
VELOCIDAD DE DESARROLLO DIFERENCIAL ENTRE PORTADORES DE GENES LETALES Y NO-LETALES Y SU IMPORTANCIA EN LA HETEROSIS

V. M. SALCEDA Y J. RAMÍREZ
Programa de Genética y Radiobiología.
Comisión Nacional de Energía Nuclear.
México, D. F. México.

INTRODUCCIÓN

El fenómeno de la heterosis ha sido ampliamente estudiado por diversos autores, viéndose en la gran mayoría de los casos que los individuos portadores de alelos diferentes o bien cromosomas de diferente índole son más aptos que el homócigo para cualquiera de ellos. Son bien conocidos los casos de un mayor vigor híbrido en representantes de diferentes especies, por ejemplo, *Drosophila*, maíz, diversos tipos de ganado, etc., en el presente reporte nos ocuparemos principalmente de dicho fenómeno en *Drosophila*.

Salvo pequeñas diferencias, la gran mayoría de los investigadores que trabajan en *Drosophila* aceptan ampliamente y empleando diferentes métodos de detección, ya sea un solo gene recesivo, genes letales, arreglos cromosómicos diferentes, fertilidad, longevidad, etc., la existencia de la heterosis.

Un método que ha resultado muy eficaz al hacer este tipo de investigaciones es mediante la utilización de genes letales y que fue primeramente objetado aduciendo la posibilidad de que otro tipo de fenómeno, como la presencia de letales sintéticos desvirtuaría el estudio.

Sin embargo, estudios posteriores han aclarado conceptos y cualquier aportación al respecto es de utilidad para el completo esclarecimiento del fenómeno.

En cuanto al uso de la radiación, la acción de ésta en los organismos ha sido estudiada en diversas formas por varios autores. Así se ha visto, que varios fenómenos son catalizados, como la producción de mutantes y el incremento de la carga genética y en general disminuyen varios de los fenómenos vitales. Posteriormente y en condiciones de radiación crónica ha sido observado en *Drosophila* que favorece a algunos fenómenos, así, da ventaja a una especie sobre otra en experimentos de competencia, aumenta el tamaño de la población y su biomasa, y existen algunas evidencias en las cuales aumenta la longevidad.

En el caso que nos referiremos se verá simultáneamente el efecto combinado de la radiación y de la heterosis, para lo cual presentaremos una pequeña historia del material que se utilizó, los métodos seguidos y posterior al análisis de los resultados algunas conclusiones, que si bien puede ser muy arriesgado el afirmarlas son la evidencia que encontramos en nuestro análisis y tocará a otras personas más enteradas el decidir la validez del trabajo.

Varios aspectos del comportamiento general de cuatro poblaciones experimentales de *D. melanogaster* han sido descritos en previos estudios, Sankaranarayanan (1964, 1965, 1966) y Salceda (1967). El presente no es más que otro aspecto que trata de dilucidar la funcionalidad de los genes en condición heteróciga, cuando este gene es o no portador de una característica letal, además de la importancia con respecto a su origen, por irradiación o natural, así como la importancia que tiene para la evolución de la población.

Aquí usamos, como medida de heterosis el tiempo que tardan en desarrollarse los individuos estudiados, considerando como el tiempo de desarrollo el tiempo empleado en emerger el adulto posterior a su desarrollo larval. Además se usa como factor experimental el que los genes letales hayan sido o no producidos por irradiación y ésta a su vez haber sido suministrada en diversas dosis a saber: 2000r, 4000r, y 6000r por generación, hasta alcanzar las tres poblaciones irradiadas una dosis total de 120,000r.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con el objeto de determinar la carga genética inducida por irradiación, Sankaranarayanan (1964) estableció cuatro poblaciones experimentales. Posterior al tratamiento, Salceda (1967) determinó las frecuencias de letales así

como de alelismo para dichas poblaciones.

Utilizando los datos obtenidos al determinar letales para el II cromosoma de *D. Melanogaster*, y mediante la técnica CyL/Pm, descrita por Wallace (1956), se procedió a determinar la velocidad de desarrollo para diversos tipos de individuos y así se tiene que existen tres fenotipos viables:

+/+	individuos homocigos para un cromosoma II normal.
CyL/+	individuos heterocigos para un cromosoma II normal y el cromosoma marcador.
CyL/+ ¹	individuos heterocigos para un cromosoma II portador de genes letales y para el cromosoma marcador.

Estas tres clases de individuos, de cada población, fueron agrupados en sub-poblaciones incluyendo así los producidos por irradiación.

Para determinar si un cromosoma era o no portador de un gene letal, se hicieron cuatro conteos a los 10, 12, 14, y 16 días posteriores a la siembra.

Con los datos de emergencia de los individuos es posible, para cada población, determinar una curva de crecimiento, considerando al crecimiento como la velocidad de desarrollo de los huevecillos a la etapa adulta. Esta curva sería el promedio de cada población.

Mediante la técnica estadística posteriormente descrita, fue posible determinar las curvas y hacer las comparaciones respectivas.

Método estadístico.—Los datos obtenidos fueron analizados usando la siguiente técnica. Si se gráfica % diario de emergencia contra tiempo nos da en todos los casos una curva de tipo exponencial con ecuación $y = ae^{-bx}$ sólo que al tratar con varios grupos dicha ecuación es difícil, por razones prácticas, de comparar, por lo que se realizó una transformación consistente en tomar porcentajes acumulados y éstos graficados contra el tiempo nos darán como resultado en todos los casos los puntos experimentales de una recta, y por el método de mínimos cuadrados se determina la ecuación para cada una de las rectas, estando así en condiciones propicias para realizar comparaciones.

La velocidad de desarrollo es inversamente proporcional a la pendiente de la recta, ya que una menor pendiente nos indica que la mayoría de los individuos nacieron el primer día, mientras que una mayor pendiente nos indica que la mayoría de los individuos nacen en días posteriores. En otras palabras a menor pendiente el desarrollo huevo adulto es más rápido y a mayor pendiente más lento; por medirse esta velocidad de desarrollo en número de individuos contra tiempo de emergencia de la pupa, nos dice que los individuos de desarrollo rápido, es decir, los que tardan menos en emerger presentarán una pendiente menor y viceversa. En las gráficas esto es fácil de observar.

Una vez determinadas las rectas correspondientes a cada una de las subpoblaciones y con el objeto de hacer las comparaciones entre ellas, se utilizó el análisis de X^2 para determinar si dichas rectas eran entre sí diferentes significativamente. La X^2 fue aplicada directamente a los valores obtenidos experimentalmente.

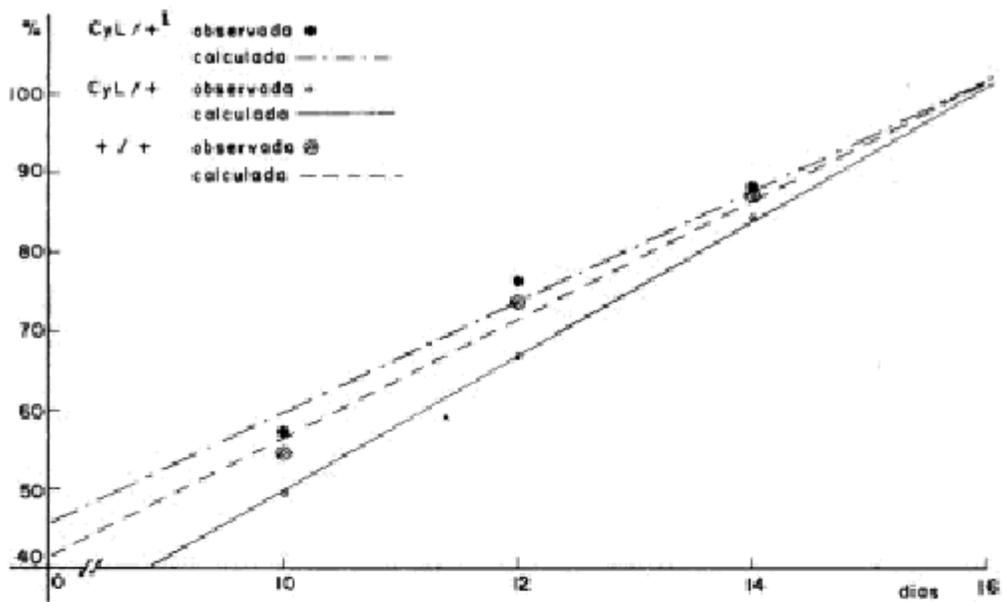


Fig. 1—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentajes acumulados). Población "A"

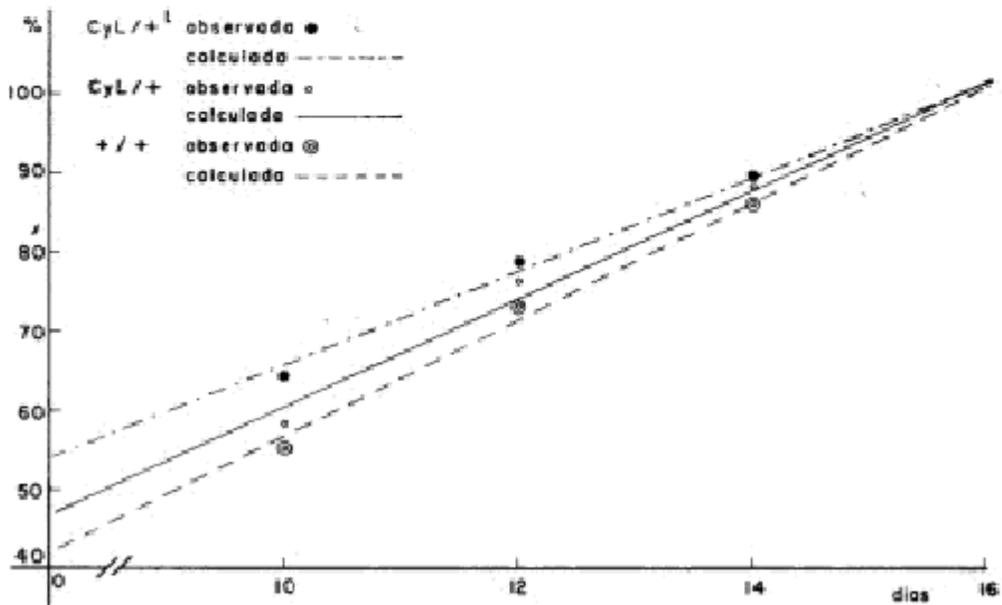


Fig. 2—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentajes acumulados). Población "B"

Fig. 1.—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentajes acumulados). Población "A".

Fig. 2.—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentajes acumulados). Población "B".

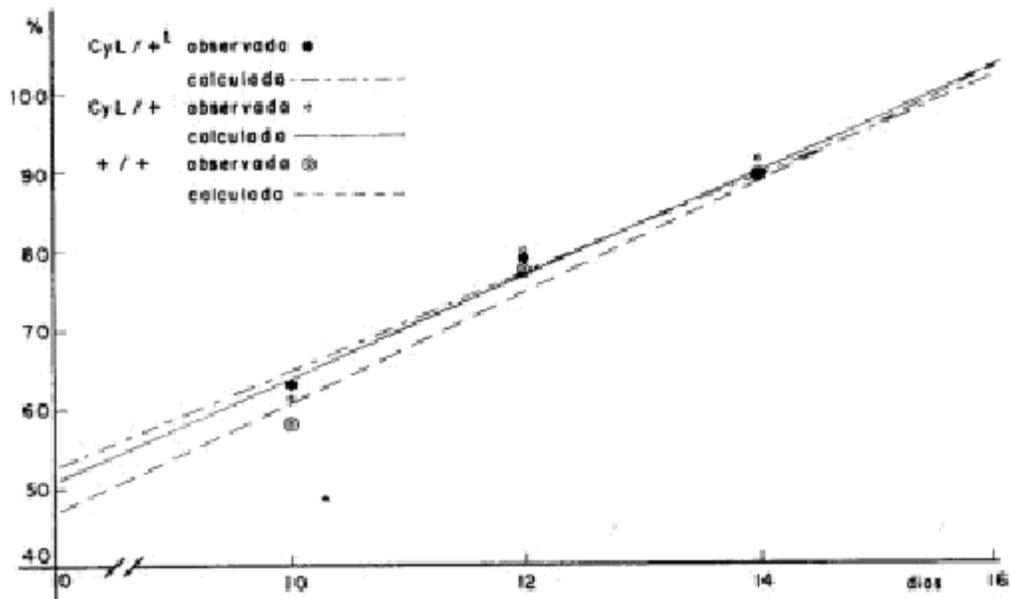


Fig. 3—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentajes acumulados).
Población "C"

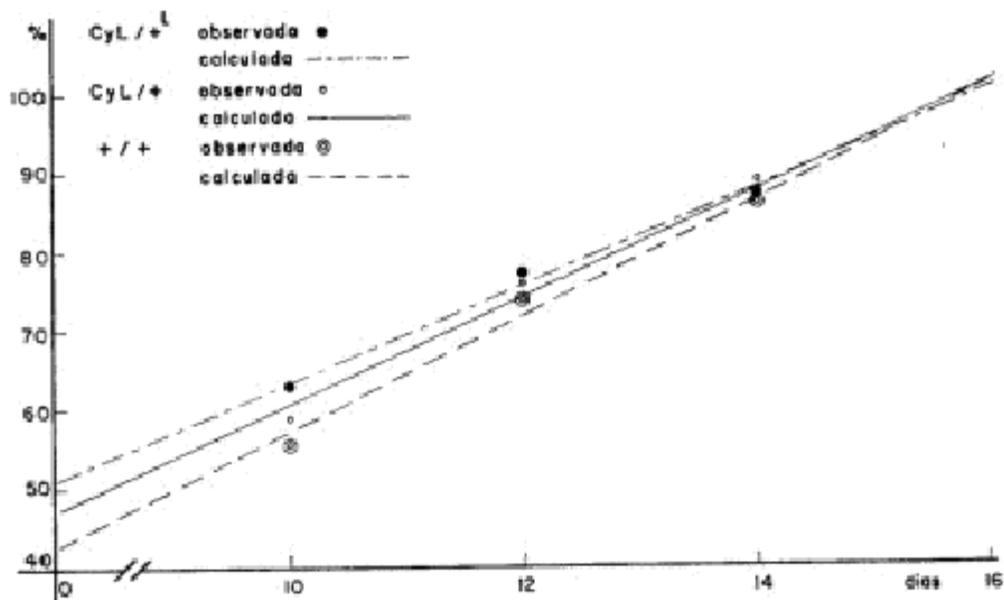


Fig. 4—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentaje acumulado).
Población "D"

Fig. 3.—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentajes acumulados). Población "C".

Fig. 4.—Recta correspondiente a la velocidad de desarrollo (porcentaje acumulado). Población "D".

RESULTADOS

En las tablas I a IV se observan los resultados experimentales dispuestos según el diseño matemático seguido, lo que nos permite establecer una secuencia lógica para el análisis de los datos.

La tabla V resume las ecuaciones de las rectas obtenidas según se indicó anteriormente.

La tabla VI muestra los valores de X^2 para cada comparación así como su nivel de significancia.

Las gráficas 1 a 4 nos muestran las rectas respectivas de la velocidad de desarrollo para cada población.

DISCUSIÓN

El análisis particular de cada tabla así como de las gráficas nos permite indicar lo siguiente:

1.—Un análisis comparativo intrapoblación nos indica que en cada población ambos tipos de heterócigos presentan una velocidad de desarrollo mayor con respecto al homócigo +/+ y que el heterócigo portador de un gene o complejo de genes letales es mayor en cuanto a su velocidad que el heterócigo CyL/+, lo que implica una mayor ventaja de los cromosomas portadores de gene(s) letales con respecto a los genes normales. Esta ventaja está dada por la temprana emergencia de individuos heterócigos que les permitirá competir favorablemente por alimento, hembra, espacio vital, etc.

Como excepciones encontradas vemos que en la población A, al comparar el homócigo +/+ contra el heterócigo CyL/+ la diferencia es altamente significativa en favor del homócigo.

2.—Cuando las comparaciones se hacen interpoblación los mismos resultados se obtienen, sólo que aquí cabe señalar que las poblaciones A (testigos) presentan desventajas significativas al compararse con las poblaciones B, C, y D, esto es válido cuando se comparan individuos heterócigos portadores y no portadores de letales.

Sin embargo, al comparar las poblaciones B, C, y D entre sí y con respecto a los heterócigos portadores de letales se observa que no existen diferencias significativas y que en el caso de heterócigos no portadores de letales si existe una diferencia significativa favorable a la población C.

Cuando las comparaciones se hacen entre individuos homócigos (+/+) no existe diferencia significativa entre las poblaciones A, B, y D, pero al comparar C contra cualquiera de ellas se observa que ésta sí tiene ventajas significativas sobre ellas.

TABLA I.—Resultados Experimentales. Población A.

Día	Nº Ind.	CyL/+ n = 397		Nº Ind.	CyL/+ ¹ n = 43		Nº Ind.	+/+ n = 397	
		%	% Acum.		%	% Acum.		%	% Acum.
10	57986	49.46	49.46	7023	57.46	57.46	31909	54.53	54.53
12	20235	17.26	66.72	2306	18.87	76.33	11300	19.31	73.84
14	20712	17.67	84.39	1462	12.04	88.37	7856	13.42	87.26
16	18298	15.61	100.00	1432	11.72	100.00	4156	12.74	100.00

TABLA II.—Resultados Experimentales. Población B.

Día	Nº Ind.	CyL/+ n = 271		Nº Ind.	CyL/+ ¹ n = 87		Nº Ind.	+/+ n = 271	
		%	% Acum.		%	% Acum.		%	% Acum.
10	27526	58.42	58.42	9791	64.46	64.46	13844	55.27	55.27
12	8427	17.88	76.30	2194	14.44	78.90	4476	17.87	73.14
14	5617	11.92	88.22	1640	10.80	89.70	3243	12.95	86.09
16	5551	11.78	100.00	1565	10.30	100.00	3485	13.91	100.00

TABLA III.- Resultados Experimentales. Población C.

Día	Nº Ind.	CyL/+ n = 167		Nº Ind.	CyL/+ ¹ n = 132		Nº Ind.	+/+ n = 167	
		%	% Acum.		%	% Acum.		%	% Acum.
10	19967	61.24	61.24	17082	63.17	63.17	9301	58.16	58.16
12	5938	18.21	79.45	4270	15.79	78.96	3041	19.01	77.17
14	3794	11.64	91.09	2772	10.25	89.21	1942	12.14	89.31
16	2907	8.92	100.00	2917	10.79	100.00	1709	10.69	100.00

TABLA IV.- Resultados Experimentales. Población D.

Día	Nº Ind.	CyL/+ n = 183		Nº Ind.	CyL/+ ¹ n = 133		Nº Ind.	+/+ n = 183	
		%	% Acum.		%	% Acum.		%	% Acum.
10	18419	58.94	58.94	14556	63.09	63.09	8747	55.53	55.53
12	5382	17.22	76.19	3272	14.18	77.27	2900	18.41	72.94
14	3918	12.54	88.70	2315	10.03	87.30	1930	12.25	86.19
16	3533	11.30	100.00	2929	12.70	100.00	2176	13.81	100.00

TABLA V.—Ecuaciones de las rectas, obtenidas al graficar porcentajes acumulados contra tiempos.

Población		Ecuación de la recta
A	CyL/+	y=-34.8960+8.4645X r= 0.9996
	CyL/+ ¹	y=-1.2390+6.9830X r= 0.9923
	+/+	y=-18.482+7.4915X r= 0.9946
B	CyL/+	y=-8.094+6.8330X r= 0.9942
	CyL/+ ¹	y= 6.9420+5.871X r= 0.9966
	+/+	y= 17.016+7.357X

		r= 0.9974
	CyL/+	y=-0.203+6.396X
		r= 0.9866
C	CyL/+ ¹	y= 4.354+6.037
		r= 0.9945
	+/+	y=-8.319+6.883X
		r= 0.9902
	CyL/+	y=-7.268+6.786
		r= 0.9950
D	CyL/+ ¹	y= 3.421+6.038X
		r= 0.9980
		y=-15.764+7.283X
	+/+	r= 0.9961

CONCLUSIONES

En el presente estudio fue posible llegar a las siguientes conclusiones.

1.—Que en todos los casos comparados los individuos heterócigos para un cromosoma normal presentan una ventaja, se desarrollan más rápido que los homócigos, con excepción de la población A, en la cual el homócigo (+/+) es el favorecido.

2.—El heterócigo para cromosomas portadores de genes letales en todos los casos es el que presenta esta ventaja adaptativa.

3.—Que los efectos de la razón de dosis con respecto al fenómeno indicado, nos indican que: para los individuos homócigos sólo existe una ventaja en el caso de la población C, lo cual concuerda con anteriores análisis de otros aspectos estudiados en estas poblaciones, tales como los referentes a la frecuencia de letales y de alelismo Salceda (1967), y a la viabilidad con respecto al número de descendientes Salceda (1968). Corroborándose que en esta población el efecto de la dosis ha producido ciertos cambios no determinados, en los componentes de su pila genética que le impiden alcanzar un equilibrio, debido a alteraciones ocasionadas por la razón de dosis.

En los heterócigos normales se observa que las irradiaciones les han inferido una ventaja sobre los no irradiados estando de acuerdo con otros autores Ayala (1966, 1967), en que la irradiación determina ciertas ventajas para las poblaciones así tratadas. Sin embargo, aquí nuevamente es posible observar que las poblaciones B y D no difieren significativamente entre si como es el caso de C contra cualquiera de ellas y es lo que da énfasis a lo expuesto anteriormente, de que en la población C están ocurriendo aún procesos indeterminables que pueden tener como meta, después de algunos reajustes internos, el equilibrio de la población.

4.—Que los individuos portadores de genes letales en condición heteróciga, producidos por irradiación, presentan aún una mayor ventaja sobre aquellos heterócigos portadores de genes letales no producidos por irradiación, sin tener en este caso importancia la razón de dosis.

5.—En la población A se observa que los heterócigos para genes normales no son favorecidos. Sin embargo, el heterócigo para genes normales cuando la población ha sido irradiada si presenta ventajas sobre el homócigo.

6. —Los resultados aquí expuestos reafirman la importancia de la heterosis, demostrada por diversos autores, acerca de la mejor adaptabilidad de los heterócigos en una población, al inferirles una ventaja a los individuos que presentan esta condición sobre los homócigos, y además puede observarse que la radiación, si bien acentúa algunos fenómenos como aumento en la letalidad, menor número de descendientes, por otro lado infiere, a los portadores de genes letales, una mayor velocidad de desarrollo que les permitirá competir en la lucha por la

existencia con cierta ventaja, aún antes de que dichos genes sean fijados o eliminados de la población mediante los fenómenos de selección y adaptación.

7.—Puede indicarse que el método de velocidad de desarrollo también sigue en general la regla de la heterosis, con la salvedad indicada en la conclusión número 5.

RESUMEN

Se estudió la velocidad de desarrollo de cuatro poblaciones de *D. melanogaster*, tres irradiadas y una testigo.

El análisis consistió en subdividir cada población en tres grupos, dos con individuos heterocigos y uno con individuos homocigos. En condición heterociga, para fines comparativos, los individuos podrían llevar o no un gene con características de letalidad en la condición homociga.

La velocidad de desarrollo se determinó con base a los cuatro conteos realizados para el análisis de letalidad. Con estos datos, fue posible, empleando la técnica de porcentajes acumulados, determinar la ecuación de la curva de desarrollo cuya pendiente nos indica que curva, es decir, que población presenta una mayor velocidad de desarrollo.

Así se vio, que en general, los heterocigos portadores de genes letales presentaban una mayor velocidad en su desarrollo, y además fue posible observar la influencia de la irradiación, así mismo como la influencia de la razón de dosis de irradiación suministrada.

Se deduce por los análisis particulares de cada comparación, que la característica de heterocigosidad para un gene letal infiere una mayor ventaja a sus portadores, además de que existe una ventaja adicional de los genes letales inducidos por irradiación, sobre los heterocigos, para un gene normal, características ambas que determinan una mejor adaptación de dichos genes en la población, lo cual les permitió, a través del tiempo llegar así a un equilibrio dinámico dentro de ella, gracias a estas ventajas adaptativas que presentan sobre los genes normales.

BIBLIOGRAFÍA

AYALA, F. J. 1966. "Evolution of Fitness. I.—Improvement in the Productivity and Size of Irradiated Populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila*". *Genetics* 53: 883-895.

———. 1966. "Evolution of Fitness. III.—Improvement of Fitness in Irradiated Populations of *Drosophila serrata*". *Proc. Nat. Acad. Sci.* 58: 1919-1923.

SALCEDA, V. M., 1967. "Recessive Lethals in Second Chromosomes of *Drosophila melanogaster* with Radiation Histories". *Genetics* 57: 691-699.

———. 1968. "Comparative Viability among Lethal and Non-lethal carriers, II Chromosomes from Irradiated Populations of *Drosophila melanogaster*" (Abstract) *Proc. XII Int. Congr. Genet., Japan* 1: 231.

SANKARANARAYANAN, K., 1964. Genetic Loads in Irradiated Experimental Populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 50: 131-150.

———. 1965. "Further Data on the Genetic Loads in Irradiated Experimental Populations of *Drosophila melanogaster*". *Genetics* 52: 155-164.

———. 1966. "Some Components of the Genetic Loads in Irradiated Experimental Populations of *Drosophila melanogaster*". *Genetics* 54: 121-130.

WALLACE, B., 1956. "Studies on Irradiated Populations of *Drosophila melanogaster*". *J. Genet.* 54: 280-293.

NOTAS BIBLIOGRAFICAS

CENDRERO, LUIS, director *Zoología Hispanoamericana*. 1971 *Invertebrados*, XXI 1151 pp. ilustr. \$250.00. 1972

Vertebrados, XVIII-1160 pp. ilustr. \$250.00. Editorial Porrúa, México.

Bajo la dirección de Luis Cendrero, y excelentemente editada por Porrúa, acaba de salir a luz, en dos gruesos tomos, esta obra que constituye una apreciable fuente de consulta, pero cuyo título, que corresponde al propósito perseguido, parece un tanto inadecuado, ya que se dice que "se ocupa únicamente de los animales vivientes que pueblan, en el Antiguo Continente, la península Ibérica, y en el Nuevo Mundo la región que se extiende desde la frontera norte de México hasta la Tierra del Fuego, y también las Antillas Mayores, lo que justifica el título aplicado a la obra".

Desde el punto de vista humano se justifica hablar de Hispanoamérica por los evidentes nexos de varia índole que existen entre los pueblos que la constituyen. Pero no creemos que, zoológicamente se hable de "la región que nos ocupa" y se mencione a los "animales característicos que pueblan dichas regiones", pues biogeográficamente no existen razones para ello ya que la fauna de la península Ibérica (Región Paleártica) es evidentemente distinta de la del Continente Americano. E incluso en éste la parte norte y el altiplano de México (Región Neártica) tiene marcada disimilitud con la fauna que se extiende hacia el sur cubriendo totalmente el resto del Continente (Región Neotropical).

La distribución general de los grupos es aceptable y sólo criticaría que el subreino de los Pluricelulares se fragmente en dos divisiones: I Radiados v II Bilaterales, que la mayoría de los zoólogos contemporáneos repudian, por las dificultades que presenta su aplicación.

No es posible, como hacían los autores antiguos —entre ellos Cuvier— incluir en los Radiados a los Equinodermos, como exige su plan de simetría ("de forma estrellada, que revela claramente su simetría radiada" Rioja tomo I p. 1039 de la obra que comentamos) pues las investigaciones posteriores demostraron sus relaciones con los Cordados. Por ello Cendrero los elimina.

Conserva sin embargo —junto con Nidarios y Tenóforos— a los Poríferos, cuyas profundas diferencias con el resto de los metazoarios son generalmente aceptados.

En el tomo de Invertebrados colaboran con Cendrero: Wolfgangy Bucherl, Enrique Rioja y George N. Wolcott; mientras que en el de Vertebrados lo hacen Fernando de Buen, Marcos A. Freiberg, Claes Chr. Olrog y José Yepes.

Creemos que por su amplitud, excelentes ilustraciones, referencia a animales de España o países latinoamericanos, esta obra alcanzará amplia circulación.—ENRIQUE BELTRÁN.

HOWARD T. ODUM 1971. "Environment, power, and society". John Wiley & Sons, Inc., New York. 331 pp. \$9.95 ds.

El interés por los problemas ambientales, y el conocimiento de las características de la biosfera se ha visto incrementado en forma notable en los últimos lustros. La literatura acerca de las relaciones entre hombre y ambiente ha crecido de tal manera que, para tener un conocimiento aun cuando fuera elemental, se necesitaría mucho tiempo para abarcarlo.

Sin embargo, aún cuando existe abundante material, es poco el que por su seriedad puede obtenerse.

El presente libro que se reseña, conjunta una serie de temas por demás valiosos cuyo autor, ecólogo cuya capacidad es bien conocida, los ha seleccionado y ligado en forma homogénea para presentar el panorama que la energía y su flujo en un gran número de ambientes naturales y producidos por el hombre.

En los primeros capítulos el autor presenta las características de la biosfera y los ecosistemas del mundo, continuando con las de la energía y el trabajo mostrando a este último como un componente muy importante de los sistemas ecológicos.

Los capítulos siguientes discuten las bases energéticas del hombre y su utilización en la evolución y las perspectivas de dichos factores para el futuro.

El autor, actualmente Profesor en el Departamento de Ingeniería Ambiental en la Universidad de Florida en Gainesville, es autor principal de la obra *A tropical rain forest*, uno de los trabajos más importantes acerca de los bosques tropicales que, en el mundo, han sido muy poco estudiados.

VARIOS AUTORES 1972. "El perfil de México en 1980. Sociología, política cultura" Tercer volumen. Siglo XXI Editores, S. A. 624 pp.

Continuación de la serie en este tercer volumen de dos anteriores, se presenta el panorama nacional en los aspectos sociales de problemas del campesino mexicano, del obrero y la burguesía.

Dieciséis capítulos abarca el presente volumen y dieciocho autores, economistas la mayor parte, completados con demógrafos y sociólogos jóvenes cuyas contribuciones tienen el éxito del raciocinio y la justeza a la verdad en su exposición.

Si los temas que se presentaron en los volúmenes 1 y 2 se orientaron a los fenómenos económicos, en el presente se nota un claro enfoque sociológico y político.

Se hace también el examen de los movimientos obrero y campesino, observándose en el primer aspecto mencionado, el interés por exportar en forma clara y objetiva las necesidades del cambio en algunas estructuras que se oponen al movimiento obrero.

Las migraciones internas, por los señuelos de empleos y comodidades que, como un espejismo ofrecen las grandes ciudades se abordan en un análisis en el cual se estudian las hipótesis de posible volumen de trabajo pero también se trata de conocer las migraciones propias de la misma ciudad capital.

La política de población, una necesidad vital para nuestro país, dado que sus tasas de crecimiento natural son bien conocidas por sus altas cifras la aborda R. Benítez Zenteno, especialista bien conocido por sus estudios demográficos, quien atribuye dicho fenómeno a su desarrollo económico y al descenso de su mortalidad, implícito por el primer factor mencionado.

Luis Villoro cierra la obra con un capítulo en el cual se expone lo que se puede entender por la "filosofía del mexicano", quien por motivo del subdesarrollo del país, es diferente a la posible en un país de alta capacidad industrial. Y posiblemente, para 1980, según Villoro, la producción filosófica para la década de los 80's en nuestro país no será la producida por un grupo corto y selecto de autores, sino por el contrario, de una comunidad profesional que formará escuela.