

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL VIRUS SIGMA
EN MICROPOBLACIONES URBANAS DE *DROSOPHILA*
MELANOGASTER, EN LA CIUDAD DE MÉXICO.
I. ESTUDIO DE UN CICLO ANUAL

RODOLFO FÉLIX E., *
JUDITH GUZMÁN R., *
ALFONSO DE GARAY A. *

RESUMEN

Se probó la sensibilidad al bióxido de carbono (virus sigma) de una sección de la población urbana de *Drosophila melanogaster* de la ciudad de México, durante un año. Se encontraron diferencias significativas entre algunas de las diez localidades, lo que sugiere una subdivisión de la población en micropoblaciones parcialmente aisladas. Se discuten las causas del aislamiento, así como la variación registrada durante un ciclo anual en algunas de las micropoblaciones.

ABSTRACT

A section from an urban population of *Drosophila melanogaster* from Mexico City was tested for its sensitivity to carbon dioxide (sigma virus) during a one year period. Significant differences were found among some of ten locations, suggesting a subdivision of the whole population into partially isolated micropopulations. Causes underlying such isolation are discussed, as well as the variations recorded throughout a year in some of the micropopulations.

INTRODUCCIÓN

L'Héritier y Teissier (1937) descubrieron la sensibilidad al CO₂ que muestran algunos individuos en las poblaciones de *Drosophila* que mueren al respirar el bióxido de carbono, mientras que los resistentes no presentan modificaciones notables al recuperarse después de la exposición a dicho gas. En este caso, el contacto con una atmósfera que contenga bióxido de carbono en una concentración superior a cierto límite, causa una narcosis inmediata que no es específica del CO₂, sino que probablemente se debe a la anoxia resultante. Al regresar a una atmósfera normal, las moscas narcotiza-

das se recuperan inmediatamente mostrando su movilidad característica. Estos individuos resistentes se pueden someter a la exposición prolongada a una atmósfera pura de CO₂, durante varias horas, sin que el tratamiento produzca algún síntoma de daño permanente. El comportamiento de los individuos sensibles es muy diferente, ya que dentro de un amplio margen de temperatura y de presión del CO₂ no se recuperan después de la exposición al gas durante treinta segundos. Al despertar de la narcosis exhiben un estado de parálisis más o menos extremo, muriendo en las horas

siguientes al tratamiento, por lo que la sensibilidad al CO_2 constituye una anomalía fisiológica bien definida y fácil de reconocer en el laboratorio.

Desde el principio se demostró que el sitio susceptible a la intoxicación con CO_2 es el sistema nervioso, y en particular el ganglio torácico, ya que no se produce el efecto tóxico cuando el gas no invade a dicho ganglio. A la fecha, y a pesar de la exploración fisiológica que se ha llevado al cabo sobre este fenómeno específico, no se ha identificado otro síntoma que acompañe a la sensibilidad indicada.

Poco tiempo después del descubrimiento del efecto biológico descrito tan peculiar se desarrollaron variados experimentos que permitieron obtener las conclusiones siguientes. El rasgo se comporta como unidad en las cruza, ya que no existen estados intermedios entre la sensibilidad y la resistencia absolutas. Asimismo, cuando se estudian varias generaciones de *Drosophila*, la sensibilidad no sigue una distribución mendeliana, ni muestra encadenamiento con alguno de los cromosomas. Por otra parte, su herencia no es puramente materna, puesto que la característica puede transmitirse a los descendientes de machos sensibles, aunque siguiendo patrones de transmisión hereditaria que difieren notablemente de los que se observan a partir de una madre infectada. Por último, en condiciones experimentales normales, la sensibilidad no se adquiere por contagio, puesto que se trata de una característica que se hereda y que nunca es adquirida, a excepción de la inoculación artificial del virus en el laboratorio.

Los experimentos realizados hasta el año de 1939 garantizaron la interpretación del fenómeno como un caso genuino de herencia citoplásmica, acuñándose el término "genoide" para designar al factor citoplásmico involucrado, cuya naturaleza particular no se discutió, dada

la segregación evidente en los experimentos de cruce entre individuos de los dos tipos (L'Héritier y Teissier, 1937, 1945).

Aunque el fenómeno se descubrió en una línea mantenida en el laboratorio, su presencia es frecuente en las poblaciones naturales de *Drosophila*, identificándose en los primeros estudios sobre su distribución en Inglaterra, Estados Unidos, Europa y Brasil. Kalmus *et al* (1963), y Félix y Guzmán (1970), hicieron los primeros estudios de la distribución de la sensibilidad al CO_2 en poblaciones de *D. melanogaster* en la ciudad de México. La anomalía es poco frecuente en poblaciones de *Drosophila* cultivadas en el laboratorio, ya que tiende a desaparecer rápidamente en las condiciones artificiales en los cultivos.

A partir de la identificación de la sensibilidad al CO_2 , como un síntoma resultante de infección viral, por L'Héritier y de Scoeux (1947), se hicieron experimentos para aclarar en forma precisa la relación entre el denominado virus sigma y su huésped, de cuyos resultados la única conclusión definitiva que ha podido obtenerse es la complejidad extrema del caso, cuando se le compara con otros sistemas virales.

El primer aspecto que se aclaró fue la caracterización precisa de dos tipos de moscas infectadas con el virus sigma que se denominaron estabilizadas y no estabilizadas respectivamente (L'Héritier y Plus, 1963). Aunque se desconocen las diferencias a nivel celular determinantes de los dos tipos de infección, su identificación a nivel individual no es complicada.

La herencia del virus sigma, que se explica a continuación, está ilustrada en la figura 1. La inoculación artificial produce sistemáticamente moscas en la condición no estabilizada, que son sensibles una vez que se completa el crecimiento viral dentro de sus células. En los individuos no estabilizados, la trans-

misión hereditaria del virus sigue un patrón bien definido; los machos no son transmisores, mientras que parte de la descendencia de las hembras es sensible. El proceso causal de esta herencia se denomina "Passage au germe", que es un objetivo muy favorecido por la investigación experimental. En la condi-

ción estabilizada todos los óvulos procedentes de hembras transmiten el virus, mientras que solamente parte de los espermatozoides procedentes de machos sensibles son portadores del mismo. Tanto los individuos estabilizados como los no estabilizados muestran la misma sensibilidad frente al CO_2 .

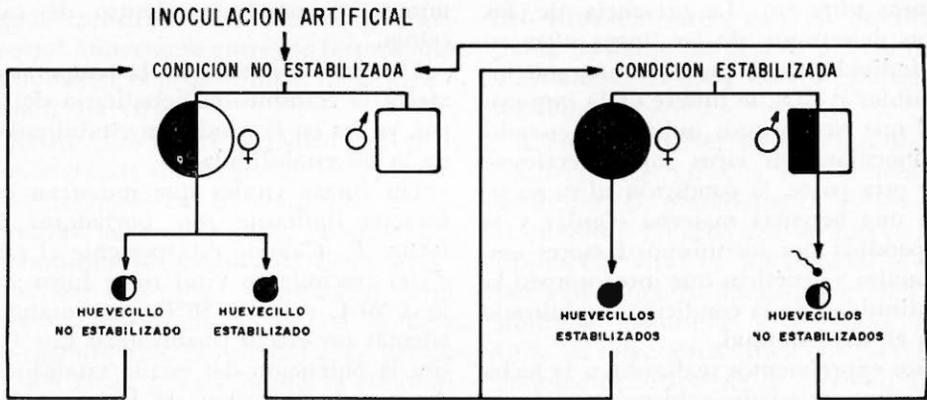


Fig. 1. Transmisión genética de las dos condiciones del virus sigma en *Drosophila melanogaster*.

El progreso de la infección viral, que se ha estudiado durante el ciclo de vida completo de los individuos infectados, se puede resumir en forma sencilla: los huevecillos contienen pocas unidades infecciosas cuando son depositados, ocurriendo una acumulación gradual de virus infecciosos que se detiene al alcanzar cierto nivel en el adulto joven; posteriormente, la producción de partículas virales permanece constante durante toda la vida del adulto.

La expresión genética de la condición estabilizada en los machos es la producción de dos tipos de espermatozoides, algunos de los que pueden infectar al óvulo durante la fecundación. Por otra parte, nunca se ha observado la transmisión del virus a las progenies provenientes de machos no estabilizados. La continuidad genética de la condición estabilizada no se mantiene a partir de los machos, ya que toda la descendencia

sensible al CO_2 que proviene de la cruce de una hembra no infectada por un macho estabilizado está en la condición no estabilizada. Los descendientes de este tipo de cruce son, por consiguiente, de dos clases: individuos resistentes e individuos sensibles no estabilizados. El término valencia designa a la frecuencia expresada como porcentaje, de moscas sensibles en la descendencia de un macho estabilizado. Las valencias individuales varían desde unas cuantas unidades hasta un valor cercano al 100%. A pesar de la investigación promovida para la resolución de este problema, no se han podido definir los factores determinantes de dicha variación (Sigot, 1953).

Las observaciones anteriores condujeron al postulado sobre la propagación del virus sigma en un estado integrado no definido en las líneas estabilizadas. L'Héritier (1958) empleó la designación de virus genético para el estado integra-

do, que no tiene una homología real con un profago, a pesar de las similitudes funcionales entre las dos entidades. La evidencia en favor de que la transmisión hereditaria del virus genético no involucra necesariamente estados infecciosos, proviene del descubrimiento de líneas estabilizadas defectuosas en algunas de las que no se producen virus infecciosos (líneas *ultra ro*). La presencia de los virus defectuosos de las líneas *ultra ro* en individuos que por lo tanto, son insensibles al CO_2 , se infiere de la inmunidad que tienen estos individuos cuando se inoculan con virus superinfecciosos. Por otra parte, la condición *ultra ro* sigue una herencia materna regular y es suspendida por los mismos factores ambientales y genéticos que interrumpen la continuidad de la condición estabilizada con el virus normal.

Los experimentos realizados a la fecha han proporcionado evidencia en favor de que el virus genético de *Drosophila* no es una unidad estructural sencilla, sino una población de partículas que probablemente se distribuyen al azar durante la división celular. Por consiguiente, dicha estructura es más semejante a las partículas *kappa* del *Paramecium* asesino ("Killer"), que a las entidades contenidas en las bacterias lisogénicas. La desaparición del virus hereditario de las células de *Drosophila* mediante el tratamiento con temperaturas altas, sugiere el fenómeno que ocurre en el paramecio asesino bajo las mismas circunstancias, ya que, como lo demostró Sonneborn (1959) la exposición a 36°C destruye rápidamente a las partículas *kappa*, obteniéndose clones sensibles de *Paramecium*. En *Drosophila*, la transmisión materna regular de la condición estabilizada requiere que las moscas se mantengan a temperaturas inferiores a 20°C , obteniéndose prole no infectada cuando las hembras que están oviponiendo se mantienen a 30°C . Del periodo que transcurre entre el tratamiento de temperatu-

ra y su expresión en la sensibilidad al CO_2 en la descendencia, se infiere que el estado sensible de la gametogénesis corresponde a las ovogonias. Cada tratamiento térmico induce la cura de una fracción de las ovogonias; la dependencia de esta fracción de la duración del tratamiento, se puede interpretar asumiendo la destrucción al azar de un cierto número de partículas dentro de cada célula.

El mismo aumento en la temperatura afecta la transmisión hereditaria del virus, ya sea en la condición estabilizada o en la no estabilizada.

Las líneas virales que muestran este carácter limitante son portadoras del factor T_s . Cuando está presente el alelo T_r el crecimiento viral tiene lugar tanto a 20°C como a 30°C , presentándose además un efecto pleiotrópico que facilita la obtención del estado estabilizado durante la infección de las ovogonias. Asimismo, el gene T_r es muy estable, por lo que su presencia en las poblaciones de *Drosophila* tiende a ser perpetuada, aumentando la proporción de individuos sensibles al CO_2 , puesto que son resistentes al efecto inactivador debido al aumento de la temperatura.

El virus maduro dentro de la mosca no es destruido en forma irreversible por el tratamiento descrito, sino que únicamente sufre una inactivación temporal, que desaparece cuando se mantienen los adultos a 20°C durante los días posteriores al tratamiento térmico. No obstante, es posible la ocurrencia de la cura permanente, ya que cuando las hembras estabilizadas se mantienen a 30°C , se obtienen algunos descendientes insensibles al CO_2 .

Otro factor ambiental que puede afectar a la herencia del virus sigma es el efecto que tiene la dieta del huésped sobre su propagación. Los adultos de *Drosophila* pueden ser mantenidos en el laboratorio con una dieta constituida exclusivamente por hidratos de carbono, sin

que se altere notablemente la duración de su vida media. El único resultado fisiológico apreciable en las hembras de estas poblaciones experimentales consiste en que la oviposición se suspende. La dieta limitada a hidratos de carbono influye sobre la propagación viral en una forma similar al aumento de la temperatura. La dieta carente de proteínas puede constituir otra característica ambiental importante entre los factores que disminuyen la probabilidad de la propagación del virus.

Existe otro factor genético del virus que afecta la eficiencia de la penetración del virus en las ovogonias, en las hembras no estabilizadas, modificando su transmisión hereditaria. El factor g^- interfiere con dicha transmisión impidiéndola por completo en las hembras no estabilizadas. No obstante, la presencia del factor g^- no impide la continuidad genética de la condición estabilizada.

El alelo f^- produce un complejo de características correlacionadas entre sí, como la propagación lenta del virus, la eficiencia reducida en la infección de las células germinales, la valencia baja de los machos estabilizados y una tendencia notable hacia la interrupción de la condición estabilizada. Existen varios alelos f^- que determinan diversos grados de intensidad en la manifestación de las características citadas. El locus (o los loci) f es especialmente inestable y la deriva genética de líneas estabilizadas f^+ hacia líneas f^- tiene lugar con cierta frecuencia en las poblaciones experimentales.

El virus sigma se puede inocular en un amplio rango de genotipos de *Dro-*

sophila melanogaster. Así se ha logrado infectar a varias líneas, tanto silvestres como mutantes. Por otra parte, en poblaciones naturales, el virus genético sigma sólo se había demostrado en *D. melanogaster*, con anterioridad a las búsquedas sistemáticas en otras especies del género (L' Hérítier, 1958). En el presente trabajo se demostró la presencia del virus en varias especies de *Drosophila*, mediante la prueba directa de la sensibilidad al CO_2 de los adultos colectados.

L'Hérítier (1958) logró la inoculación artificial del virus a *D. simulans*, *D. willistoni*, *D. prosaltans*, *D. gibberosa* y *D. funebris*. En cada caso se obtuvo multiplicación viral en los individuos que, por consiguiente, adquirieron una sensibilidad manifiesta a la exposición al CO_2 . La infección artificial de las células germinales solamente se logró en *D. simulans* y *D. funebris*. En la primera especie se obtuvieron fácilmente líneas estabilizadas, mientras que en la segunda solamente se lograron descendientes sensibles en la condición no estabilizada.

En el presente trabajo se describe la distribución de la sensibilidad al CO_2 de *D. melanogaster* en 10 localidades de la ciudad de México, así como la variación del mismo fenómeno en el tiempo, durante un lapso de 12 meses; se discute, además, la estructura de la población estudiada y su subdivisión en micropoblaciones, aplicando los principios derivados de los estudios sobre el alelismo en las poblaciones naturales y sobre la movilidad de los adultos de *D. melanogaster*.

MATERIALES Y TÉCNICAS

Se colectaron adultos de *Drosophila* en 10 localidades situadas en el suroeste de la ciudad de México, principalmente en jardines, patios y cocinas. La distancia entre los sitios de colecta quedó com-

prendida entre 0.92 y 22.00 km. Para el propósito se improvisaron trampas con frascos lecheros de $\frac{1}{4}$ de litro con rebandas de melón fresco en el fondo, que se conservaron de 48 a 72 horas en cada

lugar, cerrándose con tapones de polietileno para su traslado al laboratorio. La colecta comprendió un lapso de 12 meses, a partir de junio de 1969 hasta el mes de mayo de 1970, probándose únicamente la sensibilidad al CO_2 de los adultos colectados, ya que las condiciones de los cultivos en el laboratorio influyen notablemente sobre la persistencia y sobre la transmisión hereditaria del virus sigma. Los individuos colectados se extrajeron de las trampas mediante una aspiradora al vacío para facilitar mediante el examen al microscopio, la separación de *D. melanogaster* de los adultos de las otras especies de *Drosophila* colectados en la misma trampa.

La identificación de los individuos portadores del virus sigma se hizo en

forma rutinaria exponiendo a los adultos a una atmósfera concentrada de CO_2 a la temperatura de 8°C , dentro de un tubo de ensaye sumergido hasta la mitad en un frasco con agua, conservado en un refrigerador. En estas condiciones todas las moscas pasan inmediatamente a un estado de narcosis característico, que persiste mientras el sistema se regresa al refrigerador donde se prolonga la exposición al CO_2 a la temperatura de 8°C durante 15 minutos. Al volver a las condiciones del laboratorio los individuos inmóviles se cubren con un frasco invertido, registrándose después de una hora el número de individuos sensibles y de individuos resistentes a la exposición al bióxido de carbono.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las características de una población mendeliana en la que los procesos evolutivos tienen su óptima oportunidad de ocurrencia fueron definidas y analizadas detalladamente por Wright (1955). El modelo se refiere a subgrupos aislados hasta cierto grado, entre los que existe alguna oportunidad para los cambios en frecuencias génicas, debidos tanto a las diferencias ambientales existentes entre las subpoblaciones como a los procesos que ocurren al azar. En el mismo modelo se ponderan las fuerzas selectivas (selección, migración y mutación) comparándolas con los factores dispersivos como son las fluctuaciones en las mismas fuerzas directivas y la deriva genética debida al tamaño reducido de las subpoblaciones. Es evidente que, mientras los cambios en las frecuencias génicas son mayores en las poblaciones más pequeñas, las modificaciones en los coeficientes de selección pueden tener un efecto semejante en las poblaciones mayores.

El trabajo inicial de Wright (1951) promovió la elaboración de modelos ex-

plicativos del aislamiento y de la diferenciación en función de la distancia que separa a las subpoblaciones. El modelo más sencillo, denominado insular, asume que cada subpoblación (*deme*) recibe emigrantes de una pila genética cuyas frecuencias génicas son el promedio de las frecuencias génicas de todos los *demes*. En dicho modelo, una emigración reducida es suficiente para limitar la diferenciación local. No obstante, es de esperarse que existe emigración entre *demes* contiguos, cuyas frecuencias génicas tenderían a igualarse, de manera que el efecto de la emigración resultaría a su vez, menos notable. En el mismo modelo insular se asume que la totalidad de la población tiene una estructura homogénea, aunque la descendencia en cada generación pueda recorrer cierta distancia, alejándose de sus progenitores. Si el grado de dispersión está restringido de tal manera que los progenitores de un individuo están distribuidos al azar dentro de una área determinada, el grado de diferenciación

local estaría relacionado con el tamaño efectivo del área de distribución.

Malécot (1948) analizó la correlación entre el parentesco y las frecuencias génicas en función de la distancia. Su modelo asume una población grande de densidad homogénea con una distancia de dispersión reducida en cada generación, y con mutaciones contingentes, o bien con el equivalente formal, que es un grado alto de dispersión. Malécot obtuvo soluciones específicas para dos casos limitantes: a) individuos tan separados, que la probabilidad para tener un progenitor común, es insignificante. En este modelo el grado de parentesco o la correlación en frecuencias génicas decrece exponencialmente con la distancia; b) individuos cuyos progenitores provienen del mismo lugar. En este segundo caso el parentesco está en función del tamaño del área de distribución.

Nueve de los sitios de colecta de *Drosophila* que se estudiaron en el presente trabajo están separados por distancias que fluctúan entre 0.92 y 11.40 km. Los individuos en cada localidad, o el conjunto que comprende a varias localidades cercanas, constituye una micropoblación que equivale a la subdivisión de una subpoblación, según el concepto de Wright, puesto que las poblaciones de *Drosophila* están divididas en unidades de dispersión, entre las que la combinación potencial entre genotipos, depende de la distancia que las separa, por lo que es posible explicar la interdependencia en las frecuencias génicas de las micropoblaciones, así como su relación con las frecuencias génicas en las subpoblaciones y con las de la población total.

Las conclusiones obtenidas en los numerosos estudios de frecuencias génicas en subpoblaciones contribuyen al entendimiento de la distribución de las frecuencias de individuos sensibles al CO₂ en el espacio y en el tiempo, que es el propósito fundamental del presente trabajo.

El aspecto más evidente en un primer examen es la notable variabilidad en el porcentaje de individuos sensibles al CO₂, aun entre localidades muy cercanas, que pueden ser resultantes, en parte, del aislamiento relativo entre las micropoblaciones (Fig. 3, tabla 1). Las conclusiones son tentativas, dada la variabilidad en los genotipos de *Drosophila* que favorecen o que impiden la propagación genética del virus. Dicha variabilidad genotípica parece tener, por otra parte, un valor adaptativo que no es neutral, aunque su expresión fenotípica se limite aparentemente a la posibilidad de propagación del virus hereditario, lo que explicaría su distribución al azar en las micropoblaciones, aunque no las diferencias tan notables entre micropoblaciones muy cercanas entre sí.

El comportamiento del virus sigma es afectado por múltiples factores genéticos del huésped, ya que prácticamente cualquiera expresión cuantitativa resultante de la interacción entre las dos entidades depende del genotipo de *Drosophila*. Se han encontrado diferencias significativas entre algunas características en las líneas que se han examinado, como el tiempo de incubación posterior a la inyección del extracto del mismo tipo de virus infeccioso a diversas líneas, la valencia de los machos estabilizados y la aparición de individuos aberrantes resistentes en las líneas estabilizadas.

Existen algunas líneas de *Drosophila melanogaster* que no favorecen al cultivo del virus. Guillemain (1953) desarrolló una extensa investigación sobre el carácter "refractario", debido al gene semi-dominante re_1 situado en el cromosoma II. Aunque no se han hecho estudios profundos sobre la distribución de este gene, es evidente que los genes "refractarios" son frecuentes en las poblaciones naturales de *Drosophila melanogaster*, ya que en algunas localidades se han encontrado individuos sensibles, resistentes y refractarios, lo que indica que los factores pre-

sentes en el genotipo del huésped que controlan el desarrollo del virus no son completamente neutrales en su valor adaptativo, dada su persistencia en las poblaciones naturales. El fenómeno es paralelo a otros tipos de infección, ya que la resistencia genética de pendiente de un solo factor mendeliano, contra algunos parásitos, es bien conocida en muchos organismos. La presencia de individuos "refractarios" y su proporción en las poblaciones naturales de *Drosophila* debe ser uno de los factores dinámicos principales que limitan la propagación del virus.

Baumiller (1967) estudió la relación entre la duración del estado embrionario y del desarrollo larvario de individuos portadores de mutaciones en condición heterocigótica y la presencia del virus. Los individuos heterocigóticos con mutaciones inducidas por irradiación tienen un desarrollo retardado que incluye a los estados embrionario y larvario (Baumiller, 1963; Pulitzer, 1966). Este retardo es mayor cuando los mutantes heterocigóticos se desarrollan en un ambiente o con un genotipo desfavorable, como son la alimentación limitada y la carga genética (Herskowitz y Baumiller, 1959; Baumiller y Herskowitz, 1960). Como es también más lento el desarrollo que transcurre antes de la eclosión del huevecillo debido a la infección con el virus sigma (Seecof, 1964), se hicieron experimentos (Baumiller, 1967) para probar el efecto de la infección, encontrándose que en los individuos estabilizados es menor el retardo causado por el virus, que en los individuos no estabilizados.

A partir de las investigaciones de Goldstein (1949) se ha explorado la variación genética del virus sigma, dada la posibilidad de aislamiento y propagación de líneas dotadas con potencialidades genéticas diversas, algunas de las que están presentes en las poblaciones naturales, ya que el extraído de líneas silvestres de *Drosophila* no es genéticamente

uniforme, por lo que tanto la variabilidad genética del virus como la del huésped deben ser consideradas.

En las poblaciones naturales también deben considerarse algunos atributos comunes, como son los vectores del virus. En la presente investigación fue muy frecuente el hallazgo de ácaros (*Histiostoma sp.*), adheridos al tórax y al abdomen de los adultos de *Drosophila*. Los ectoparásitos mencionados proliferaron rápidamente cuando contaminaron accidentalmente los cultivos de líneas de *Drosophila*, observándose que, inclusive se alimentan de los huevecillos de *D. melanogaster* que quedan expuestos en la superficie del medio de los cultivos. La propagación de los virus en sus vectores, incluyendo los que son parásitos de plantas, no producen, en general, síntomas patológicos notables en tales vectores que pueden transmitir las partículas virales a sus huevecillos durante muchas generaciones en líneas maternales.

El diseño de un modelo explicativo, resultante de un conjunto de interacciones tan complejas, parece imposible. La distribución del carácter sensibilidad al CO₂ se examina en el laboratorio mediante exposición al gas en una concentración que no se presenta en las poblaciones naturales, por lo que el siguiente análisis pretende aclarar únicamente las diferencias manifiestas entre las micropoblaciones, así como la variación observada en la proporción de individuos sensibles en las mismas micropoblaciones durante diferentes épocas del año.

Es también pertinente señalar que las micropoblaciones estudiadas forman parte de una población urbana, localizada en un sector de una típica ciudad moderna con aglomeración de viviendas, edificios, fábricas, etcétera, cuyo conjunto ha modificado profunda e irregularmente el ambiente natural de las especies de *Drosophila*. La reducción en áreas con vegetación limitó los sitios de colecta a pequeños jardines, patios, cocinas y sitios

Loc.	JUNIO		JULIO		AGOSTO		SEPTIEMBRE		OCTUBRE		NOVIEMBRE	
	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.
1	181/6	3.3 ±1.32	101/6	6.3 ±2.41	1204/60	5.0 ±0.62	2673/190	7.1 ±0.50	516/53	10.2 ±1.77	101/3	3.0 ±1.67
2	431/51	11.8 ±1.55	375/51	13.6 ±1.76	435/62	14.2 ±1.69	74/8	10.9 ±3.6	32/5	15.6 ±6.41	—	—
3	175/13	7.4 ±1.97	676/72	10.7 ±1.18	169/30	17.7 ±2.93	301/34	11.3 ±1.82	24/1	4.8 ±4.04	—	—
5	—	—	260/29	11.1 ±1.94	121/12	9.9 ±2.71	32/5	15.9 ±6.41	—	—	—	—
9	21/0	0.0	133/16	12.0 ±2.81	—	—	115/5	4.3 ±1.89	34/1	3.0 ±2.88	—	—
13	113/52	46.0 ±4.68	—	—	158/25	15.8 ±2.90	35/5	14.2 ±5.90	—	—	—	—
19	—	—	121/17	14.0 ±3.31	100/6	6.1 ±2.37	265/19	7.2 ±2.49	238/17	7.1 ±1.66	64/1	1.5 ±1.51
20	—	—	483/60	12.4 ±2.25	96/8	8.3 ±2.81	62/11	17.8 ±4.84	63/7	11.2 ±3.95	—	—
21	—	—	147/25	17.0 ±3.17	124/13	10.5 ±2.74	259/17	6.5 ±1.53	—	—	—	—
34	—	—	—	—	—	—	—	—	65/3	4.7 ±4.80	—	—

Loc., Localidad; c. s., cociente de sensibilidad (individuos tratados/individuos sensibles); p. s., porcentaje de sensibilidad ± error estándar; Prom. p. s., p.

D₂ DE *D. MELANOGASTER*

DICIEMBRE		ENERO		FEBRERO		MARZO		ABRIL		MAYO		TOTAL	Prom. p. s.
c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.		
208/3	1.4 ±0.31	—	—	183/6	3.2 ±1.21	129/4	3.1 ±1.53	423/6	1.4 ±3.79	1145/72	6.3 ±0.71	6864	4.99 ±0.26
110/10	9.1 ±0.9	—	—	—	—	179/5	2.7 ±1.21	358/31	8.7 ±1.48	—	—	1994	9.78 ±0.66
28/4	14.2 ±6.59	—	—	—	—	—	—	76/20	26.3 ±5.04	43/25	58.1 ±7.52	1492	18.71 ±1.01
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	413	12.20 ±1.61
22/1	4.5 ±4.41	—	—	—	—	25/0	0.0	217/48	22.1 ±2.81	87/25	29.4 ±5.15	654	12.41 ±1.29
51/1	1.9 ±1.91	—	—	—	—	20/1	5.0 ±4.87	37/2	5.4 ±3.71	—	—	414	15.17 ±1.76
—	—	—	—	—	—	—	—	46/12	26.2 ±6.46	—	—	834	10.28 ±1.05
—	—	—	—	—	—	—	—	163/6	3.6 ±1.45	—	—	867	10.62 ±1.05
—	—	—	—	—	—	—	—	200/23	11.5 ±2.25	33/6	18.1 ±6.70	763	12.70 ±1.21
14/2	14.2 ±9.32	—	—	34/2	5.8 ±4.00	—	—	231/9	3.8 ±1.25	20/0	0.0	364	10.55 ±1.64
												14,659	11.74 ±0.27

promedio del porcentaje de sensibilidad ± error estándar.

de acumulación de desperdicios, que son los lugares donde *D. melanogaster* encuentra un ambiente apropiado para su alimentación y reproducción. No obstante, la proporción de individuos de *D. melanogaster* en relación con otras especies colectadas en las mismas trampas: *D. busckii*, *D. hydei*, *D. immigrans* y *D. pseudoobscura* (tablas 3 y 4), durante 6 meses indica la notable adaptabilidad de *D. melanogaster* a las condiciones urbanas. Por otra parte, se desconoce el efecto que tienen los factores urbanos sobre la movilidad de los individuos de *Drosophila*, que es en este caso, uno de los componentes más significativos de la interacción entre las micropoblaciones analizadas.

Golubovsky (1966) examinó dos subpoblaciones de *D. melanogaster* en dos localidades situadas en Uman, Ucrania, comparando las frecuencias de mutaciones letales, así como el intra y el interalelismo presente en las dos subpoblaciones. Los dos sitios de colecta, localizados en fábricas de elaboración de productos frutales, estaban separados por una distancia de 5 km, que corresponde a la migración máxima de *D. melanogaster* en el periodo del año en que la temperatura permite la movilidad de los adultos (Dobzhansky y Wright, 1943). Las diferencias encontradas entre las dos subpoblaciones son una manifestación del aislamiento espacial, aunque ambas unidades tienen una pila genética muy semejante a la población total. La frecuencia de mutaciones letales y semiletas dentro de cada subpoblación es similar; el porcentaje de alelismo entre las mutaciones letales en individuos procedentes de las dos subpoblaciones es mayor que el porcentaje de alelismo entre las mutaciones letales contenidas en cada subpoblación, y las mutaciones letales que se recobraron con mayor frecuencia en la población total, son las que están, asimismo, en mayor proporción en cada una de las dos subpoblaciones.

No obstante, existen diferencias genéticas entre las dos subpoblaciones, ya que las 58 mutaciones letales entre los 1,002 individuos colectados en la subpoblación I se originaron en modificaciones de 44 genes, mientras que las 51 mutaciones letales entre los 1,158 individuos colectados en la subpoblación II se produjeron por la alteración de 28 genes.

La distribución de mutaciones letales en las dos subpoblaciones de Uman estudiadas por Golubovsky (1966) es semejante a las que determinó Oshima (1966) en las subpoblaciones de Kofu y Katsunama, en Japón. Los porcentajes de alelismo dentro de las subpoblaciones de Kofu y de Katsunama son respectivamente de 3.58 y 2.92%, mientras que el mismo parámetro entre las dos subpoblaciones es de 3.30%. La distancia entre Kofu y Katsunama es tres veces mayor (15 km) que la que separa a las dos subpoblaciones de Uman; no obstante, los viñedos, que abundan entre las dos localidades, facilitan la comunicación entre las subpoblaciones, aunque se requieran varias generaciones para que ocurra dicho evento, dadas las estimaciones calculadas por varios autores para la movilidad de *D. melanogaster*.

La tabla I contiene los datos sobre las colectas, así como los porcentajes de sensibilidad al CO₂, y su promedio en el lapso comprendido entre el mes de junio de 1969 y el mes de mayo de 1970, en las diez localidades estudiadas. El número de individuos capturados difiere, a veces considerablemente, entre los sitios de colecta, debido principalmente a la variación en las condiciones que propician la captura de *Drosophila*, al número de trampas en cada localidad, a la densidad de las poblaciones en las diversas zonas de la ciudad, etcétera. Por otra parte, las colectas en la localidad I reflejan la variación de la densidad relativa de la micropoblación en dicho lugar, en el transcurso de un año, puesto que en esta localidad se controló en una forma efi-

ciente la colecta, colocando en el mismo lugar del jardín de una casa habitación, de 12 a 14 trampas que se renovaron regularmente en periodos de 48 a 72 horas durante todo el año.

La población alcanzó su densidad mayor entre los meses de junio a septiembre (Fig. 2, tabla 2). La colecta durante este periodo en la localidad 1 reunió un número de individuos equivalente al 57.95% de la colecta anual en dicha localidad.

Para el cálculo de los porcentajes de sensibilidad que figuran en la tabla 1, no se incluyeron las colectas mensuales muy pequeñas de algunos sitios, exceptuando a la localidad 34, puesto que se pueden obtener datos erróneos, cuando las muestras son muy pequeñas. El promedio de los porcentajes mensuales de sensibilidad en la colecta total de 14,659 individuos probados en su sensibilidad al CO_2 , es de 11.74 ± 0.27 . No obstante, la variabilidad entre localidades es en algunos casos muy amplia, con una diferencia extrema entre los valores de 4.99 ± 0.27 en la localidad 1 y de 18.71 ± 1.01 en la localidad 3. Ambos sitios están separados por 4.70 km, que es una distancia relativamente pequeña dentro de la población total (Fig. 3).

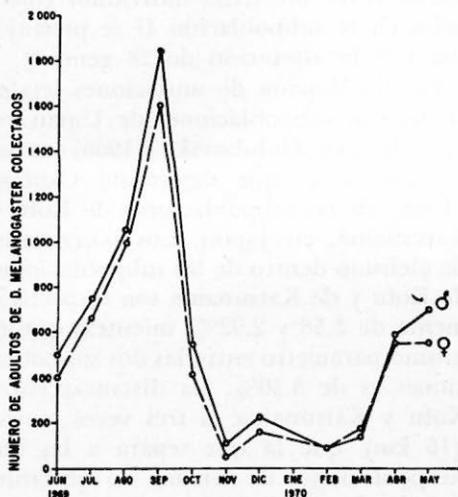


Fig. 2. Número de adultos de *D. melanogaster* colectados en las localidades 1, 2, 3, 9, 13 y 19.

TABLA 2

SENSIBILIDAD AL CO_2 DE INDIVIDUOS DE *D. MELANOGASTER* COLECTADOS EN LAS LOCALIDADES: 1, 2, 3, 9, 13 y 19

	JUNIO		JULIO		AGOSTO		SEPTIEMBRE		OCTUBRE		NOVIEMBRE	
	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.
♂	498/70	14.06 ±1.66	742/88	11.86 ±1.49	1,063/99	6.18 ±0.99	1,855/179	9.64 ±0.75	556/44	7.91 ±1.33	106/2	1.89 ±1.31
♀	402/52	12.49 ±2.12	664/71	10.69 ±1.15	1,003/85	8.47 ±0.71	1,608/116	7.21 ±0.65	415/33	7.95 ±1.37	59/2	3.39 ±2.16
	DICIEMBRE		ENERO		FEBRERO		MARZO		ABRIL		MAYO	
	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.
♂	230/5	2.17 ±1.77	—	—	90/3	3.33 ±1.88	144/5	3.47 ±1.52	597/78	13.07 ±1.55	710/62	8.73 ±1.78
♀	167/3	1.80 ±1.58	—	—	93/3	3.23 ±1.82	175/5	2.86 ±1.60	560/53	9.46 ±1.46	565/61	10.80 ±1.90

c. s., cociente de sensibilidad (individuos tratados/individuos sensibles); p. s., porcentaje de sensibilidad \pm error estándar.

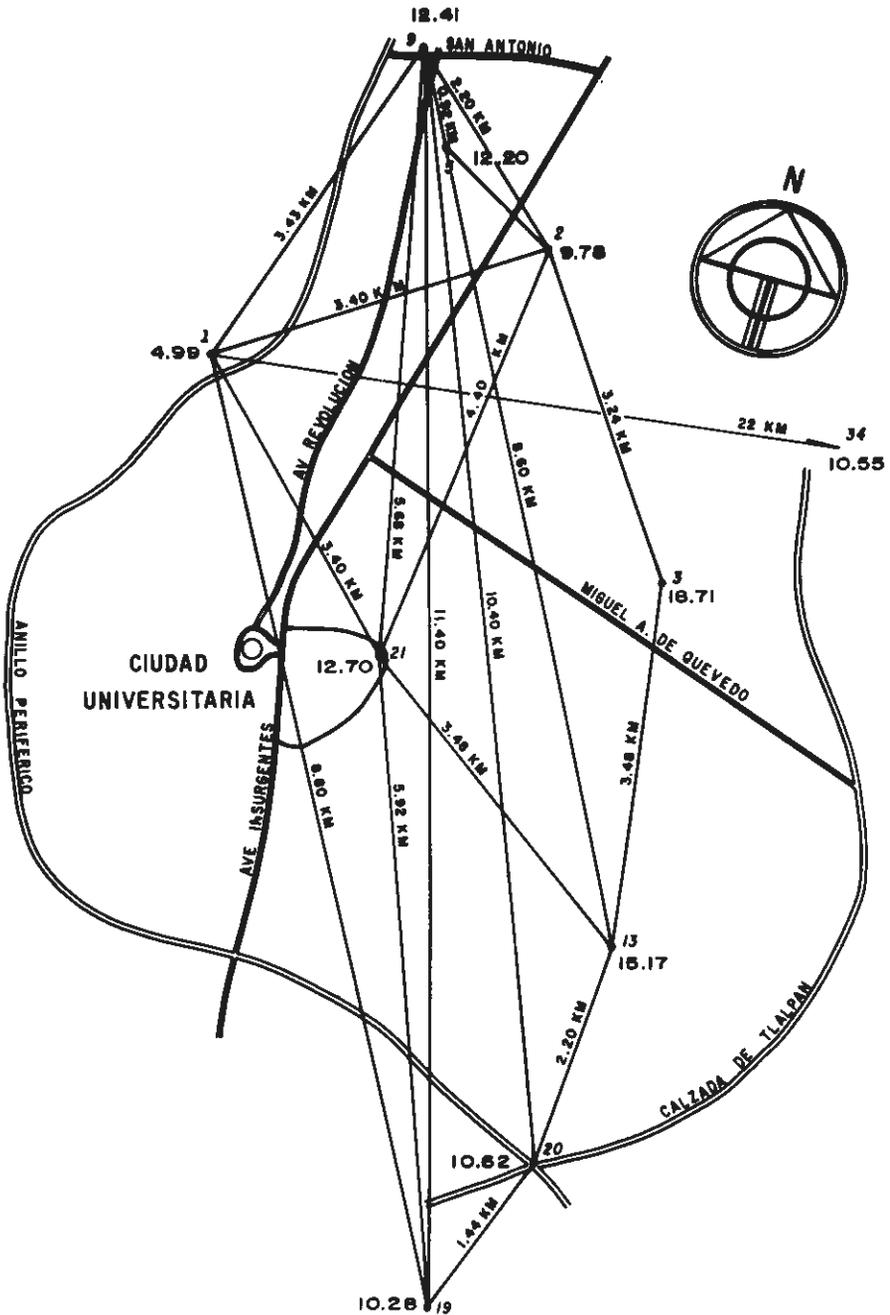


Fig. 3. Promedio de los porcentajes de sensibilidad registrados en el lapso de junio de 1969 a mayo de 1970.

Las variaciones del porcentaje de sensibilidad entre las micropoblaciones se puede explicar tentativamente, en función de la deriva genética de los individuos cuyo fenotipo propicia la propagación del virus. Asimismo, se ha señalado la posibilidad de que los factores del genotipo del huésped que controlan el crecimiento del virus no tengan un valor adaptativo neutral. El grado de aislamiento resultante de la reducida movilidad en los adultos de *Drosophila* es otro componente a considerar, si se trata de explicar las diferencias tan pronunciadas entre algunas de las micropoblaciones analizadas.

Al examinar la figura 3 también es notable el gradiente en porcentaje de sensibilidad entre los sitios de colecta, en la dirección aproximada este-oeste a partir de la localidad 13, exceptuando los sitios 2 y 5. La localidad 34 está muy distante de la población en estudio. Para explicar la disminución gradual de individuos sensibles en la dirección citada, se puede pensar en el efecto de la emigración a partir de la micropoblación que incluye a la localidad 3. Las comunicaciones de Golubovsky (1966) y de Oshima (1966) sobre el alelismo entre subpoblaciones de *D. melanogaster* separadas por 5 km y por 15 km respectivamente, demuestran el intercambio génico entre subpoblaciones distantes.

Los factores ambientales que prevalecen en la periferia de la población total, en la zona donde queda incluida la localidad 1, pueden contribuir, en otra forma, a la integración del gradiente que se considera. Una fracción significativa de los individuos colectados en la localidad citada, provienen de la zona periférica a la ciudad donde hay abundante vegetación (con predominio de: *Cupressus lindleyi* Krotzsch, *Casuarina equisetifolia* L., *Eucalyptus globulus* L. y *Schinus molle* L.) y viviendas muy escasas. En esta zona, contigua a la localidad 1, que es la que mostró una pro-

porción menor de individuos sensibles, las condiciones ecológicas son muy diferentes a las de otras localidades donde la vegetación queda limitada a los jardines públicos y privados que van disminuyendo en la dirección oeste-este.

A la fecha no se ha examinado el efecto de los componentes artificiales de las zonas urbanas sobre *Drosophila*, aunque se conoce el papel limitante que tiene la carencia de proteínas en la dieta de *D. melanogaster* sobre la propagación del virus sigma. Los substratos con fermentación intensa, como los desperdicios de los productos empleados en la alimentación, sobre todo las frutas y otros desechos orgánicos, son más abundantes en la ciudad que en la zona periférica del suroeste, escasamente poblada por el hombre. La alimentación y reproducción de *D. melanogaster* está restringida a dichos substratos que favorecen a la multiplicación del virus sigma en su huésped.

En favor del mismo argumento está la notable disminución del porcentaje de sensibilidad que tiene lugar durante los meses de noviembre a marzo (Fig. 4, tabla 2), cuando los sitios apropiados

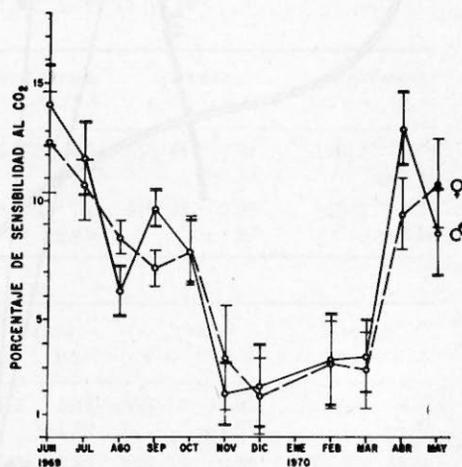


Fig. 4. Porcentaje de sensibilidad al CO₂ en los adultos colectados en las localidades 1, 2, 3, 9, 13 y 19. Las líneas verticales equivalen al doble del error estándar.

para la alimentación y propagación de *D. melanogaster* disminuyen por el descenso de la temperatura.

La población estudiada fue diezmada durante el invierno. En la tabla 2 y en la figura 2 se ilustra la disminución general de la población, que imposibilitó las colectas durante el mes de enero. Las poblaciones de *Drosophila* que se reconstruyen a partir de escasos sobrevivientes en cada ciclo anual, deben tener una estructura genética diferente, resultante de la deriva genética inicial, a la que presentan durante los meses de julio a septiembre cuando la densidad de población está en la cúspide. La repoblación depende de la constitución genética de los sobrevivientes, por lo que entre las micropoblaciones en periodo de crecimiento se pueden encontrar patrones diferentes de variación en la frecuencia de algunas características, en cada ciclo anual. En la figura 5 se ilustran las variaciones en la proporción de individuos sensibles al CO₂, que tienen lugar en las micropoblaciones que incluyen a las localidades 3 y 13, separadas por 3.48 km. Los datos están en favor del aislamiento entre ambas micropoblaciones, así como de la deriva genética manifiesta en los patrones de la frecuencia de la sensibilidad al CO₂ durante la fase de crecimiento de dichas micropoblaciones en el transcurso de los primeros meses del año.

Durante el lapso comprendido entre octubre de 1969 y marzo de 1970, se registró el número de individuos de otras especies, colectados en las trampas, y su sensibilidad al CO₂, mediante el procedimiento descrito. Solamente en la localidad 1, no se encontró predominio de *D. melanogaster* (tabla 3). La dispersión de la especie (*Drosophila* sp., grupo *repleta*) predominante en dicha localidad es muy reducida en la zona urbana investigada, ya que únicamente se encon-

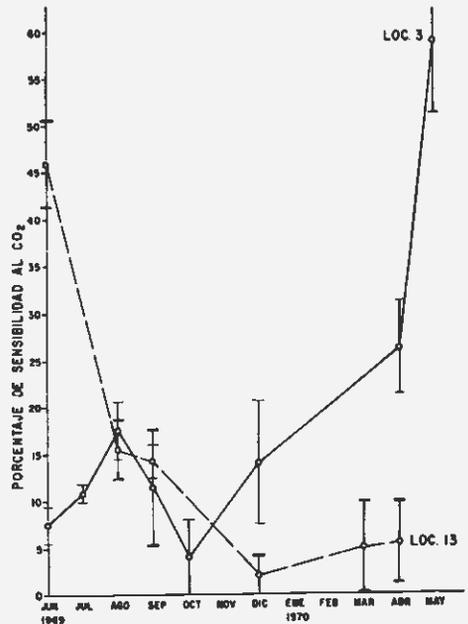


Fig. 5. Diferencias en el porcentaje de sensibilidad entre los adultos colectados en la localidad 3 y en la localidad 13. Las líneas verticales equivalen al doble del error estándar.

traron 39 individuos en dos localidades (9 y 19), y 10 individuos en total en los otros seis sitios de colecta. Es evidente que *Drosophila* sp. (grupo *repleta*) es muy abundante en la zona periférica del suroeste, donde su densidad de población es mayor que la de *D. melanogaster*. Los individuos de las especies *pseudoobscura*, *immigrans*, *hydei* y *busckii*, probablemente provienen, asimismo, de la zona periférica del suroeste.

En la tabla 4 se incluyen los datos sobre la sensibilidad al CO₂ de las especies citadas. Se encontró una mayor proporción de individuos infectados con el virus en *D. immigrans* y en *D. hydei*, que en *D. melanogaster*. Es notable la proporción tan baja de sensibilidad individual al CO₂ en las especies *D. busckii* y *D. pseudoobscura*.

TABLA 3

NÚMERO DE INDIVIDUOS COLECTADOS DE ESPECIES DE *DROSOPHILA*
EN EL LAPSO DE OCTUBRE DE 1969 A MARZO DE 1970

Especie	Loc.	Núm.	esp./mel.	Especie	Loc.	Núm.	esp./mel.
<i>sp. (repleta)</i>	1	2,753	2.42	<i>immigrans</i>	1	250	0.21
	9	20	0.25		9	49	0.60
	19	19	0.06		19	4	0.01
<i>melanogaster</i>	1	1,137	1.00	<i>hydei</i>	1	154	0.14
	9	81	1.00		9	13	0.16
	19	302	1.00		19	0	—
<i>pseudoobscura</i>	1	502	0.44	<i>busckii</i>	1	15	0.01
	9	25	0.31		9	67	0.83
	19	0	—		19	0	—

Loc., Localidad; esp./mel., número de individuos de las especies: *sp.* (grupo *repleta*), *melanogaster*, *pseudoobscura*, *immigrans*, *hydei*, *busckii*/número de individuos de la especie *melanogaster*.

TABLA 4

ESPECIES COLECTADAS EN LA LOCALIDAD 1 EN EL LAPSO
DE OCTUBRE DE 1969 A MARZO DE 1970

Especie	Núm.	Prom. p.s.	Especie	Núm.	Prom. p.s.
<i>immigrans</i>	190	13.17 ±2.48	<i>sp. (repleta)</i>	2,753	3.14 ±0.11
<i>hydei</i>	105	8.20 ±1.89	<i>busckii</i>	103	1.85 ±1.32
<i>melanogaster</i>	1,137	4.21 ±0.27	<i>pseudoobscura</i>	502	0.95 ±0.42

Núm., número de individuos colectados; Prom. p.s., promedio del porcentaje de sensibilidad ± error estándar.

Wallace (1966a) aplicó un modelo teórico a datos experimentales sobre el alelismo en pequeñas poblaciones de *D. melanogaster*, y comprobó que en las mutaciones letales de individuos colectados en tiempos diferentes, el logaritmo de la frecuencia de alelismo debido a intercrusa decrece linealmente en el tiempo.

A partir de postulados empíricos, Wallace (1966b) dedujo que el tiempo pue-

de ser substituido por la raíz cuadrada de la distancia, por lo que el logaritmo de la frecuencia del alelismo debido a intercrusa disminuye linealmente, con la raíz cuadrada de la distancia. Esta relación sencilla fue sugerida por la dispersión de adultos de *D. melanogaster*, que sigue un patrón similar, decreciendo linealmente el número de moscas recapturadas al aumentar la raíz cuadrada de

la distancia a partir del punto de liberación.

En estos estudios de dispersión, a veces se obtienen datos que difieren ligeramente de los valores esperados, en función del tiempo, debido a la aglomeración inicial de individuos en sitios cercanos al centro de liberación durante los primeros días. Cuando el número de moscas liberadas es muy grande, el efecto es más notable, al diferir de la dispersión que es de esperarse en una población normal, en equilibrio.

Dubinín y Tiniakov (1946) encontraron que la dispersión de 100,000 individuos de *D. funebris* fue mucho más intensa que la descrita por Timofeeff-Ressovsky y Timofeeff-Ressovsky (1941a, b) para un número menor de individuos de la misma especie. Asimismo, los experimentos similares realizados con *D. pseudoobscura* sugieren que el efecto de la dispersión es exagerado debido a la sobrepoblación en los sitios cercanos al punto de liberación.

Dobzhansky y Wright (1943) estudiaron la dispersión de *D. pseudoobscura* y de *D. melanogaster*, y compararon los datos de estas dos especies con los obtenidos por Timofeeff-Ressovsky en *D. funebris*. El trabajo de Burla *et al* (1940) señala que la dispersión de *D. willistoni* es mayor que la de *D. funebris* y menor que la de *D. pseudoobscura*. Según las descripciones citadas, la dispersión de *D. melanogaster* es semejante a la de *D. willistoni*. A pesar del notable poder de dispersión (algunos individuos recorren centenares de metros en uno o dos días), se ha demostrado que una proporción mayor al 25% de los individuos de *D. pseudoobscura* colectados en un punto dado proceden de una distancia menor de 25 metros, y una proporción equivalente al 20% procede de una distancia menor de 10 metros. Las colectas de *D. willistoni* revelan que esta especie es aún más sedentaria, ya que una tercera parte de los individuos en una población pro-

cede de un radio menor de 10 metros. La dispersión de *D. melanogaster* es más semejante a lo de *D. willistoni* que a la de *D. pseudoobscura* (Wallace, 1966b).

Uno de los aspectos más interesantes de la relación lineal entre el logaritmo del número de individuos recapturados y la raíz cuadrada de la distancia a partir del punto de liberación, consiste en que la curva transformada tiende al paralelismo con ambos ejes de coordenadas. Bateman (1947, 1950) y Mayr (1954) examinaron la cola horizontal de la curva. El primer autor destaca la ineficacia relativa del aumento de la distancia como barrera en la contaminación de cultivos por varios agentes, mientras que, por su parte Mayr se refiere a las distancias enormes que pueden recorrer los inmigrantes antes de mezclarse con las poblaciones locales de cualquier especie. La curva de dispersión graficada en escala aritmética, indica que solamente una fracción muy reducida de cualquier población está constituida por inmigrantes; no obstante, si un individuo es inmigrante, su sitio de procedencia puede estar muy distante. La misma gráfica, se caracteriza, además de la cola horizontal que es excesivamente larga, por la porción vertical muy cercana al eje de las ordenadas, lo que indica que la mayor parte de los individuos presentes en cualquier lugar, se han originado en la misma localidad, o bien, en un sitio muy cercano. Bateman (1950) señala que este rasgo del patrón de dispersión tiene como efecto la subdivisión de lo que podría parecer una población continua.

El análisis de los patrones de dispersión de *Drosophila*, y en especial la reconstrucción del origen de los individuos colectados en un lugar determinado, explican en parte las frecuencias de alelismo entre poblaciones y dentro de la misma población. Los patrones de dispersión analizados ponen énfasis en la efec-

tiva inmovilidad de una gran parte de las poblaciones, que es una de las causas principales de su subdivisión en micropoblaciones, conservándose, no obstante, un cierto grado de intercrusa, tanto de micropoblación a micropoblación, como de población a población.

La migración entre micropoblaciones de *Drosophila* es más intensa durante el periodo del año en que la densidad de población alcanza su valor máximo. Asumiendo que existe una dispersión de los individuos sensibles al CO₂ a partir de

la localidad 13, donde la concentración de dicha característica es la más alta de la población durante los meses de julio, agosto y septiembre, se calculó la correspondencia con la relación lineal descrita por Wallace (1966b), en función de la distancia. Con los datos contenidos en la tabla 5, cuya distribución en el espacio se ilustra en la figura 6, se encontró una correlación excelente entre la disminución gradual en las frecuencias de sensibilidad al CO₂ entre las localidades 13, 3, 2 y 5.

TABLA 5
SENSIBILIDAD AL CO₂ DE *D. MELANOGASTER*

Loc.	JULIO		AGOSTO		SEPTIEMBRE		SUMA	Prom. p. s.
	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.	c. s.	p. s.		
1	101/6	6.3 ±2.41	1204/60	5.0 ±0.62	2673/190	7.1 ±0.50	3,978	6.13 ±0.37
2	375/51	13.6 ±1.76	435/62	14.2 ±1.69	74/8	10.8 ±3.6	884	12.86 ±1.26
3	676/72	10.7 ±1.18	169/30	17.7 ±2.93	301/34	11.2 ±1.82	1,146	13.20 ±0.99
5	260/29	11.1 ±1.94	121/12	9.9 ±2.71	32/5	15.6 ±6.41	413	12.20 ±1.60
9	133/16	12.0 ±2.81	—	—	115/5	4.3 ±1.89	248	8.15 ±1.73
13	—	—	158/25	15.8 ±2.90	35/5	14.2 ±5.90	193	15.00 ±2.56
19	121/17	14.0 ±3.31	100/6	6.0 ±2.37	265/19	7.1 ±2.49	379	9.03 ±1.46
20	483/60	12.4 ±2.25	96/8	8.3 ±2.81	62/11	17.7 ±4.84	641	12.80 ±1.36
21	147/17	17.0 ±3.17	124/13	10.4 ±2.74	259/17	6.5 ±1.53	530	11.30 ±1.37

Loc., localidad; c. s., cociente de sensibilidad (individuos tratados/individuos sensibles); p. s., porcentaje de sensibilidad ± error estándar; Prom. p. s., Promedio del porcentaje de sensibilidad ± error estándar.

La gráfica de la regresión obtenida que relaciona el logaritmo del porcentaje de individuos sensibles al CO₂ (X 100) con la raíz cuadrada de la distan-

cia entre las localidades 3, 2 y 5 y el centro de dispersión (loc. 13) está ilustrada en la figura 7.

Seecof (1964) estudió la viabilidad de

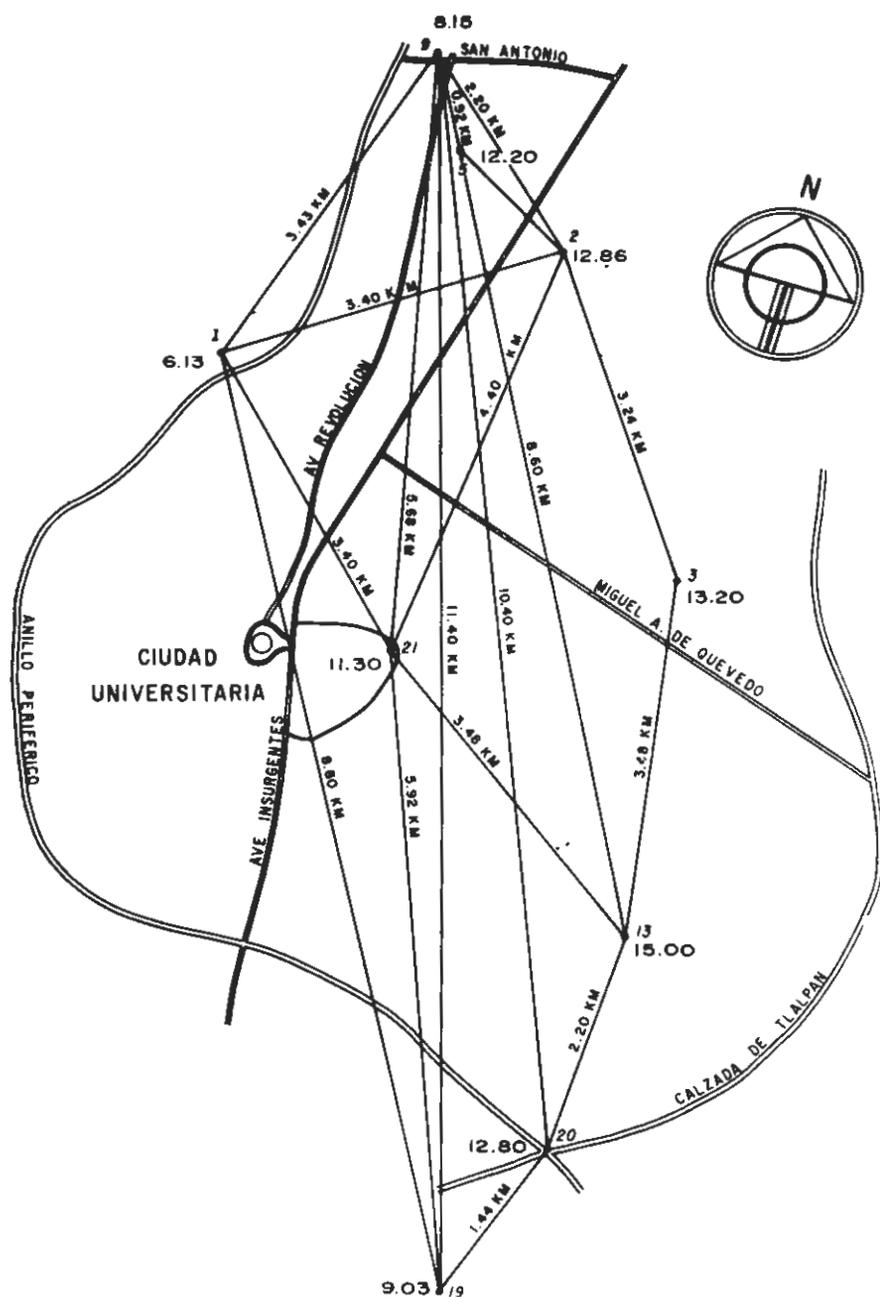


Fig. 6. Promedio de los porcentajes de sensibilidad registrados en el lapso de julio a septiembre de 1969.

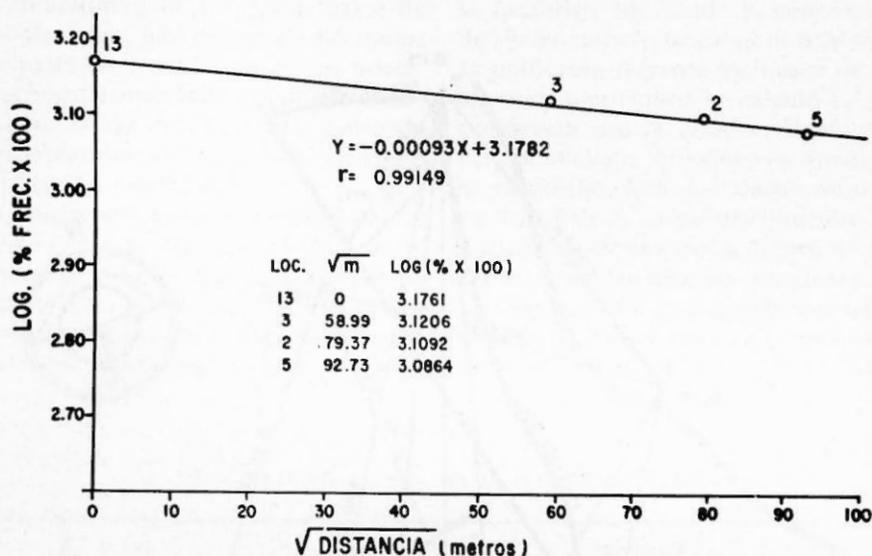


Fig. 7. Regresión del log del porcentaje de sensibilidad al CO_2 (X 100) de individuos colectados en las localidades 2, 3, 5 y 13 sobre la raíz cuadrada de la distancia a la localidad 13.

una línea de *Drosophila melanogaster* con el marcador *w*, contaminada con el virus sigma y encontró que la supervivencia en condiciones normales es menor que la de un testigo silvestre, e interpretó la muerte de los individuos como un efecto fisiológico resultante de la multiplicación del virus, ya que observó una relación directa entre la mortalidad de la progenie infectada y el número de unidades infecciosas heredadas por cada individuo. La diferencia entre la supervivencia de los individuos infectados (0.69) y la de los individuos sin el virus (0.89), es significativa.

En otra serie de experimentos, en los que analizó el efecto de la modificación de varios factores ambientales, la infección se comportó siempre como una condición desventajosa en relación con las variaciones que se ensayaron en los cultivos. Según estos resultados, es inexplicable la persistencia de individuos infectados en las poblaciones naturales. Por otra parte, las condiciones de aglomeración en los cultivos no producen un descenso en la proporción de individuos sensibles, de lo que se infiere la existencia de una ventaja selectiva en favor de los individuos infectados con el virus sigma.

CONCLUSIONES

Del análisis de tres de los factores operantes evaluados, a saber, el aislamiento relativo entre micropoblaciones, resultante a su vez de la movilidad reducida de *D. melanogaster*, y de la deriva genética que tiene lugar a partir del

invierno, se obtienen las conclusiones siguientes que conciernen a la distribución del virus sigma en las micropoblaciones urbanas analizadas.

1. La variabilidad registrada en el porcentaje de individuos sensibles al

CO₂, aun entre localidades muy cercanas, es resultante del aislamiento relativo entre las micropoblaciones, y de la deriva genética que ocurre durante el crecimiento de las poblaciones diezmasdas en el invierno.

2. El promedio de los porcentajes de sensibilidad al CO₂ en los 14,659 adultos de *D. melanogaster* sometidos al tratamiento para demostrar la presencia del virus sigma, es de 11.74 ± 0.26 . El promedio del porcentaje de sensibilidad en cada localidad osciló entre los extremos de 4.99 ± 0.26 y 18.71 ± 1.01 , encontrados respectivamente en dos sitios de colecta que distan entre sí 4.70 km.

3. Entre los individuos procedentes del suroeste de la zona periférica de la ciudad, se encontró el porcentaje menor de sensibilidad al CO₂. Dicha zona, no poblada por el hombre, difiere considerablemente en su ecología del resto de la población estudiada.

4. Dada la resistencia a las temperaturas bajas que exhibe *D. melanogaster* en el laboratorio, el decremento en la densidad de población que tiene lugar durante el invierno puede tener su origen en la escasez de sitios apropiados para la alimentación y para la propagación de la especie durante dicho periodo.

5. *Drosophila* sp. (grupo *repleta*), es más abundante que *D. melanogaster* en la localidad 1, situada en la periferia de la ciudad. La ausencia de dicha especie, en otros sitios de colecta indica que su abundancia en el sector señalado de la población, está limitada por las condiciones ecológicas presentes dentro de la ciudad.

6. Se deben considerar algunos atributos comunes a las poblaciones naturales, como son los vectores del virus. *Histiostoma* sp., es un depredador de *Drosophila*, que abundó en las colectas.

7. Asumiendo que durante los meses en que la densidad de población y la movilidad alcanzan su cúspide, se integran gradientes en el porcentaje de individuos sensibles al CO₂; a partir de un centro de dispersión, se encontró una relación lineal entre la localidad en que el porcentaje de sensibilidad es mayor y la raíz cuadrada de la distancia entre dicha localidad y otros tres sitios de colecta.

8. Los factores presentes en el genotipo del huésped, que controlan el desarrollo del virus, no son completamente neutrales en su valor adaptativo, dada la distribución de la sensibilidad al CO₂ en las micropoblaciones investigadas.

AGRADECIMIENTOS

Se reconoce la valiosa colaboración del doctor M. R. Wheeler, del Departamento de Zoología de la Fundación de Genética en la Universidad de Texas (Austin), quien hizo la determinación de las especies de *Drosophila* estudiadas en el presente trabajo.

Se agradece la colaboración de los miembros del Programa de Genética y

Radiobiología de la Comisión Nacional de Energía Nuclear, quienes hicieron la colecta de *Drosophila* en los sitios de la ciudad de México incluidos en esta investigación.

Se agradece también a la M. en C. Aurora Chimal la determinación de las especies vegetales mencionadas en este trabajo.

LITERATURA

- BATEMAN, A. J., 1947. Contamination of seed crops. III. Relation with isolation distance. *Heredity* 1: 303-306.
- BATEMAN, A. J., 1950. Is gene dispersion normal? *Heredity* 4: 353-363.
- BAUMILLER, R. C., 1963. Developmental effects of X-ray induced euploid and near euploid mutants in heterozygous condition in *Drosophila melanogaster*. I. Delay in egg hatching and larval delay and death prior to pupation. *Genetics* 48: 263-272.
- BAUMILLER, R. C., 1967. Effect of sigma virus on developmental delay in *Drosophila melanogaster* caused by X-ray induced mutants in heterozygous condition. *Mutation Res.* 4: 831-836.
- BAUMILLER, R. C. e I. H. HERKOWITZ, 1960. The relation between phenotypic detriment of heterozygous mutations and genetic load in *Drosophila* (Abstr.). *Genetics* 45: 974-975.
- BURLA, L., A. B. DACUNHA, A. G. L. CAVALCANTI, TH. DOBZHANSKY y C. PAVAN, 1940. Population density and dispersal rates in Brazilian *Drosophila willistoni*. *Ecology* 31: 393-404.
- DOBZHANSKY, TH. y S. WRIGHT, 1943. Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *D. pseudoobscura*. *Genetics* 28: 304-340.
- DUBININ, N. P. y G. G. TINIAKOV, 1946. Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. *Genetics* 31: 537-545.
- FÉLIX, R. y J. GUZMÁN, 1970. Distribución de la sensibilidad al CO₂ (virus sigma) en poblaciones de *Drosophila melanogaster* en la ciudad de México. I. *Simp. Mex. Mut. Col. Post. Esc. Nat. Agric. México*. (En prensa).
- GOLDSTEIN, L., 1949. Contribution a l'étude de la sensibilité héréditaire au gaz carbonique chez la Drosophile. Mise en évidence de une forme nouvelle du génoide. *Bull. Biol.* 83: 177-188.
- GOLUBOVSKY, M. D., 1966. Distribution of allelism of autosome lethals in two isolated subpopulations of a natural population of *Drosophila melanogaster* from Uman (The Ukraine). *Genetika* 11: 88-99.
- GUILLEMAIN, A., 1953. Découverte et localisation d'un gene empêchant la multiplication du virus de la sensibilité héréditaire au CO₂ chez *Drosophila melanogaster*. *C. r. Acad. Sci. Paris* 236: 1085-1086.
- HERKOWITZ, I. H. y R. C. BAUMILLER, 1959. Phenotypic effects of heterozygous, X-ray induced mutants in *Drosophila*. *Science* 130: 162-163.
- KALMUS, H., R. FÉLIX, R. VILLALOBOS-PIETRINI y V. M. SALCEDA, 1963. Distribución de la sensibilidad al CO₂ en la ciudad de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* 34: 85-41.
- L'HÉRITIER, P., 1958. The hereditary virus of *Drosophila*. *Adv. Virus Res.* 5: 195-245.
- L'HÉRITIER, P. y H. DE SCOEUX, 1947. Transmission par greffe et injection de la sensibilité au CO₂ chez la Drosophile. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 81: 70.
- L'HÉRITIER, P. y N. PLUS, 1963. The relationship of hereditary virus of *Drosophila* to its host. In: Harris, R. J. C. (Ed.) *Biological Organization at the Cellular and Supercellular Level*. Academic Press, Londres; pp. 59-71.
- L'HÉRITIER, P. y G. TEISSIER, 1937. Une anomalie physiologique chez la Drosophile. *C. r. Acad. Sci. Paris* 205: 1099-1101.
- L'HÉRITIER, P. y G. TEISSIER, 1945. Transmission héréditaire de la sensibilité au gaz carbonique chez *Drosophila melanogaster*. *Publ. Lab. École Norm. Sup. Paris* 1: 35-74.
- MALÉCOT, G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris.
- MAYR, E., 1954. Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J., A. C. Hardy y E. B. Ford (Eds.) *Evolution as a process*. Allen & Unwin, Londres; pp. 205-235.
- OSHIMA, C., 1966. Persistence of some recessive lethal genes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. In: Honcariv, R. (Ed.) *Mutation in Population*. Academia House Czechoslovak Academy of Science, Praga.
- PULTZER, J. F., 1966. X-ray induced mutability of polygenes controlling hatchig time in *Drosophila melanogaster*. *Mutation Res.* 3: 158-166.
- SEECOF, R. L., 1964. Deleterious effects on *Drosophila* development associated with the sigma virus infection. *Virology* 22: 142-148.
- SIGOT, A., 1953. Contribution a l'étude de la sensibilité héréditaire au gaz carbonique chez la Drosophile. Influence de divers facteurs sur la transmission de la sensibilité par les males. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 87: 335-413.

- SONNEBORN, T. M., 1959. Kappa and related particles in *Paramecium*. *Adv. Virus Res.* 6: 229-356.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W. y H. A. TIMOFEEFF-RESSOVSKY, 1941a. Populations genetische Versuche an *Drosophila*. I. Zeitliche und raumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*. Arten über das Gelände. *Z. indukt. Abstamm.-u. Vererblehre.* 79: 28-34.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W. y H. A. TIMOFEEFF-RESSOVSKY, 1941b. Populations genetische an *Drosophila*. II. Aktionsbereiche von *D. funebris* und *D. melanogaster*. *Z. indukt. Abstamm.-u. Vererblehre.* 79: 35-43.
- WALLACE, B., 1966a. Distance and the allelism of lethals in a tropical population of *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* 100: 565-578.
- WALLACE, 1966b. On the dispersal of *Drosophila*. *Am. Nat.* 100: 551-563.
- WRIGHT, S., 1951. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- WRIGHT, 1955. Classification of the factors of evolution. In: Brehme, W. K. (Ed.) *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* XX. The biological laboratory. Cold Spring Harbor, Nueva York; pp. 16-24.