". The Quart. Rev. of Biol. Vol. 37 No. 4.

EHRMAN, L. 1964a. "Genetic divergence in M. Vetukhiv's experimental populations of Drosophila pseudoobscura. I. Rudiments of sexual isolation". Genet. Res. 5:150-157.

EHRMAN, L. 1964b. "Courtship and mating behavior as a reproductive isolating mechanism in Drosophila". Amer. Zool. 4:147-153.

EHRMAN, L. 1965. "Direct observation of sexual isolation between allopatric and between sympatric strains of the different D. paulistorum races". Evolution, Vol. 19 No. 4 pp 459-464.

EHRMAN, L., B. SPASSKY, O. PAVLOVSKY and TH. DOBZHANSKY. 1965. "Sexual selection, geotaxis and chromosomal polymorphism in experimental populations of Drosophila pseudoobscura". Evolution, 19:337-346.

EHRMAN, L. 1966. "Mating success and genotype frequency in Drosophila". Anim. Behav. 14, 332-339.

EHRMAN, L. 1967. "Further study on genotype frequency and mating success in Drosophila". Amer. Natural. 101:415-424.

EHRMAN, L. and C. PETIT. 1968. "Genotype frequency and mating success in the willistoni species group of Drosophila". Evolution, 22:649-658.

EHRMAN, L. and P. A. PARSONS. 1976. "The genetics of behavior". Sinauer Assoc. Inc. Mass. U.S.A.

ELENS, A. A. and J. M. WATTIAUX. 1964. "Direct observation of sexual isolation". Drosophila Information Service. 39:118-119.

ELENS, A. A. 1965. "Studies of selective mating using the melanistic mutants of Drosophila melanogaster". Experientia 21:1-5.

FULKER, D. W. 1966. "Mating speed in male Drosophila melanogaster: A psychogenic analysis". Science, N.Y. 153, 203-205.

GEER, B. W. and M. M. GREEN. 1962. "Genotype and mating behavior of D. melanogaster". Am. Nat. 96:175-181.

GROOSFIELD, J. 1971. "Behavioral differentiation of three races of Drosophila auraria". Jour. of Her. Vol. 62 No. 2.

HOSGOOD, S. M. W. and P. A. PARSONS. 1965. "Mating speed differences between Australian populations of D. melanogaster". Genetica, 36:260-266.

HUXLEY, J. S. 1942. "Evolution: The modern synthesis". Harper and Row. New York.

LEVENE, H. 1949. "A new measure of sexual isolation". Evolution, 3:315-321.

MAGALHAES, L.E. and M.A. QUEUBIM. 1974. "Cruzamento preferencial e cruzamento seletivo. Importancia evolutiva". Cien. e Cul. 26 (5):481-485.

MANNING, A. 1959. "The sexual isolation between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans". Anim.Behav. 7(1-2):60-65.

MAYR, E. 1942. "Systematics and the Origin of Species". Columbia Univ. Press. New York.

MAYR, E. and TH. DOBZHANSKY. 1945. "Experiments on sexual isolation in Drosophila. IV. Modification of the degree of isolation between D.pseudoobscura and D.persimilis and of sexual preferences in D.prosoltans". Proc.Nat.Acad.Sci. U.S.A. 31: 75-92.

MAYR, E. 1963. "Animal species and evolution". Harvard University Press.

MAYR, E. 1971. "Population, species and evolution". Harvard University Press. 453 pp.

MERRELL, D. 1950. "Measurement of sexual isolation and selective mating". Evolution, 4:326-331.

MILLER, D.D. and N.J. WESTPHAL. 1967. "Further evidence on sexual isolation within Drosophila athabasca". Evolution. Vol. 21 No. 3:479-492.

MIZUGUCHI, Y. 1978. "Isolamento reproductivo parcial entre duas linhagens de Drosophila melanogaster". Rev.Brasil Biol. 38(4):823-826 Rio de Janeiro.

PARSONS, P.A. and D. KAUL. 1966. "Mating speed and duration of copulation in D.pseudoobscura". Heredity, Vol.21 part 2 pp 219-225.

PARSONS, P.A. 1973. "Behavioural and ecological genetics". Clarendon Press. Oxford. G.B.

PETIT, C. 1951. "Le role de l'isolement sexuel dans l'evolution des populations de Drosophila melanogaster". Bull.Biol. France Belg. 85:392-418.

PETIT, C. 1953. "Les variations du coefficient d'isolement sexuel entre des souches isogéniques de Drosophila melanogaster". C.R. Acad.Sci.(D) (Paris) 237:203-204.

PETIT, C. 1955. "Le déterminisme génétique de l'isolement sexuel". C.R. Acad.Sci.Paris. T.241, pp 521-522.

PETIT, C. 1958. "Le déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez Drosophila melanogaster". Bull.Biol. France Belg. 92:248-329.

PETIT, C. 1959. "De la nature des stimulations responsables de la sélection sexuelle chez D.melanogaster". Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 248:3484-3485.

PETIT, C. 1966. "Isolement sexuel et dérive génétique". Annales de Génétique. Vol.9 No.4 pp 160-168.

PETIT, C., O.KITAGAWA and T.TAKAMURA. 1976. "Geographic variation and sexual isolation mating systems between Japanese and French populations of Drosophila melanogaster". Arch.Zool.Exp. Gen. 117 (3): 345-358.

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 pp 484-487.

SPASSKY, B. and TH. DOBZHANSKY. 1967. "Responses of various strains of Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis to light and to gravity". *Am.Nat.* Vol.101 No.917.

SPIESS, E.B. 1968. "Courtship and mating time in Drosophila pseudoobscura". *Anim.Behav.* 16:470-479.

SPIESS, E.B. and J.F. KRUCKEBERG. 1980. "Minority advantage of certain eye color mutants of D.melanogaster. II. A behavioral basis". *Am.Nat.* Vol.115 No.3.

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

SPIETH, H.T. 1968. "Evolutionary implications of sexual behavior in Drosophila". *Evol.Biol.* 2:157-193.