



**Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo**

---

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería  
Área Académica de Biología  
Licenciatura en Biología

**Evaluación del efecto de reproducción endogámica intensa sobre  
el fenotipo de linajes de *Drosophila melanogaster***

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
**LICENCIADA EN BIOLOGÍA**

PRESENTA

**MARIANA EDITH HERNÁNDEZ ORTEGA**

**Director de tesis: Biol. Ulises Iturbe Acosta**

Mineral de la Reforma, Hidalgo

2016



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO**  
**Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería**  
*Institute of Basic Sciences and Engineering*  
**Área Académica de Biología**  
*Biology Department*

**M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO**  
**DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR, UAEH.**  
**PRESENTE**

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología **Mariana Edith Hernández Ortega**, quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado “Evaluación del efecto de la reproducción endogámica intensa sobre el fenotipo de linajes de *Drosophila melanogaster*”, después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE: Dr. Juan Carlos Gaytán Oyarzún

SECRETARIO Biol. Ulises Iturbe Acosta

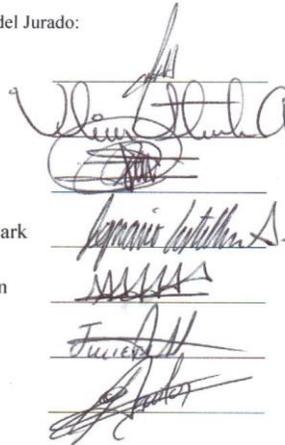
PRIMER VOCAL: Biol. Ricardo León Rico

SEGUNDO VOCAL: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

TERCER VOCAL: Dra. América Nitxin Castañeda Sortibrán

PRIMER SUPLENTE: M.en C. Julieta Asiain Álvarez

SEGUNDO SUPLENTE: Dr. Pablo Octavio Aguilar



Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi más atenta consideración.

**ATENTAMENTE**  
**“AMOR, ORDEN Y PROGRESO”**  
**Mineral de la Reforma, Hidalgo a 09 de Noviembre de 2016**



**BIOL. ULISES ITURBE ACOSTA**  
**COORDINADOR DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**



Ciudad del Conocimiento  
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5  
 Colonia Carboneras  
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184  
 Tel. +52 771 7172000 exts. 6640 y 6642. Fax 2112  
 aab\_icbi@uaeh.edu.mx

[www.uaeh.edu.mx](http://www.uaeh.edu.mx)

# Agradecimientos

Agradezco al Biol. Ulises Iturbe Acosta, director de este trabajo, quien es además mi tutor, maestro y amigo. Agradezco toda la confianza depositada en mí para realizar este trabajo. Por echarme porras aun cuando creía que no había solución. Por todo el conocimiento a lo largo de la licenciatura. Por despertar en mí el amor por la Biología Evolutiva, por sus consejos y por las risas que nunca faltaron. Profundamente, gracias.

A la Dra. Claudia Coronel Olivares por adoptarme en su laboratorio y por la ayuda y atención durante toda la etapa experimental. Área Académica de Química Laboratorio 9, por el espacio y material prestado.

A la Dra. América Nitxin Castañeda Sortibrán, por su ayuda para la identificación taxonómica de los ejemplares así como de las anormalidades registradas en el experimento.

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar, por la enorme paciencia y ayuda prestada para la realización de los análisis estadísticos.

Al Biol. Ricardo León Rico, por sus consejos, ayuda y críticas realizadas en cuanto a los análisis estadísticos que permitieron enriquecer este trabajo.

A todos mis sinodales: Dr. Juan Carlos Gaytán Oyarzún, Biol. Ulises Iturbe Acosta, Biol. Ricardo León Rico, Dr. Ignacio Castellanos Sturemark, Dra. América Nitxin Castañeda Sortibrán, M. en C. Julieta Asiain Álvarez y Dr. Pablo Octavio Aguilar. Gracias por las críticas realizadas, sin duda ayudaron a mejorar este trabajo.

A todos y cada uno de los profesores del Área Académica de Biología, a quienes debo mi formación académica. En especial a la Dra. Norma Leticia Manríquez Morán por siempre mostrar un gran interés en nuestro aprendizaje y por su grandísima paciencia. A la M. en C. Julieta Asiain Álvarez por impartir una de las clases más bonitas que tuve en la licenciatura, así como por su ayuda en este trabajo.

A mis compañeras de laboratorio, Liz, Mayra y Zaira, gracias por hacer mucho más amenas esas horas en el laboratorio.

A mi familia. A mis padres y hermanos, gracias por todo el apoyo durante esta etapa de mi vida.

Por último, a todos mis amigos de la licenciatura, en especial a Marthi, Sharin y Ricardi, los quiero mucho amigos, voy a extrañar esos interminables trabajos en equipo. Y también a Cristian, que a pesar de tener poco de conocernos aprecio mucho tu amistad y agradezco todas las veces que me has salvado el pellejo. Gracias por su apoyo y por todas las risas acumuladas en cuatro años y medio, ha sido un honor para mí tenerlos como amigos.

## Dedicatorias

*A mis padres: Maribel Ortega Elizalde y Jorge Hernández Aguirre. Por darme siempre lo más importante, su amor y apoyo incondicional. Sin ustedes yo no estaría aquí, les debo todo lo que soy. Gracias por apoyar todas y cada una de mis decisiones y alentarme a seguir mis sueños y ambiciones. Gracias por inculcarme siempre el valor de la responsabilidad y la perseverancia. Este trabajo también es de ustedes. Los amo.*

*A Agustina Elizalde Vargas y Fidencio Hernández Vargas. Sé que estarían orgullosos de mí, los llevo siempre en mi corazón.*

*A Emmanuel. Gracias por ser mi mejor amigo, confidente, compañero, pareja y cómplice. Por siempre estar a mi lado y hacerme reír cuando más lo necesitaba, por apoyarme en mis mejores y peores momentos. Por darme luz cuando solo había oscuridad. Gracias por todo, te amo.*

*“...Existían la verdad y la falsedad, y si uno iba a aferrarse a la verdad, aun en  
contra de todo el mundo, uno no estaba loco.”*

-George Orwell “1984”

## Contenido

Resumen.....	7
1. Introducción.....	8
2. Antecedentes.....	13
3. Justificación.....	17
4. Objetivo General.....	18
5. Área de muestreo.....	19
5.1 Estado de Hidalgo.....	19
5.2 Estado de México.....	22
6. Material y métodos.....	24
6.1 Método de colecta.....	24
6.2 Establecimiento de los grupos de reproducción.....	25
6.3 Establecimiento de los linajes endogámicos .....	29
6.4 Mantenimiento de los ejemplares .....	30
6.5 Observación y registro de los caracteres.....	31
6.6 Análisis estadístico.....	32
6.7 Registro de la pérdida de linajes.....	34
7. Resultados.....	35
7.1 Establecimiento de los grupos de reproducción y linajes endogámicos.....	35
7.2 Observación y registro de los caracteres.....	36
7.2.1 Caracteres cualitativos.....	36
7.2.2 Caracteres cuantitativos.....	37
7.3 Análisis estadístico entre tratamientos.....	38
7.4 Análisis estadístico entre generaciones.....	43
7.5 Linajes perdidos.....	50
8. Discusión.....	51
9. Conclusiones.....	66
10. Glosario.....	67
11. Referencias .....	68
12. Anexos.....	74

## Resumen

Sewall Wright propuso otra forma para explicar la adaptación biológica y la especiación incorporando varios factores. A esta explicación la llamó la *Teoría del balance cambiante de la evolución*. Propone que mediante cruces endogámicos una población puede dividirse en subpoblaciones, acumulando alelos distintos, principalmente recesivos, en cada una, generando nuevas interacciones entre éstos. En este trabajo se buscó evaluar la posible variación fenotípica debida a la reproducción endogámica intensa y sostenida en linajes de *Drosophila melanogaster* y comprobar la importancia de este factor evolutivo, facilitando el surgimiento de caracteres ocultos. Se establecieron dos grupos con distintos orígenes geográficos: uno, considerado con menor variación alélica, integrado por las poblaciones A, B y C y otro, considerado con mayor variación, integrado por las poblaciones D, E, A, G, H e I. Se establecieron 13 linajes endogámicos de ABC y 10 del último. Se monitorearon caracteres fenotípicos cualitativos y cuantitativos durante 12 generaciones. No fue posible identificar variación cualitativa novedosa. En cuanto a los caracteres cuantitativos se observó una tendencia a la reducción del tamaño del cuerpo en el grupo descendiente de ABC, en el cual pudo haberse presentado un mayor efecto de la endogamia quizás al tener una composición alélica menos diversa; es probable que tal disminución sea la expresión de la acumulación de alelos recesivos relacionados con el tamaño del cuerpo. Hubo cuatro linajes sobrevivientes (dos de ABC y dos de DEAGHI) que en apariencia no presentaron pérdida de vigor, posiblemente atribuido a un efecto de purga de alelos deletéreos ocasionado por los cuellos de botella y la reproducción endogámica.

## 1. Introducción

La variación genética es considerada la fuente principal del cambio evolutivo, es decir, la materia prima de la evolución. Uno de los principales objetivos de la Biología Evolutiva es identificar las causas y consecuencias de la variación dentro de las poblaciones (Fowler y Withlock, 1999).

En *El origen de las especies*, Darwin trató de explicar la adaptación de las especies mediante la fuerza moldeadora de la selección natural; sin embargo, la teoría tenía diversas inconsistencias, ya que por sí misma no podía explicar problemas fundamentales del proceso evolutivo, tales como el origen de la variación (Coyne, 1994; Salas e Iturbe, 2011).

Sewall Wright propuso otra forma para explicar la adaptación biológica y la especiación, incorporando varios factores además de la fuerza de la selección natural. A esta explicación la llamó la *Teoría del balance cambiante de la evolución* (Provine, 1986). Su teoría sostiene que la mejor oportunidad para el progreso evolutivo es producido por una población grande que comprende muchos grupos locales parcialmente aislados (Crow, 1994); se basa en la idea de un paisaje con numerosos picos adaptativos separados unos de otros por valles de desadaptación (Figura 1), en donde una especie/población que se encuentra en estos valles puede ser subida al pico más cercano por medio de la selección natural (Wright, 1932). Una población que se encuentra en un pico alto se encuentra sujeta a la selección estabilizadora, sin embargo, mediante cruas endogámicas la población puede dividirse en subpoblaciones, lo cual conduciría a la acumulación de alelos distintos, principalmente recesivos, en cada una y, a su vez, se generarían nuevas

interacciones entre éstos. De este modo, las pequeñas subpoblaciones se desadaptarían del pico y caerían en los valles de desadaptación (Provine, 1986). Una vez fuera del pico, estarían libres de la acción de la selección natural y en cambio estarían sujetas a la deriva génica, y de no encontrar otro pico con las condiciones ambientales favorables para los nuevos caracteres de la subpoblación, ésta se extinguiría. Pero quizás, si alguna subpoblación exhibe un nuevo fenotipo con los caracteres aptos para poder subir a un pico adaptativo distinto, la selección natural se encargaría de subir dicha subpoblación a ese pico y prosperar ahí (Iturbe, 2010).

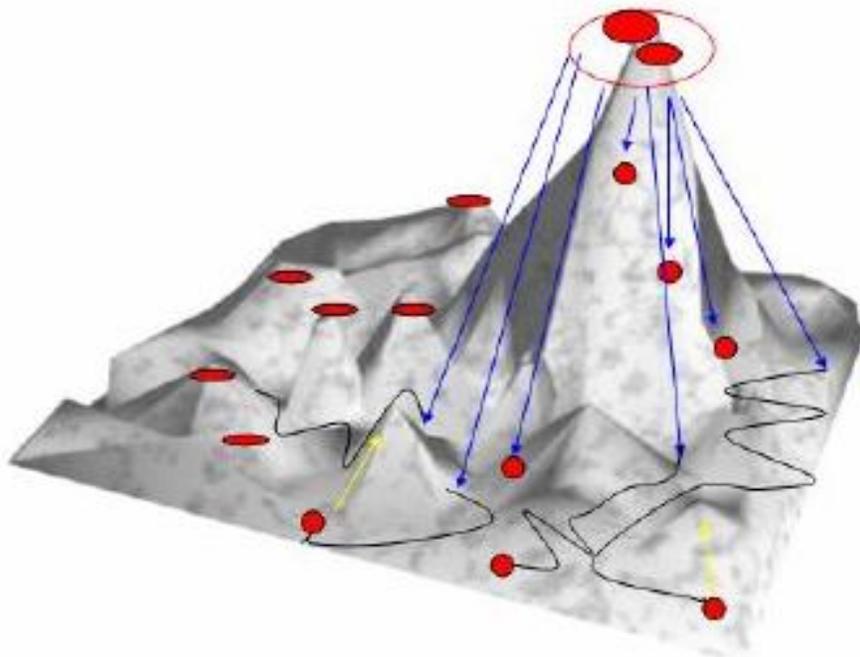


Figura 1. Paisaje adaptativo separado por valles de desadaptación. Tomado de Iturbe (2010).

Esta teoría fue pensada por Wright a partir de evidencia que obtuvo de la experimentación que hizo con linajes de cuyos (*Cavia porcellus*) que fueron sometidos a endogamia intensa, de tipo hermano-hermana, por varias generaciones (Provine, 1986).

La endogamia ha sido bien estudiada con respecto a la manera en la que ocasiona alteraciones en las frecuencias alélicas, es decir, provocando que alelos principalmente recesivos se acumulen (Frankham *et al.*, 2002). Asimismo, se han estudiado ampliamente sus efectos sobre la adecuación, sin embargo, los efectos de la endogamia sobre la variación en los caracteres fenotípicos dentro de las poblaciones no han vuelto a ser estudiados a pesar de la evidencia que obtuvo Wright.

Es importante destacar que existen distintos fenómenos que provocan cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones, además de la reproducción endogámica, tales como el flujo génico que según Curtis y col. (2008) se define como el intercambio de genes entre poblaciones, el cual puede introducir alelos nuevos en una población (Curtis *et al.*, 2008). Por ello, la evolución de una especie depende en gran medida del flujo génico por el cual sus poblaciones se encuentran conectadas (Shoemaker y Jaenike, 1997). La vagilidad y la duración del movimiento de una especie determinan la distancia a la que los individuos pueden dispersarse para reproducirse, lo cual a su vez afecta la estructura genética de las poblaciones (Hillman *et al.*, 2014).

En esta investigación se utilizó como modelo a *Drosophila melanogaster*, insecto holometábolo cuyo ciclo biológico incluye varios estados: huevo, larva con tres

estadios (L1, L2 y L3), pupa y adulto (Figura 2). La duración de cada etapa varía con la temperatura, calidad del alimento y tamaño de la población (Ramos *et al.*, 1993; Castañeda-Sortibrán y Castañeda-Partida, 2005; Chyb y Gompel, 2013).

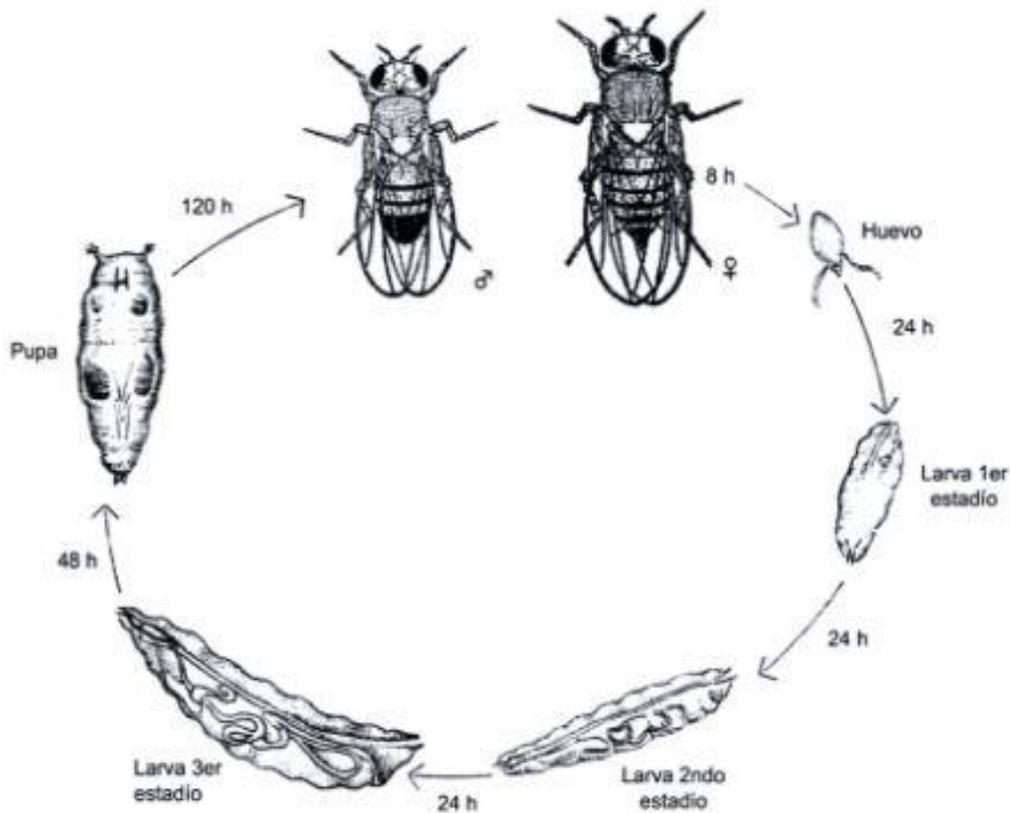


Figura 2. Ciclo de vida de *D. melanogaster*. Tomado de Castañeda-Sortibrán y Castañeda-Partida (2005).

Su clasificación taxonómica se muestra en la Tabla 1 de acuerdo con Castañeda-Sortibrán y Castañeda-Partida (2005). Se trata de una especie perteneciente al orden Diptera, de aproximadamente 3 mm de longitud en estado adulto. La hembra suele ser de mayor tamaño que el macho, tiene siete segmentos abdominales visibles y el extremo alargado; cada segmento abdominal tiene en la superficie dorsal una banda de color más oscuro. El macho tiene cinco segmentos abdominales visibles y el extremo redondeado; los dos últimos segmentos están

fusionados (Flagg, 1979; Ramos *et al.*, 1993;; Castañeda-Sortibrán y Castañeda-Partida, 2005; Chyb y Gompel, 2013).

Phylum	Arthropoda
Clase	Insecta
Orden	Diptera
Familia	Drosophilidae
Género	<i>Drosophila</i>
Especie	<i>melanogaster</i>

Con respecto a su ecología, Reaume y Sokolowski (2006) mencionan que se conoce poco acerca de ésta; sin embargo, se sabe que se originó en la región tropical del continente africano y está fuertemente ligada a las actividades humanas (Lachaise *et al.*, 1988). Es cosmopolita, se encuentra en todo tipo de clima, altitud y latitud, además, cuenta con una excepcional habilidad de colonización, lo cual le ha permitido dispersarse a lo largo de todo el mundo (Lachaise *et al.*, 1988; Ramos *et al.*, 1993; Keller, 2007). Se le puede encontrar especialmente en las frutas suaves donde la fermentación se ha iniciado y en general en alimentos con alto contenido de ácido acético (Ramos *et al.*, 1993). Se ha utilizado como modelo experimental en estudios genéticos desde principios del siglo pasado. Se conoce su genoma, la ubicación de sus genes en los cromosomas y el efecto fenotípico de muchas mutaciones (Atrill *et al.*, 2014; UNAM, 2015).

En este trabajo se buscó de identificar el surgimiento nuevos caracteres en el fenotipo de algunos linajes endogámicos de *Drosophila melanogaster*, sometidos a endogamia intensa y sostenida por varias generaciones, para aportar nueva evidencia a favor de la *Teoría del balance cambiante de la evolución* y, de esta

manera, ayudar a dilucidar el proceso de establecimiento de nuevos caracteres en las poblaciones y del origen de las especies.

## **2. Antecedentes**

Charles Darwin (1859) se percató de que al comparar individuos de la misma variedad de plantas y animales domesticados más antiguos, generalmente éstos diferían más entre sí que aquellos de especies silvestres, y si bien, esto no es una regla, no se puede ignorar la enorme variación que existe entre las distintas especies domesticadas. Según Bidau (2009) la domesticación es un proceso evolutivo mediante el cual especies animales y vegetales presentan caracteres que resultan adecuados para un ambiente creado por el hombre, donde la selección juega un papel fundamental; este proceso consiste en realizar cruces entre los individuos que contengan algún carácter deseado por el criador, aunque éste no resulte particularmente beneficioso para la especie domesticada. Este método implica necesariamente la reproducción entre parientes cercanos, ya sea del tipo hermano-hermana o incluso entre padres e hijos, lo que a su vez tiene como consecuencia la disminución de la variación alélica y la acumulación en forma homocigota de alelos recesivos en las poblaciones (Roots, 2007). Sin embargo, el aumento en la homocigosidad a menudo se ve acompañado de una disminución importante de la adecuación, a esto se le conoce como depresión endogámica (Bijlsma *et al.*, 1999). Aunque en la época de Darwin se desconocían los genes y su localización en los cromosomas (García-González, 2008), él pensaba que aun los animales y las plantas domesticadas más antiguas, como el trigo, eran todavía capaces de producir nuevas variedades (c. f. Darwin, 1859). La endogamia es un

tema de gran interés en diversos campos de la Biología, aunque las investigaciones actuales se han enfocado principalmente en sus efectos negativos. El reconocimiento del efecto potencial de la depresión endogámica en los componentes de la adecuación, así como en la pérdida de diversidad alélica y en la acumulación de alelos recesivos deletéreos, ha provocado que la endogamia se perciba como una preocupación mayor en la conservación de poblaciones pequeñas o de especies en peligro de extinción, así como una prioridad evitarla en poblaciones que se encuentran en cautiverio (Hedrick y Kalinowsky, 2000). Por lo tanto, se ha ignorado su papel potencial como causante del surgimiento de variación fenotípica en el campo de la Biología Evolutiva, a pesar de lo que mostró Wright (1922a; 1922b).

Haldane, Fisher y Wright son considerados los padres de la Genética de Poblaciones en Occidente, misma que constituye la base de la Teoría sintética de la evolución. Esta teoría fue desarrollada por Dobzhansky, Mayr, Simpson y Huxley. Sin embargo, aunque Dobzhansky elaboró muchas de sus ideas a partir de elementos de la teoría de Wright, en última instancia se alejó de ésta (Depew y Weber, 1996). Debido a este hecho, la Teoría sintética parece haber omitido en su integración original la importancia de la endogamia en la formación de nuevos caracteres y las evidencias experimentales en su favor (Salas e Iturbe, 2011).

Estudios enfocados en los efectos de la endogamia fueron realizados en las primeras décadas del siglo XX. Entre éstos se encuentra el realizado por Castle y col. en el año de 1906, quienes sometieron varias series de linajes de *D. melanogaster* a endogamia de tipo hermano-hermana durante 59 generaciones, en

donde se realizaron distintos experimentos enfocados principalmente en sus efectos sobre la fertilidad y variabilidad, en éstos únicamente dos caracteres fenotípicos fueron monitoreados: número de dientes de los peines sexuales y longitud de la tibia del primer par de patas. Sin embargo, no encontraron variación fenotípica relacionada con la endogamia.

Posteriormente, Wright quien comenzó su carrera científica estudiando sistemas complejos de genes y su influencia en el fenotipo de algunos mamíferos, se convirtió en genetista de producción animal en el Departamento de Agricultura de los E.U.A. Desde 1915 se hizo cargo de los efectos de la endogamia e hibridación en una colonia de cuyos sometidos a cruza entre hermanos por varias generaciones (Provine, 1986). Al mismo tiempo, llevó a cabo estudios sobre la herencia del color de pelaje. Este fue el período en el que Wright comenzó a hacer grandes avances teóricos y desarrolló la *Teoría del balance cambiante de la evolución* (Crow, 1994).

En sus experimentos con cuyos, las pocas familias que sobrevivieron a lo largo de las generaciones y que no tuvieron depresión por endogamia, presentaron nueva variación en la talla, color y tipo de pelaje, entre otros caracteres fenotípicos significativos. Estos patrones de variación resultantes estaban ocultos en la población por efecto de la reproducción entre individuos no emparentados y la acción de la selección natural, por lo que al haber reproducción entre parientes hubo una acumulación de alelos recesivos y un reacomodo de éstos en las distintas familias que causaron la expresión de variación antes oculta (Provine, 1986).

Mayr (1954) plasmó en su libro *Change of the genetic environment and evolution*, que la mutación, recombinación, selección y el aislamiento son los factores

principales de la evolución. Al percatarse que las poblaciones encontradas en islas exhiben caracteres diferentes a aquellas de tierras continentales, se enfocó en explicar estas variaciones y concluyó que el proceso de especiación se acelera cuando poblaciones pequeñas quedan aisladas (Provine, 2004).

La idea básica de Mayr es que la deriva génica y la epistasis juegan un papel importante en la especiación de pequeñas poblaciones colonizadoras (Coyne, 1994); en las cuales, la probabilidad de que las mutaciones recesivas se vuelvan homocigotas es mucho mayor en comparación con una población grande panmíctica (Mayr, 1942). No obstante, esto también conduce indudablemente a la pérdida de variación alélica, la cual, según Mayr (1942), no sólo puede suceder como consecuencia de la deriva génica, sino también cuando una población entera es fundada por pocos individuos, o incluso por una sola hembra fecundada. De este modo, los individuos fundadores de la población traen consigo solo una proporción de la variación alélica original de la población parental; a este fenómeno lo llamó: efecto fundador. Éste explica la uniformidad de las grandes poblaciones, principalmente las que se encuentran periféricamente aisladas (Mayr, 1942). Así, esta deriva puede causar un aumento elevado de la homocigosidad; lo cual podría resultar en lo que Mayr llamó una *revolución genética*, produciendo grandes cambios en las frecuencias alélicas, segregando alelos, y estableciendo nuevos sistemas balanceados polimórficos cuando la población colonizadora incrementa en tamaño (Coyne, 1994).

No obstante, Mayr (1954) resaltó que tal revolución genética no ocurre siempre que existe una población aislada, sino que depende de la composición genética de los

fundadores; es decir, para que una revolución genética ocurra, es necesario que los individuos fundadores tengan mucha variación genética y que estén sujetos a flujo génico intenso, entre otros factores. Mayr también enfatizó fuertemente la pérdida de variación en muchos *loci* durante un evento fundador (Mayr, 1954). Y asumió que cuando una población se encuentra sometida a un cuello de botella éste dura poco tiempo y es seguido de un rápido aumento de la población (Barton y Charlesworth, 1984). Sin embargo, se basó indirectamente en ideas de Wright, que se encontraban resumidas en el libro *Genetics and the origin of species* de Dobzhansky (Provine, 2004); y no fue hasta la década de 1980 cuando Mayr leyó los trabajos de Wright, y se percató de que su Teoría de las revoluciones genéticas coincidía fundamentalmente con la visión de Wright en su Teoría del balance cambiante de la evolución. De esta forma, aunque Mayr no menciona en ningún momento a la endogamia en su propuesta, resulta evidente que después de un evento fundador la reproducción consanguínea es inevitable y juega también un papel clave en la acumulación de genomas con alelos recesivos, y por tanto de la aparición de nuevas características fenotípicas. Así, dos grandes teóricos de la evolución del siglo XX llegaron a conclusiones similares.

### **3. Justificación**

Este trabajo buscó evaluar la posible variación fenotípica debida a la reproducción endogámica intensa y sostenida en un grupo animal diferente del que estudió Wright y comprobar la importancia de este factor evolutivo, facilitando el surgimiento de variación oculta que permita establecer poblaciones con nuevos caracteres. Existen pocos trabajos que estudian los efectos de la endogamia sobre caracteres

fenotípicos y éstos datan de inicios del siglo XX; no obstante, investigaciones actuales que abordan el tema de la endogamia lo hacen principalmente enfocadas en los efectos dañinos sobre los elementos de la adecuación. Tampoco existen trabajos actuales que retomen los experimentos de Wright. Debido a esto, es posible aportar nueva evidencia en favor de su teoría.

En el experimento se usó a *Drosophila melanogaster* como modelo, debido a su ciclo de vida corto, su descendencia numerosa por generación y su tamaño manejable para la observación; además, posee gran facilidad de mantenimiento y bajo costo; de igual forma, el amplio conocimiento de su genética y gran cantidad de información experimental resulta útil para realizar estudios posteriores con los resultados obtenidos (Demerec y Kauffmann, 1996; Jiménez y Merchant, 2003; Castañeda-Sortibrán y Castañeda-Partida, 2005).

#### **4. Objetivo General**

Comparar el proceso de endogamia de tipo hermano-hermana a través de generaciones en dos poblaciones mezcladas de *Drosophila melanogaster* con distintos orígenes geográficos, para estudiar su posible efecto sobre la variación por acumulación de alelos recesivos, a través de la monitorización de algunos caracteres fenotípicos.

## 5. Área de muestreo

Las muestras de individuos de *Drosophila melanogaster* se colectaron en cinco localidades de municipios del Estado de Hidalgo y dos del Estado de México.

### 5.1 Estado de Hidalgo

Mineral de la Reforma se encuentra a una altitud de entre 2400 y 2900 m.s.n.m; el clima predominante es semiseco templado. La vegetación predominante está constituida principalmente por pastizales, seguido de matorral xerófilo. Tiene un rango de temperatura media de 10 a 16°C (INEGI, 2009a). Se muestrearon dos puntos del municipio, el primero fue en la colonia Colinas de Plata, cuyas coordenadas son 20°04'43.36" N y 98°43'30.36" O y altitud de 2436 m.s.n.m. El segundo punto fue en la colonia Villas del Álamo con coordenadas 20°05'53.86" N y 98°42'44.97" O y altitud de 2424 m.s.n.m. (Figura 3).

Pachuca de Soto se encuentra a una altitud de entre 2400 y 3000 m.s.n.m.; el clima predominante es semiseco templado y templado subhúmedo con lluvias en verano, de menor humedad. La vegetación predominante está constituida principalmente por pastizales, seguido de matorral xerófilo. Tiene un rango de temperatura media de 10 a 16°C (INEGI, 2009b). El sitio de muestreo fue la colonia San Cayetano cuyas coordenadas son 20°05'59.20" N y 98°46'20.76" O y altitud de 2376 m.s.n.m (Figura 3).

Tepeapulco se encuentra a una altitud de entre 2500 a 3200 m.s.n.m.; el clima predominante es templado subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media. La vegetación predominante está constituida principalmente por bosque, seguido

de matorral xerófilo. Tiene un rango de temperatura media de 10 a 14°C (INEGI, 2009d). El sitio de muestreo fue Ciudad Sahagún con coordenadas 19°46'31.44" N y 98°34'32.64" O y altitud de 2459 m.s.n.m. (Figura 3).

Tolcayuca se encuentra a una altitud de entre 2400 y 2900 m.s.n.m.; el clima predominante es templado subhúmedo con lluvias en verano, de menor humedad y semiseco templado. La vegetación predominante está constituida principalmente por matorral xerófilo, seguido de pastizales. Tiene un rango de temperatura media de 12 a 16°C (INEGI, 2009e). Las coordenadas del sitio de muestreo son 19°57'34.81" N y 98°55'15.92" O, con una altitud de 2406 m.s.n.m. (Figura 3).

Tulancingo de Bravo se encuentra a una altitud de entre 2200 y 2700 m.s.n.m.; el clima predominante es semiseco templado y templado subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media. La vegetación predominante está constituida principalmente por bosque, seguido de pastizales. Tiene un rango de temperatura de 12 a 16°C (INEGI, 2009f). Las coordenadas del sitio de muestreo son 20°04'58.86" N y 98°21'59.45" O y una altitud de 2162 m.s.n.m (Figura 3)

# Estado de Hidalgo

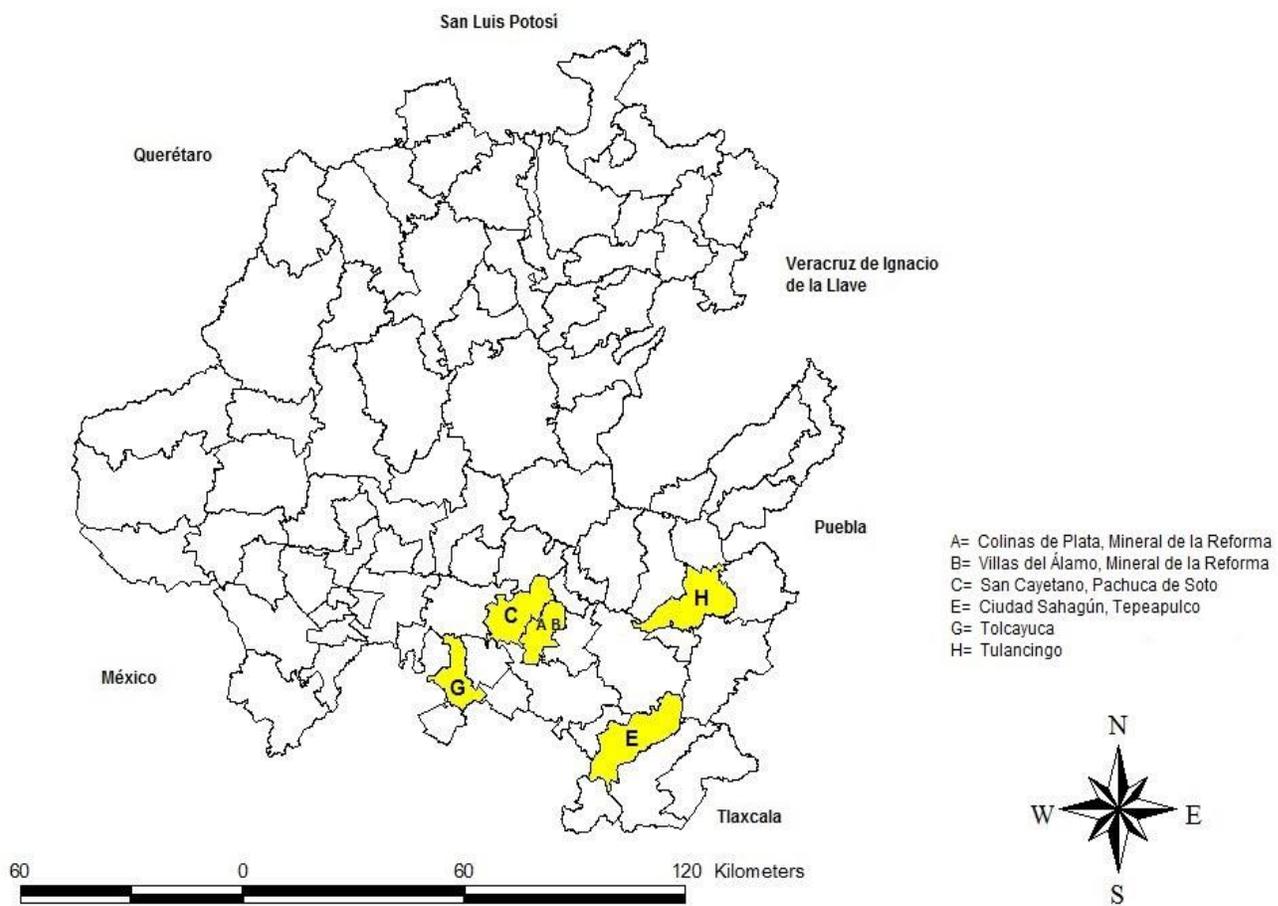


Figura 3. Mapa político del Estado de Hidalgo que muestra los municipios en donde fueron muestreados los ejemplares. Generado en ArcView Geographic Information System. Versión 3.2

## 5.2 Estado de México

Apaxco de Ocampo se encuentra a una altitud de entre 2100 y 2900 m.s.n.m.; el clima predominante es templado subhúmedo con lluvias en verano, de menor humedad. La vegetación predominante está constituida principalmente por matorral xerófilo, seguido de pastizales. Tiene un rango de temperatura media de 12 a 18°C (INEGI, 2009c); el sitio de muestreo fue la delegación Pérez de Galeana cuyas coordenadas son 19°58'30.28" N y 99°10'22.01" O y altitud de 2201 m.s.n.m. (Figura 4).

Zumpango de Ocampo se encuentra a una altitud de entre 2200 y 2800 m.s.n.m.; el clima predominante es semiseco con lluvias en verano y templado subhúmedo con lluvias en verano. La vegetación predominante está constituida principalmente por pastizales, seguido de matorral xerófilo. Tiene un rango de temperatura media de 14 a 16°C (INEGI, 2009g). Las coordenadas del sitio de muestreo son 19°48'11.18" N y 99°05'36.58" O, con una altitud de 2262 m.s.n.m. (Figura 4).

# Estado de México

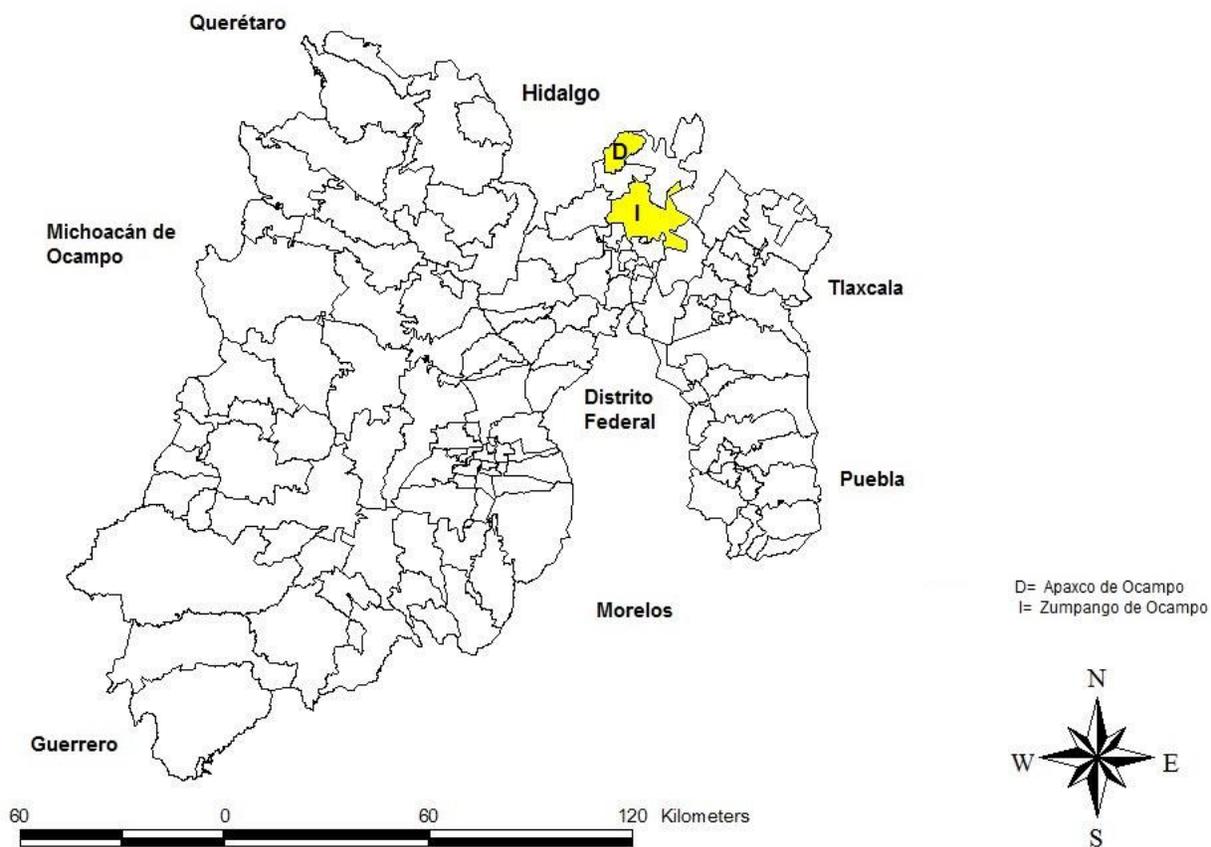


Figura 4. Mapa político del Estado de México que muestra los municipios en donde fueron muestreados los ejemplares. Generado en ArcView Geographic Information System. Versión 3.2.

## 6. Material y métodos

### 6.1 Método de colecta

Se colectaron ejemplares de *D. melanogaster* provenientes de ocho localidades separadas geográficamente con condiciones ambientales similares, seis pertenecientes al Estado de Hidalgo y dos al estado de México (Tabla 2). Esto con la finalidad de conformar dos grupos de reproducción presuntamente con distinta estructura genética, debido a sus distintos orígenes geográficos.

Tabla 2. Localidades donde se colectaron los ejemplares para la conformación de los dos grupos de reproducción.			
Población	Localidad	Municipio	Estado
A	Colinas de Plata	Mineral de la Reforma	Hidalgo
B	Villas del Álamo	Mineral de la Reforma	Hidalgo
C	San Cayetano	Pachuca	Hidalgo
D	Pérez de Galeana	Apaxco	México
E	Ciudad Sahagún	Tepeapulco	Hidalgo
G	Tolcayuca	Tolcayuca	Hidalgo
H	Tulancingo	Tulancingo de Bravo	Hidalgo
I	Zumpango	Zumpango	México

La colecta se realizó dentro o cerca de casas en los meses de julio y agosto de 2014. Se utilizaron recipientes con fruta en descomposición como cebo. Los ejemplares colectados fueron trasladados al laboratorio en un lapso de aproximadamente 12 a 48 horas. Una vez en el laboratorio se cambiaron inmediatamente a frascos de vidrio de 175 ml con medio de cultivo, donde se mantuvieron aislados y etiquetados.

La determinación taxonómica de los ejemplares para constatar que se trataba de la especie *D. melanogaster* se realizó con ayuda de la Dra. América Nitxin Castañeda Sortibrán, adscrita al laboratorio de Genética y Evolución en el Departamento de Biología Celular de la Facultad de Ciencias, UNAM.

## **6.2 Establecimiento de los grupos de reproducción**

Los ejemplares de cada localidad se dejaron reproducir libremente durante ocho generaciones y se observaron los caracteres promedio en cada una para verificar que no apareciera variación espontáneamente. Se llevó a cabo un estudio preliminar aislando cinco hembras vírgenes de cada localidad en tres generaciones. Esto debido a que se ha reportado partenogénesis en esta especie; sin embargo, las poblaciones naturales con este tipo de reproducción son muy poco frecuentes (Markow, 2013).

Posteriormente, se establecieron dos grupos de entrecruzamiento uno, considerado con menor variación alélica proveniente de la integración de las poblaciones A, B y C y otro, considerado con mayor variación originado por la integración de las poblaciones D, E, A, G, H e I, respectivamente. Cabe aclarar que no se realizó un estudio molecular que corroborara que los grupos formados tuvieran menor y mayor variación alélica, por ello, a lo largo del experimento el nivel de variación se manejó como un supuesto.

Para conformar la población de menor variación alélica (ABC) se realizó la cruce de las muestras de las dos localidades de Mineral de la Reforma y la de Pachuca, que son las que guardan menor distancia geográfica entre sí (menos de 10 km) y con mayor probabilidad podrían tener un flujo génico continuo. En cada cruce que se

realizó para conformar al grupo se colocaron cinco hembras y cinco machos, de esta forma se mantuvieron las cruzas de manera reductiva durante varias generaciones hasta integrar una poza génica común (Figura 5).

Para obtener la población de mayor variación alélica (DEAGHI), se cruzaron las muestras de los municipios de Zumpango, Apaxco, Tolcayuca, Tepeapulco, Tulancingo y una de las localidades de Mineral de la Reforma. Todas estas localidades guardan mayor distancia geográfica entre sí y, probablemente, poco intercambio alélico entre ellas. De igual manera, estas poblaciones se cruzaron en varias etapas reductivas generacionales colocando cinco hembras y cinco machos por cada cruce, hasta lograr una poza génica que se supuso bien integrada (Figura 6)

Una vez establecidos los grupos de reproducción se mantuvieron con reproducción libre por 12 generaciones antes de comenzar los experimentos endogámicos para verificar que los caracteres no variaran espontáneamente. Ambos grupos establecidos se mantuvieron en reproducción libre también durante los experimentos endogámicos. Funcionaron como controles (Control ABC y Control DEAGHI).

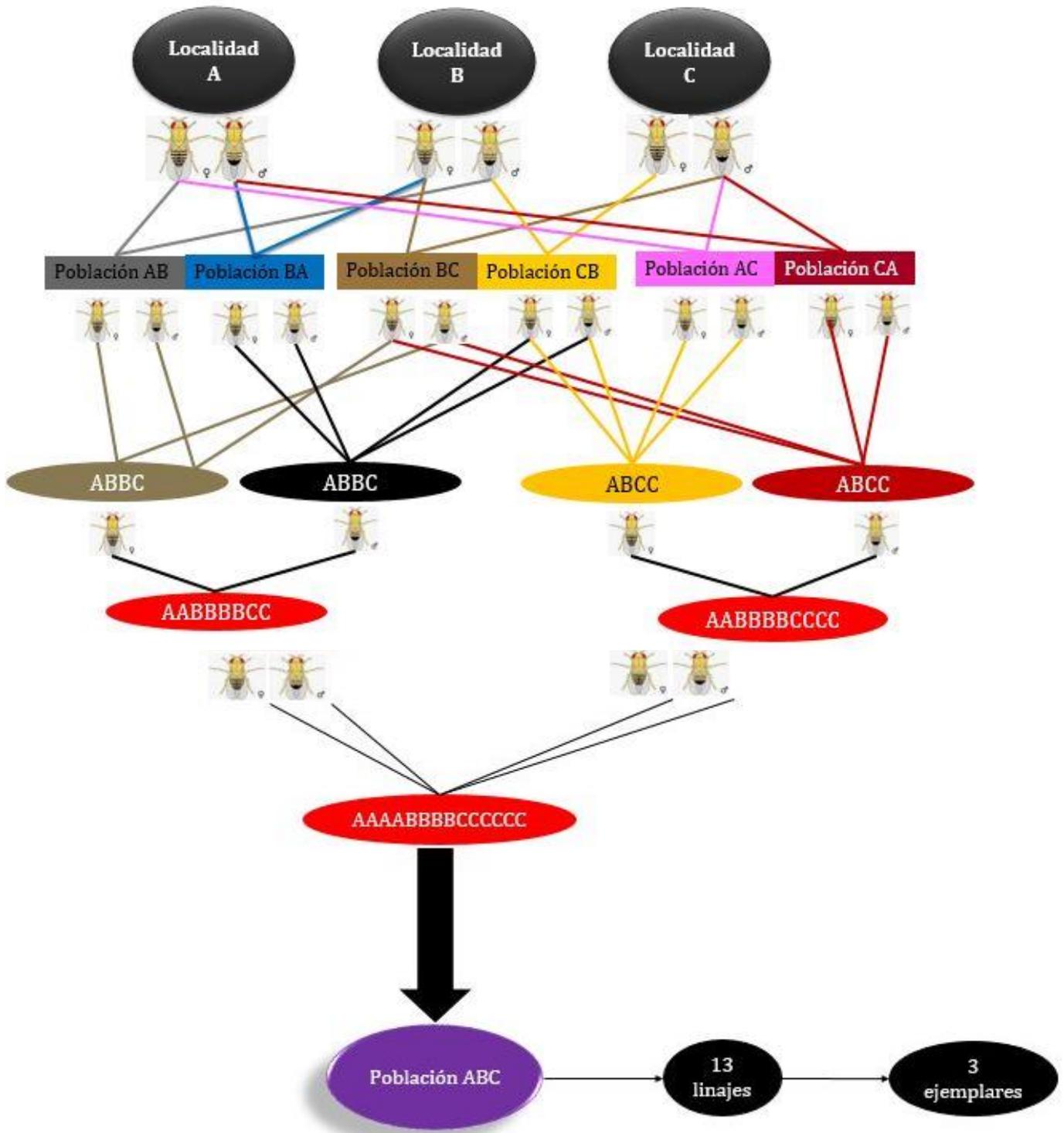


Figura 5. Cruzas realizadas para conformar a la población ABC de donde se sacaron 13 linajes endogámicos experimentales y de cada uno se muestrearon tres ejemplares por generación.



### **6.3 Establecimiento de los linajes**

Posterior a las 12 generaciones de reproducción libre de los grupos control se establecieron 15 linajes de reproducción endogámica intensa (tipo hermano-hermana) a partir de cada uno de los grupos control ABC y DEAGHI. Cada uno de estos linajes se originó colocando una sola pareja de hermanos, un macho y una hembra virgen, en un frasco de vidrio con medio de cultivo. Así, el experimento inició con el mismo número de linajes, sin embargo, durante las primeras generaciones experimentales se perdieron linajes de cada grupo control debido a contaminación bacteriana de los medios de cultivo, a pesar del antimicrobiano añadido. En consecuencia, se decidió reiniciar el experimento manteniendo los linajes endogámicos en tubos de ensaye de 18x150 mm, esto para reducir el espacio y la cantidad de medio de cultivo para que los ejemplares pudieran aprovechar la mayor parte del alimento, con el fin de evitar la contaminación. De esta manera, se inició el experimento con 13 linajes pertenecientes a la población ABC y 10 pertenecientes a la población DEAGHI.

Los linajes experimentales se siguieron conformando por una pareja de hermanos (macho y hembra virgen) en cada generación, mientras que los grupos control se mantuvieron permanentemente en reproducción libre. Tanto los controles como los linajes se cultivaron por duplicado a lo largo de todo el experimento.

El experimento duró 12 generaciones debido a la pérdida masiva de linajes.

#### 6.4 Mantenimiento de los ejemplares

Se utilizaron frascos de vidrio de 175 ml con un medio nutritivo, para cultivar a los ejemplares iniciales que fueron colectados de cada localidad, así como a los grupos control de ambos tratamientos. Para los linajes experimentales, se utilizaron tubos de ensaye de 18x150 mm con medio nutritivo. Frascos y tubos de ensaye se mantuvieron bloqueados con tapones de hule espuma para evitar la salida o ingreso de moscas. Este material fue esterilizado en cada generación mediante calor seco en estufa de secado a una temperatura de 150°C por 30 minutos. A frascos y tubos de ensaye se les agregó medio de cultivo suficiente para alcanzar aproximadamente 2 cm de altura, desde el fondo. El medio nutritivo se preparó siguiendo el método de elaboración de Ramos y col. (1993) (Anexo 1).

Para separar a los ejemplares (un macho y una hembra virgen) de cada linaje, en cada generación, se utilizó un aspirador entomológico. En cada generación cuando los hijos alcanzaban el estado de pupa, se separaba a sus progenitores para evitar la retrocruza. Los adultos fueron sacrificados siempre después de separarse.

Solo se utilizaron hembras vírgenes debido a que las hembras poseen la capacidad de aparearse con distintos machos y almacenar el esperma de los mismos (Ramos *et al.*, 1993). La identificación de las hembras vírgenes se basó en la información contenida en Ramos y col. (1993). Las hembras fueron colectadas dentro de las primeras cuatro horas después de haber eclosionado, además de seleccionar aquellas que tuvieran presente en la parte ventral del abdomen la mancha del meconio, la cual indica la presencia de las partes vestigiales del aparato digestivo

del estado de larva. En cuanto a los machos no hubo discriminación al momento de seleccionarlos para cada linaje.

### **6.5 Observación y registro de los caracteres**

En cada linaje y por cada generación se anestesió a todos los miembros de la población descendiente de cada pareja con éter etílico, por medio de un eterizador, de acuerdo con el modelo de Ramos y col. (1993). Las moscas se colocaron en cajas Petri de vidrio de 10 cm y se tomaron tres ejemplares aleatoriamente (regularmente dos hembras y un macho) para su observación y registro. Los adultos de las poblaciones control se caracterizaron fenotípicamente a partir de una muestra de 50 ejemplares de cada una. La observación de los caracteres fenotípicos se realizó utilizando un microscopio estereoscópico de la marca Motic® y agujas de disección para manipular a los ejemplares.

Se revisó la variación cualitativa en 17 caracteres fenotípicos discretos de ejemplares adultos, relativamente fáciles de observar. Estos datos se registraron en una lista de cotejo (Anexo 2) que contenía los siguientes caracteres y, entre paréntesis, sus posibles variantes: color de los ojos (11), forma de los ojos (5), forma de las antenas (2), color de las sedas de las antenas, tamaño de las alas (5), forma de las alas (5), color y venación de las alas, color y forma de los halterios, color del cuerpo (2), forma de las sedas (5), color de la parte dorsal del tórax (peto), color del peine sexual, forma y color de ocelos y artejos de la pata. La lista de cotejo contiene las mutaciones que pueden surgir en esta especie, de acuerdo con el catálogo de cepas mutantes de la UNAM (<http://bancodemoscas.fciencias.unam.mx/>) esto para

distinguirlos de los posibles cambios fenotípicos debidos a reproducción endogámica (Anexo 3).

Asimismo, se monitorearon tres caracteres cuantitativos continuos relacionados con el tamaño del cuerpo al alcanzar el estado adulto: longitud del cuerpo que va de la cabeza al último segmento del abdomen; longitud del cuerpo incluyendo las alas, y longitud de la pata izquierda, del segundo par. Se observaron estos caracteres debido a que Turner y col. (2011) consideran que el tamaño del cuerpo es un carácter cuantitativo importante, ya que posee variación que es significativa en varias especies, entre ellas *D. melanogaster*. De igual forma, estas observaciones se realizaron mediante el microscopio estereoscópico, y se utilizó una reglilla para medir los ejemplares.

Un tercer registro fue verificar la posible pérdida de los linajes en cada generación.

## **6.6 Análisis estadísticos**

Se realizó un análisis estadístico únicamente de los caracteres cuantitativos. Para la realización de dicho análisis, se utilizó el programa *Statistica Dell* Versión no. 13 (StatSoft, 1984-2015). Primeramente, se hicieron pruebas de normalidad y dado que los datos obtenidos no cumplieron con una distribución normal, se usó una prueba multivariada bajo el modelo generalizado.

Esta prueba es el Análisis de Funciones Discriminantes Generalizado, el cual permite analizar simultáneamente si existen diferencias significativas entre grupos de objetos, respecto a un conjunto de variables medidas (Ruiz-Aranibar, 2013). El análisis discriminante es capaz de describir y seleccionar las variables que más influyen o contribuyen al modelo y, que por tanto, distinguen a los grupos (Ruiz-

Aranibar, 2013); por lo que su objetivo es clasificar a cada individuo en alguno de estos grupos.

Las variables dentro de este análisis se denominan variables canónicas; éstas son combinaciones lineales de las variables originales y, a su vez se expresan a través de una o más funciones discriminantes (Rodríguez-Jaume y Mora-Catalá, 2001).

El análisis se realizó entre los controles panmícticos ABC y DEAGHI y los linajes endogámicos derivados de éstos, incluyendo el sexo y las tres variables cuantitativas continuas (longitud del cuerpo sin alas, longitud del cuerpo con alas y longitud de la pata) y se realizó tomando en cuenta todas las generaciones.

Para determinar qué variables son las que más discriminan a los grupos, se realizó el estadístico Lambda de Wilks, el cual mide las desviaciones que existen dentro de cada grupo, respecto de las desviaciones totales, sin distinguir entre grupos (Rodríguez-Jaume y Mora-Catalá, 2001). Así, si este valor fuera bajo, próximo a 0, la variabilidad total será debida a las diferencias entre grupos, es decir, las variables con un Lambda de Wilks bajo son las que más diferencian a los grupos. Y por el contrario, si su valor se aproxima a 1, significa que los grupos se encuentran mezclados y, por ello, las variables independientes con un Lambda grande carecen de capacidad discriminante (Rodríguez-Jaume y Mora-Catalá, 2001).

Posteriormente, se realizó una prueba de significancia del cuadrado de distancias (F) de Mahalanobis para evaluar si existen diferencias significativas entre todos los grupos. La distancia de Mahalanobis se refiere a la medida estadística de la distancia euclídea multidimensional de un individuo respecto a la media de las muestras; toma en cuenta las correlaciones entre las variables y pondera las

posibles redundancias que existen entre éstas (González *et al.*, 2006). También, se muestran los factores que son importantes para explicar significativamente la varianza de los grupos. Asimismo, muestra las correlaciones de los atributos evaluados con relación al indicador multivariado (función) y la varianza explicada por cada conjunto (variación acumulada). Esto permite conocer la contribución de cada variable a la función discriminante. También, se realizó una matriz de clasificación que muestra las frecuencias absolutas, porcentaje de fila y el porcentaje total de clasificaciones correctas. Finalmente, se elaboró una gráfica de dispersión en la cual se muestra a cada una de las moscas analizadas y su posición de acuerdo con los valores calculados por el modelo de regresión múltiple.

En cuanto a la comparación entre generaciones, se realizaron los mismos análisis tomando en cuenta a todas las generaciones.

Se registró la pérdida de los linajes y los sobrevivientes por cada generación en un cuadro.

### **6.7 Registro de pérdida de linajes**

Como un registro complementario, en cada generación y por cada linaje (los cuales se mantuvieron por duplicado, al igual que los controles) se observó que la pareja colocada en cada frasco tuviera descendencia que llegara al estado adulto. De este modo, si en los duplicados del mismo linaje no existían individuos en estado adulto, se descartaba tal linaje y se registraba como perdido. Pero si en alguno de éstos existía descendencia en estado adulto se tomaba para constituir la siguiente generación de ese linaje.

## 7. Resultados

### 7.1 Establecimiento de los grupos de reproducción y linajes endogámicos

En la etapa previa de reproducción libre de las muestras aisladas de cada localidad y de los grupos control no se presentó variación en las características. Esta observación permitió dar certidumbre de que cualquier variación que apareciera en la población de manera homogénea se debería a los tratamientos experimentales, tal como pasó en los experimentos con cuyos de Wright (Provine, 2004).

Durante las tres generaciones que se aislaron hembras vírgenes de cada población, nunca se observaron huevos ni larvas. Con esto se garantizó que la reproducción en las poblaciones experimentales siempre fuera sexual y permitió la integración de las pozas génicas en la conformación de los grupos control.

Se caracterizaron fenotípicamente los grupos control (ABC y DEAGHI) y se constató que corresponden al fenotipo silvestre según Chyb y Gompel (2013) (Figura 7 y 8).

Se establecieron 13 linajes del tratamiento endogámico ABC y 10 del DEAGHI.

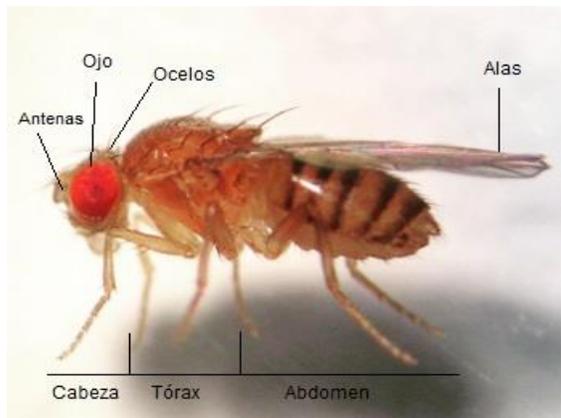


Figura 7. Fotografía que muestra la morfología externa de una hembra de *Drosophila melanogaster* proveniente del grupo control DEAGHI. Tomada por Mariana E. Hernández Ortega.

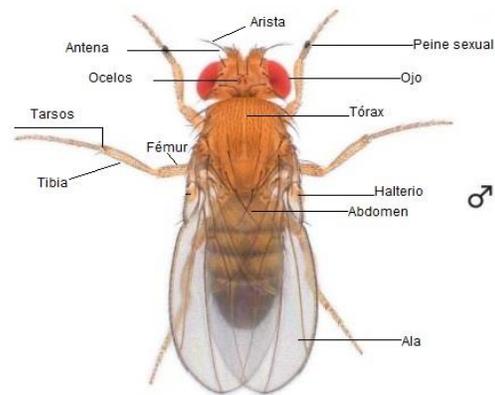


Figura 8. Morfología externa de un macho de *Drosophila melanogaster*. Tomado de Chyb y Gompel (2013).

## 7.2 Observación y registro de caracteres

### 7.2.1 Caracteres cualitativos

Los caracteres fenotípicos cualitativos monitoreados en las listas de cotejo mostraron que no se encontró variación cualitativa novedosa en ninguno de los linajes endogámicos. Sin embargo, sí se encontraron ejemplares con anormalidades en el fenotipo, las cuales se muestran en la Tabla 6. Se observa que únicamente los linajes del grupo ABC presentaron distintos tipos de anormalidades principalmente en la generación 6, la cual tuvo el mayor número de casos, éstos fueron identificados como el tipo de mutación *Wrinkled*, de acuerdo con el catálogo de cepas mutantes de *D. melanogaster* de la UNAM.

Linajes de ABC*	Generación	No. de anormalidades	Tipo de anormalidad	Registrada en el catálogo de cepas mutantes de la UNAM
	1	1	Ala arrugada	No
	2	0	-	
	3	0	-	
	4	1	Alas atrofiadas	No
	5	2	Tórax dividido en dos y alas atrofiadas	No
	6	3	Wrinkled	Sí
	7	1	Alas atrofiadas	No
	8	0	-	
	9	0	-	
	10	0	-	
	11	0	-	
	12	1	Ala derecha atrofiada	No
	TOTAL=	9		

\*Los linajes de la población DEAGHI no presentaron anormalidades.

## 7.2.2 Caracteres cuantitativos

Los datos crudos de los caracteres cuantitativos continuos que fueron registrados en las listas de cotejo se presentan en la siguiente tabla descriptiva (Tabla 7). En ésta se muestran los promedios y desviaciones estándar de cada carácter (columnas amarillas y rosas, respectivamente) por generación. Asimismo, se muestra el promedio y la desviación estándar total de cada carácter por tratamiento.

Tabla 4. Tabla que presenta los promedios (columnas amarillas) y desviaciones estándar (columnas rosas) de cada una de las medidas por generación y tratamiento. Los cuadros azules y rojos muestran los promedios y desviaciones estándar totales por tratamiento.

Tratamientos	Generación	Sexo	Desv. Estándar del sexo	Promedio longitud del cuerpo sin incluir alas	Desv. Estándar longitud del cuerpo sin incluir alas	Promedio longitud del cuerpo incluyendo alas	Desv. Estándar longitud del cuerpo incluyendo alas	Promedio longitud de pata	Desv. Estándar longitud de pata
ABC	0	1.52	0.50	2.63	0.30	3.47	0.32	2.16	0.13
ABC	1	1.69	0.47	2.63	0.29	3.22	0.28	1.99	0.16
ABC	2	1.53	0.51	2.55	0.30	3.2	0.28	2.05	0.09
ABC	3	1.53	0.51	2.59	0.24	3.14	0.26	1.98	0.07
ABC	4	1.53	0.51	2.41	0.29	3	0.24	2.01	0.08
ABC	5	1.73	0.45	2.44	0.23	3.15	0.21	2.02	0.05
ABC	6	1.58	0.50	2.5	0.21	3.2	0.40	2.025	0.08
ABC	7	1.52	0.51	2.37	0.21	3.3	0.26	2.04	0.06
ABC	8	1.56	0.51	2.48	0.29	3.23	0.25	2.01	0.05
ABC	9	1.67	0.49	2.61	0.22	3.38	0.30	2.06	0.11
ABC	10	1.67	0.5	2.64	0.26	3.38	0.28	2.01	0.03
ABC	11	1.67	0.5	2.55	0.30	3.36	0.30	2.04	0.05
ABC	12	1.67	0.52	2.78	0.19	3.53	0.39	2.11	0.10
TOTAL TRATAMIENTO ABC		1.61	0.49	2.52	0.28	3.25	0.31	2.02	0.11
DEAGHI	0	1.5	0.51	2.62	0.28	3.36	0.35	2.03	0.07
DEAGHI	1	1.63	0.49	2.71	0.29	3.35	0.32	2.06	0.11
DEAGHI	2	1.58	0.50	2.64	0.25	3.18	0.24	2.02	0.05
DEAGHI	3	1.46	0.51	2.55	0.23	3.05	0.21	1.96	0.08
DEAGHI	4	1.48	0.51	2.56	0.24	3.10	0.22	2.02	0.10
DEAGHI	5	1.58	0.51	2.48	0.25	3.13	0.24	2.02	0.08
DEAGHI	6	1.5	0.52	2.34	0.25	3.21	0.35	2.02	0.04
DEAGHI	7	1.89	0.33	2.42	0.25	3.12	0.16	2.02	0.07
DEAGHI	8	1.56	0.53	2.56	0.19	3.17	0.38	2.01	0.03
DEAGHI	9	1.78	0.44	2.48	0.16	3.26	0.22	2.03	0.07
DEAGHI	10	1.67	0.5	2.50	0.29	3.14	0.15	2.01	0.06
DEAGHI	11	1.67	0.52	2.48	0.12	3.35	0.29	2.02	0.04
DEAGHI	12	1.67	0.52	2.65	0.33	3.52	0.35	2.05	0.08
TOTAL TRATAMIENTO DEAGHI		1.59	0.50	2.56	0.27	3.20	0.31	2.02	0.08

### 7.3 Análisis estadísticos entre tratamientos

En la Tabla 5 se observa que todos los atributos poseen una Lambda de Wilks cercana a 1; esto indica que el modelo requiere de todos los atributos para generar la tabla de asignación. Se muestra que el atributo que mayormente contribuye a generar el modelo es la longitud del cuerpo sin incluir las alas, al poseer un valor de 0.98. Sin embargo, los valores altos de todos los atributos también indican una baja capacidad de asignación que a su vez expresa que los atributos están altamente correlacionados.

Tabla 5. Prueba multivariada de significancia que muestra el valor del estadístico de Wilks para cada variable y su contribución al modelo. La variable de mayor contribución se encuentra marcada en amarillo.						
Efecto	Prueba	Valor	F	Efecto grados de libertad	Error grados de libertad	P
Longitud del cuerpo sin incluir las alas	Wilks	0.98	2.78	3	528	0.04
Longitud del cuerpo incluyendo las alas	Wilks	0.91	17.38	3	528	0.00
Longitud de la pata	Wilks	0.85	31.03	3	528	0.00
Sexo	Wilks	0.89	19.65	3	528	0.00

La Tabla 6 indica que existen diferencias significativas entre todos los grupos, con excepción del grupo descendiente ABC con respecto al descendiente DEAGHI, al contar con una  $F_{(4, 528)}=1.58$  y  $p=0.17$ ; mientras que las diferencias más amplias se muestran entre el grupo control ABC, con respecto a su descendiente con una  $F_{(4, 528)}=42.07$  y  $p=0.00$ .

Tabla 6. Prueba de significancia del cuadrado de distancias de Mahalanobis. Los grupos que difieren significativamente con base en los atributos evaluados se encuentran marcados en rojo.				
F con 4 y 528 grados de libertad				
Grupos	Control ABC F	ABC F	Control DEAGHI F	DEAGHI F
Control ABC				
ABC	42.07 (p=0.00)			
Control DEAGHI	16.46 (p=0.00)	9.05 (p=0.00)		
DEAGHI	41.59 (p=0.00)	1.58 (p=0.17)	7.96 (p=0.00)	

La Tabla 7 muestra que de acuerdo con los valores de  $X^2$ , se necesitan dos funciones para explicar significativamente la varianza de los grupos. No obstante, los autovalores son muy bajos debido a una mala asignación, lo cual es una consecuencia de tener atributos altamente correlacionados, lo que no le permite al modelo discriminar adecuadamente entre grupos.

Sin embargo, en la Tabla 8 se muestra que la función 1 explica el 87.16% de la varianza acumulada y los atributos que mayor contribuyen a esta varianza son: la longitud del cuerpo incluyendo las alas (-0.462738) y la longitud de la pata (-0.739816). La función 2 explica solamente el 10.70% de la varianza acumulada y las variables de mayor contribución son: la longitud del cuerpo sin incluir las alas (0.315720) y la longitud de la pata (-0.581295).

Raíces eliminadas	Tabla 7. Pruebas de $X^2$ con raíces sucesivas eliminadas. Las funciones que son importantes para explicar significativamente la varianza de los grupos se encuentran marcadas en color amarillo.					
	Autovalor	Correlación de raíces canónicas	Lambda de Wilks	$X^2$	Grados de libertad	p-valor
0	0.362157	0.515626	0.696716	191.5297	12	0.00
1	0.044467	0.206335	0.949037	27.7229	6	0.00
2	0.008839	0.093605	0.991238	4.6643	2	0.09

Tabla 8. Estructura de los coeficientes del factor. Se muestran los atributos evaluados que explican la mayor parte de la varianza acumulada. Las variables que explican la mayor parte de la varianza para cada función se encuentran marcadas en amarillo.		
Efectos	Función 1	Función 2
Medida del cuerpo sin alas	-0.173449	0.315720
Medida del cuerpo con alas	-0.462738	0.294930
Medida de la pata	-0.739816	-0.581295
Sexo	-0.093331	0.221496
Autovalor	0.362157	0.044467
Varianza acumulada	0.871694	0.978724

En la Tabla 9 se muestra el modelo de asignación con base en las funciones discriminantes. Se observa que únicamente el 50% de las moscas del grupo control ABC fue correctamente asignado y el porcentaje restante fue asignado al grupo descendiente ABC. En el caso del grupo descendiente ABC el 93.93% de los casos fue correctamente asignado, mientras que los otros grupos presentan porcentajes mucho menores. El control DEAGHI no tuvo un solo caso asignado correctamente, ya que de los 50 individuos que pertenecen a este grupo, 49 se asignaron al grupo descendiente ABC; en el caso de DEAGHI solamente el 2.92% fue asignado correctamente y la mayoría de casos se clasificaron dentro del grupo descendiente ABC.

Tabla 9. Matriz de clasificación que muestra el porcentaje de casos asignados correctamente a su grupo con base en las funciones discriminantes. Los porcentajes correctamente asignados iguales o mayores a 50 y el porcentaje total se muestran en amarillo.

Grupos	Porcentaje correctamente asignado	Control ABC	ABC	Control DEAGHI	DEAGHI
Control ABC	50	25	25	0	0
ABC	93.93	4	248	1	11
Control DEAGHI	0	1	49	0	0
DEAGHI	2.92	6	158	2	5
Total	51.96	36	480	3	16

En la Figura 9 se muestra gráficamente cada una de las moscas clasificadas con base en las funciones discriminantes generadas que se muestran en la Tabla 8. De esta manera, en el eje x se encuentra la función 1, cuyos valores negativos corresponden a las moscas que presentaron la mayor longitud del cuerpo incluyendo las alas y la longitud de la pata; mientras que los valores positivos

corresponden a las moscas cuya longitud del cuerpo incluyendo las alas y la longitud de la pata, fueron menores (Tabla 10).

En el eje y se muestra la función 2, los valores negativos muestran a las moscas cuya longitud del cuerpo sin incluir las alas fue menor, pero que poseen una longitud de la pata mayor; mientras que los valores positivos muestran a las moscas con longitud del cuerpo sin incluir las alas mayor y longitud de la pata menor (Tabla 8)

En la misma Figura 9 también se observa que el Control ABC (identificado como C1) se encuentra bien diferenciado de todos los demás grupos. El grupo ABC (denominado como 1) se observa altamente heterogéneo al estar distribuido ampliamente; sin embargo, con respecto a su ancestro, control ABC (C1), se encuentra bien diferenciado. Puede observarse que existe una tendencia a la reducción del tamaño del cuerpo en el grupo 1, con respecto a su ancestro C1.

Por otra parte, el grupo control DEAGHI (identificado como C2) se encuentra conglomerado principalmente al centro y, el grupo DEAGHI (denominado como 2) se ve distribuido casi en la misma posición que su control, lo cual parece indicar que el grupo descendiente (DEAGHI) a pesar de tener diferencias significativas con respecto a su grupo control DEAGHI, éstas no parecen ser tan amplias.

Tabla 10. Descripción de lo que significan los valores negativos y positivos en la figura 9.		
Ejes	Valores negativos	Valores positivos
Eje x (Función 1)	Longitud del cuerpo incluyendo alas: mayor Longitud de pata: mayor	Longitud del cuerpo incluyendo alas: menor Longitud de pata: menor
Eje y (Función 2)	Longitud del cuerpo sin incluir alas: menor Longitud de pata: mayor	Longitud del cuerpo sin incluir alas: mayor Longitud de pata: menor

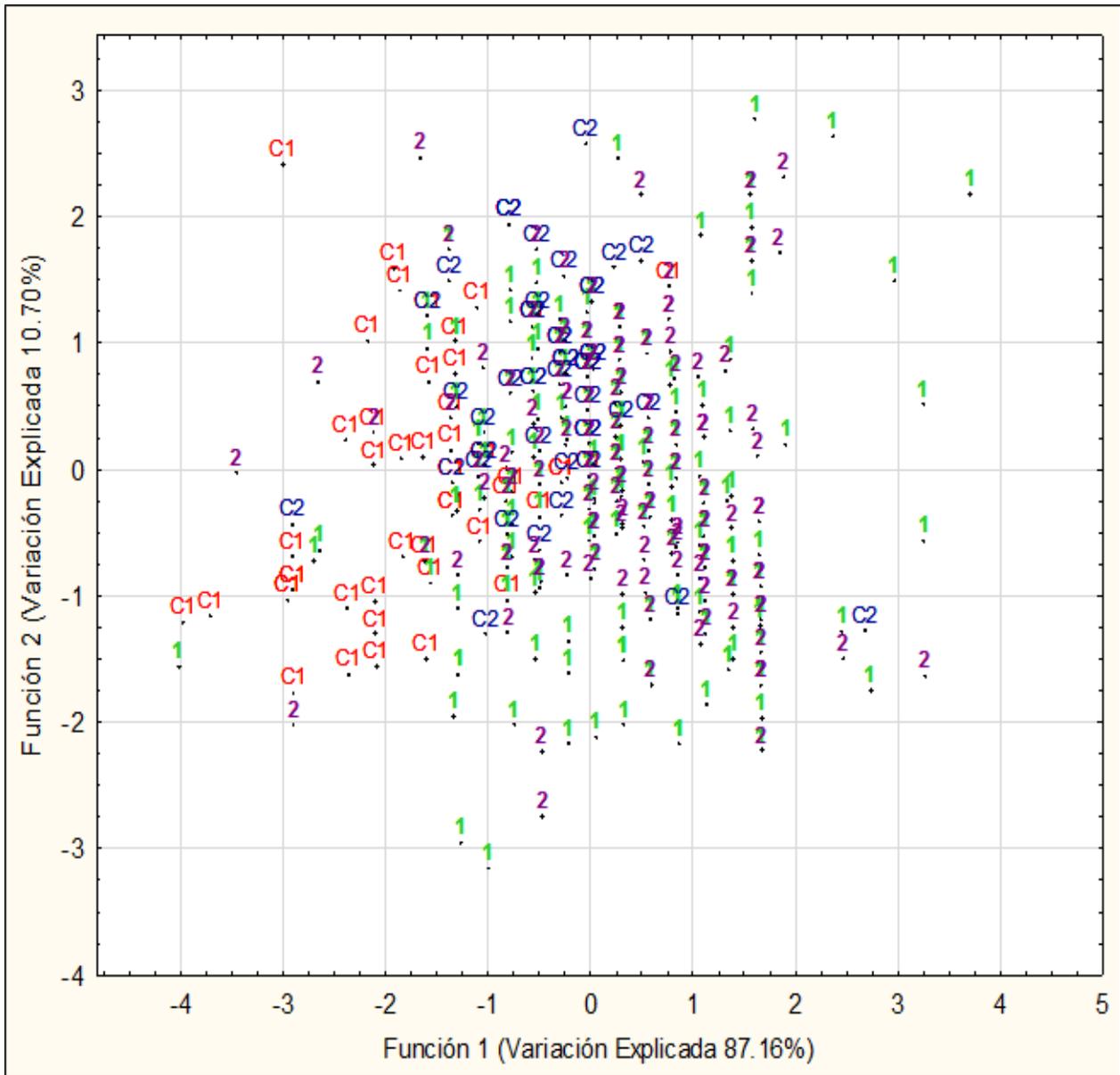


Figura 9. Se le asignó al control ABC la identificación C1 (rojo); al grupo ABC la identificación 1 (verde); al control DEAGHI la identificación C2 (azul) y al grupo DEAGHI la identificación 2 (morado).

#### 7.4 Análisis estadísticos entre generaciones

El estadístico Lambda de Wilks mostró valores cercanos a 1, lo cual significa que, al igual que el análisis estadístico entre tratamientos, el modelo requiere de todos los atributos para generar la tabla de asignación (Tabla 11). Los atributos están altamente correlacionados. Sin embargo, en este análisis entre generaciones el atributo que mayormente contribuye al modelo es la longitud de la pata, el cual posee la Lambda de Wilks más alta, con un valor de 0.91.

Tabla 11. Prueba multivariada de significancia que muestra el valor del estadístico de Wilks para cada variable y su contribución al modelo. La variable de mayor contribución se encuentra marcada en amarillo.						
Efecto	Prueba	Valor	F	Efecto grados de libertad	Error grados de libertad	P
Longitud del cuerpo sin incluir las alas	Wilks	0.819637	9.51725	12	519	0.00
Longitud del cuerpo incluyendo alas	Wilks	0.803097	10.60403	12	519	0.00
Longitud de la pata	Wilks	0.910252	4.26434	12	519	0.00
Sexo	Wilks	0.836561	8.44977	12	519	0.00

Este análisis estadístico se realizó tomando en cuenta todas las generaciones de ambos tratamientos en conjunto, y, la prueba de significancia del cuadrado de distancias de Mahalanobis (Tabla 12) mostró que existen diferencias significativas entre generaciones (en color rojo) principalmente entre la 0 y las demás con excepción de la 12. Las generaciones consecutivas a la 6 muestran que no existen diferencias significativas entre éstas; nuevamente con excepción de la 12 que difiere con casi todas.

Tabla 12. Prueba de significancia del cuadrado de distancias de Mahalanobis. Los grupos que difieren significativamente con base en los atributos evaluados se encuentran marcados en rojo.

F con 4 y 519 grados de libertad.												
Generaciones	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
0												
1	16.85 (p=0.00)											
2	14.47 (p=0.00)	1.35 (p=0.25)										
3	32.60 (p=0.00)	4.43 (p=0.00)	3.96 (p=0.00)									
4	28.94 (p=0.00)	6.91 (p=0.00)	3.07 (p=0.00)	3.97 (p=0.00)								
5	26.14 (p=0.00)	10.24 (p=0.00)	7.18 (p=0.00)	10.65 (p=0.00)	3.41 (p=0.01)							
6	13.54 (p=0.00)	6.47 (p=0.00)	4.67 (p=0.00)	8.97 (p=0.00)	4.22 (p=0.00)	1.56 (p=0.18)						
7	16.61 (p=0.00)	13.28 (p=0.00)	10.82 (p=0.00)	16.95 (p=0.00)	9.28 (p=0.00)	2.63 (p=0.03)	1.51 (p=0.2)					
8	9.40 (p=0.00)	2.38 (p=0.05)	1.76 (p=0.13)	4.23 (p=0.00)	2.48 (p=0.04)	2.19 (p=0.07)	0.51 (p=0.72)	3.28 (p=0.01)				
9	5.61 (p=0.00)	3.94 (p=0.00)	3.62 (p=0.00)	9.56 (p=0.00)	6.25 (p=0.00)	3.52 (p=0.01)	1.22 (p=0.3)	2.51 (p=0.04)	1.12 (p=0.34)			
10	7.14 (p=0.00)	1.10 (p=0.35)	1.39 (p=0.23)	2.90 (p=0.00)	2.41 (p=0.05)	2.07 (p=0.08)	0.93 (p=0.44)	3.30 (p=0.01)	0.20 (p=0.93)	0.92 (p=0.45)		
11	4.35 (p=0.00)	3.80 (p=0.00)	3.95 (p=0.00)	7.44 (p=0.00)	5.55 (p=0.00)	2.90 (p=0.02)	0.87 (p=0.48)	1.29 (p=0.27)	1.09 (p=0.36)	0.34 (p=0.85)	0.98 (p=0.41)	
12	0.59 (p=0.67)	4.13 (p=0.00)	4.93 (p=0.00)	9.60 (p=0.00)	9.91 (p=0.00)	9.33 (p=0.00)	5.50 (p=0.00)	7.10 (p=0.00)	4.24 (p=0.00)	2.47 (p=0.04)	3.43 (p=0.00)	2.28 (p=0.06)

La Tabla 13 muestra que existen dos factores importantes para explicar la varianza significativa de los grupos. Sin embargo, de nueva cuenta los autovalores son muy bajos debido a una mala asignación, lo cual es una consecuencia de tener atributos altamente correlacionados, lo que no le permite al modelo discriminar adecuadamente entre las generaciones.

Tabla 13. Pruebas de $X^2$ con raíces sucesivas eliminadas. Las funciones que son importantes para explicar significativamente la varianza de los grupos se encuentran marcadas en color amarillo.						
Raíces Eliminadas	Autovalor	Correlación de las raíces canónicas	Lambda de Wilks	$X^2$	Grados de libertad	p-valor
0	0.418085	0.542977	0.545878	318.1162	48	0.00
1	0.227450	0.430468	0.774102	134.5551	33	0.00
2	0.036879	0.188593	0.950171	26.8598	20	0.13
3	0.015009	0.121603	0.985213	7.8288	9	0.55

En la Tabla 14, se muestra que la función 1 explica el 59.94% de la variación acumulada y los atributos de mayor contribución son: la longitud del cuerpo incluyendo las alas (-0.639466) y la longitud de la pata (-0.546610); mientras que la función 2 explica el 32.61% de la variación acumulada y el atributo de mayor contribución es: la longitud del cuerpo sin incluir las alas (0.529782).

Tabla 14. Estructura de los coeficientes del factor. Se muestran los atributos evaluados que explican la mayor parte de la varianza acumulada. Las variables que explican la mayor parte de la varianza para cada función se encuentran marcadas en amarillo.		
Efectos	Función 1	Función 2
Longitud del cuerpo sin incluir las alas	-0.264966	0.529782
Longitud del cuerpo incluyendo alas	-0.639466	-0.042466
Longitud de pata	-0.546610	-0.118263
Sexo	-0.024636	0.127201
Autovalor	0.418085	0.227450
Variación acumulada	0.59947	0.925600

La Tabla 15 muestra el modelo de asignación con base en las funciones discriminantes. Se observa que en la generación 0 el 79% de los casos fueron asignados correctamente, sin embargo, las generaciones restantes presentan un porcentaje de asignación menor al 50%, incluso la generación 8, 9, 10, 11 y 12 no tienen ni un solo caso correctamente asignado.

Tabla 15. Matriz de clasificación que muestra el porcentaje de casos asignados correctamente a su grupo con base en las funciones discriminantes. Los porcentajes correctamente asignados iguales o mayores a 50 y el porcentaje total se muestran en amarillo.

Generaciones	Porcentaje asignado correctamente	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0	79.00	79	9	1	6	2	0	0	3	0	0	0	0	0
1	28.99	25	20	1	12	7	4	0	0	0	0	0	0	0
2	5.56	17	15	3	8	3	6	1	1	0	0	0	0	0
3	44.44	3	11	2	24	10	3	0	1	0	0	0	0	0
4	19.61	12	5	0	10	10	12	1	1	0	0	0	0	0
5	38.10	9	6	0	2	5	16	2	2	0	0	0	0	0
6	2.78	14	1	1	2	8	2	1	7	0	0	0	0	0
7	23.33	11	3	0	1	0	8	0	7	0	0	0	0	0
8	0.00	6	6	0	3	1	4	4	3	0	0	0	0	0
9	0.00	12	5	0	2	0	5	0	3	0	0	0	0	0
10	0.00	8	6	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0
11	0.00	6	2	0	2	0	1	0	4	0	0	0	0	0
12	0.00	9	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Total	29.91	211	90	8	74	46	64	9	33	0	0	0	0	0

En la Figura 10 se muestra gráficamente cada una de las moscas observadas de cada una de las 12 generaciones y su posición de acuerdo con las funciones de la Tabla 14. Así, en el eje x se encuentra la función 1, cuyos valores negativos muestran a las moscas con una mayor longitud del cuerpo, incluyendo las alas y también mayor longitud de la pata. Por el contrario, los valores positivos indican moscas con una menor longitud del cuerpo, incluyendo las alas y menor longitud de las patas (Tabla 16). La función 2 se ubica en el eje y, donde los valores negativos muestran a las moscas cuya longitud del cuerpo sin incluir las alas es menor,

mientras que los valores positivos muestran una mayor longitud del cuerpo sin incluir las alas (Tabla 16).

En la Figura 10, que corresponde a la gráfica de las generaciones del tratamiento ABC, se observa que la generación control (0) se encuentra bien diferenciada del resto con un mayor tamaño del cuerpo al encontrarse dentro de los valores negativos del eje x. Sin embargo, también se observa que las generaciones siguientes se desplazan hacia los valores positivos volviéndose homogéneas, lo cual indica un menor tamaño del cuerpo, con excepción de la generación 12 que vuelve a ubicarse en los valores negativos, al igual que la generación 0.

En cuanto a la Figura 10.1 que corresponde a las generaciones del tratamiento DEAGHI, se observa que al inicio del experimento existe una mayor variación, ya que en la generación 0 las moscas se encuentran repartidas en varios puntos de la gráfica; sin embargo, las generaciones consecutivas se diferencian con respecto a 0, aunque esta diferenciación no se observa tan amplia como en el caso de ABC. No obstante, estas diferencias también se inclinan ligeramente hacia los valores positivos volviéndose homogéneas.

Tabla 16. Descripción de lo que significan los valores negativos y positivos en la figura 10 y 10.1		
Ejes	Valores negativos	Valores positivos
Eje x	Longitud del cuerpo incluyendo alas: mayor Longitud de pata: mayor	Longitud del cuerpo incluyendo alas: menor Longitud de pata: menor
Eje y	Longitud del cuerpo sin incluir alas: menor	Longitud del cuerpo sin incluir alas: mayor

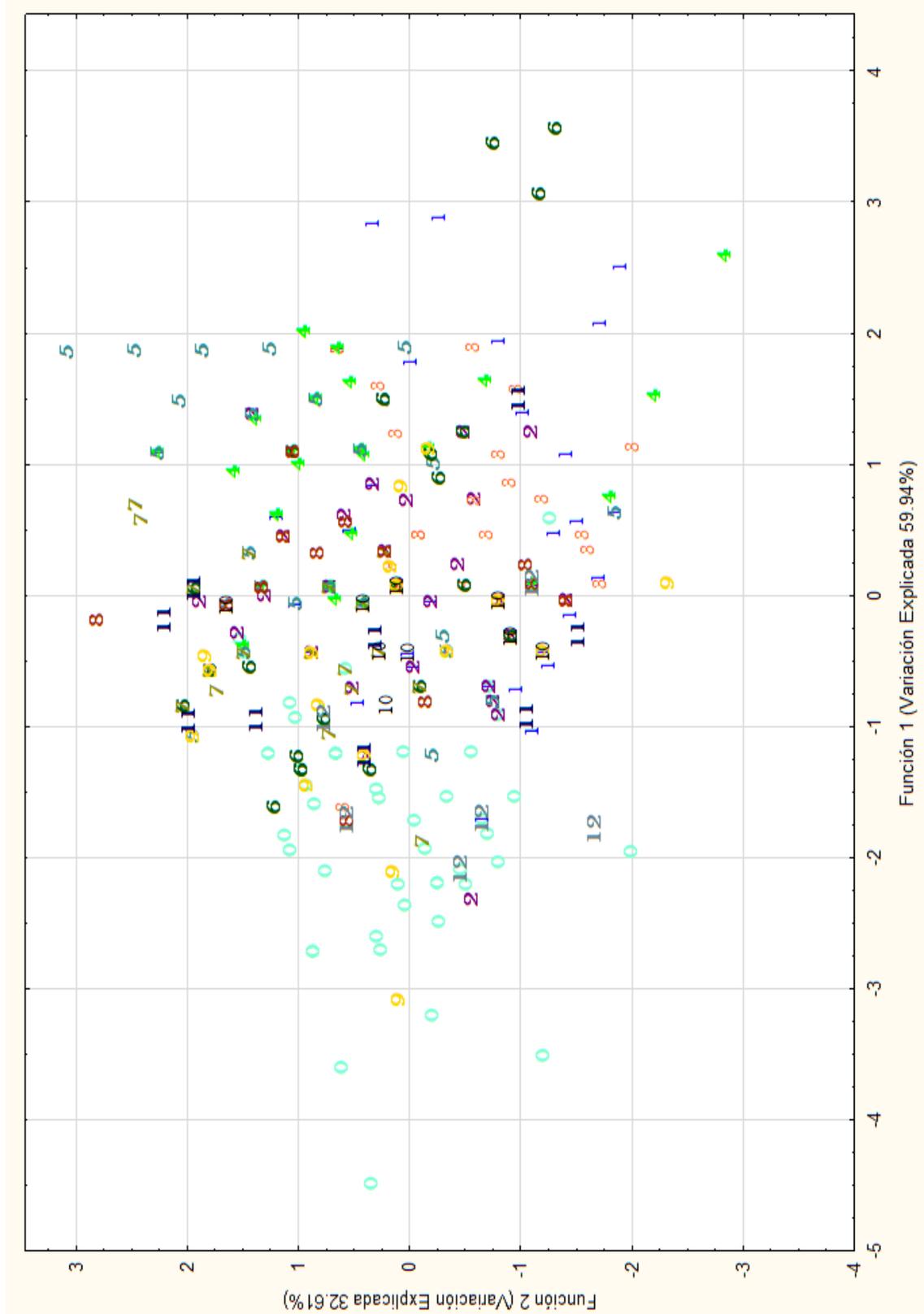


Figura 10. Gráfica que muestra las generaciones del tratamiento ABC.

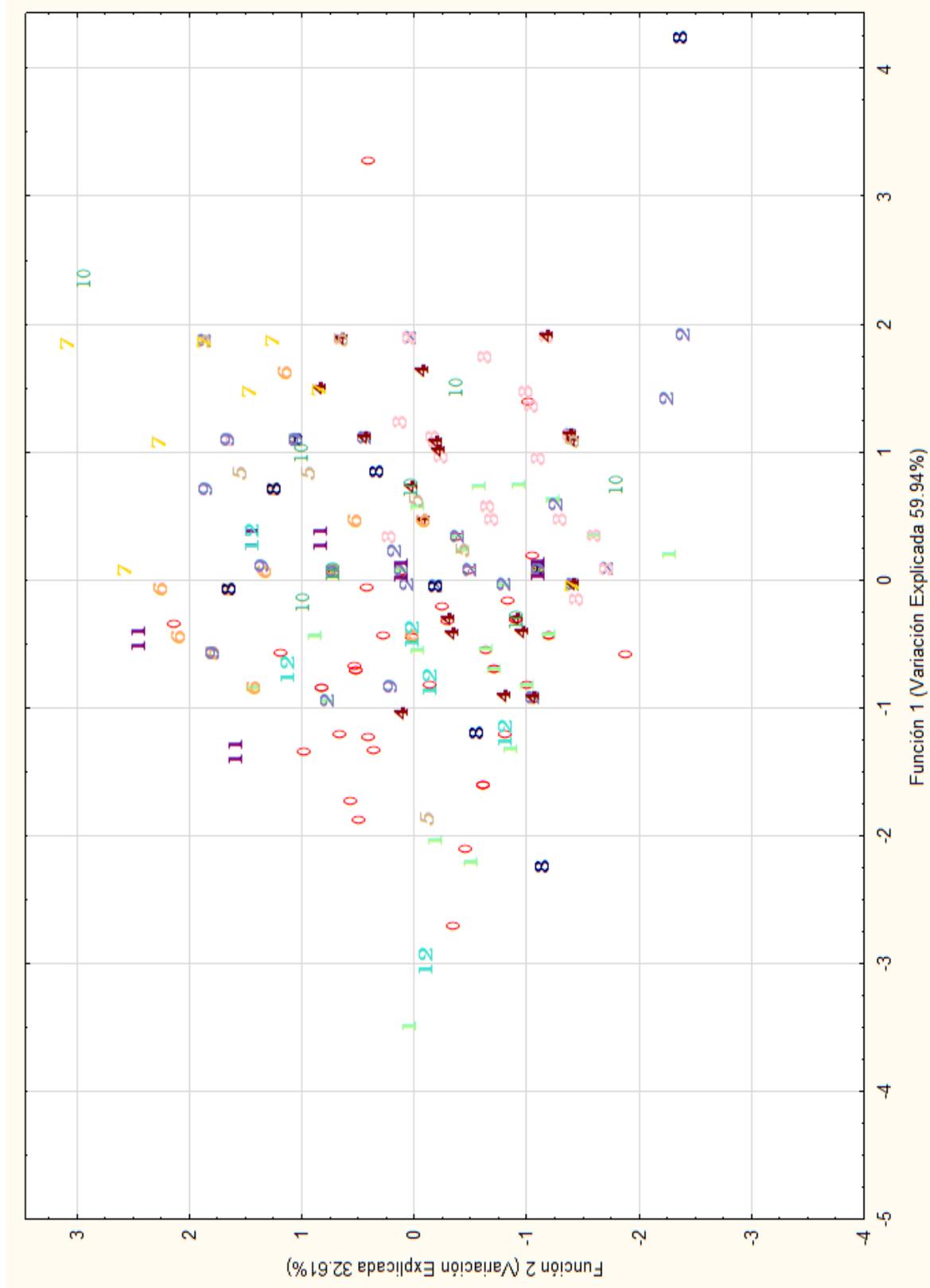


Figura 10.1. Gráfica que muestra las generaciones del tratamiento DEAGHI.

## 7.5 Linajes perdidos

Sí hubo pérdida de linajes en ambos tratamientos. La Tabla 17 muestra el número de linajes sobrevivientes y linajes perdidos en cada generación. En la Figura 11 se muestra que para la octava generación ambos habían perdido el mismo número de linajes, es decir, siete, pero a distinta velocidad, ya que se observa que en DEAGHI la pérdida de linajes fue más abrupta que en ABC, aunque en esta última se perdieron más linajes. Finalmente, para la generación 12 únicamente sobrevivieron 2 linajes en ambos tratamientos.

Tabla 17. Número de linajes perdidos por tratamiento y generación.							
Tratamiento	Generación	Linajes sobrevivientes	No. De linajes perdidos	Tratamiento	Generación	Linajes sobrevivientes	No. De linajes perdidos
ABC	0	13	0	DEAGHI	0	10	0
ABC	1	13	0	DEAGHI	1	10	0
ABC	2	10	3	DEAGHI	2	8	2
ABC	3	10	0	DEAGHI	3	8	0
ABC	4	10	0	DEAGHI	4	7	1
ABC	5	10	0	DEAGHI	5	4	3
ABC	6	8	2	DEAGHI	6	4	0
ABC	7	7	1	DEAGHI	7	3	1
ABC	8	6	1	DEAGHI	8	3	0
ABC	9	6	0	DEAGHI	9	3	0
ABC	10	3	3	DEAGHI	10	3	0
ABC	11	3	0	DEAGHI	11	2	1
ABC	12	2	1	DEAGHI	12	2	0
Linajes sobrevivientes= 2				Linajes sobrevivientes= 2			
Linajes totales perdidos= 11				Linajes totales perdidos= 8			

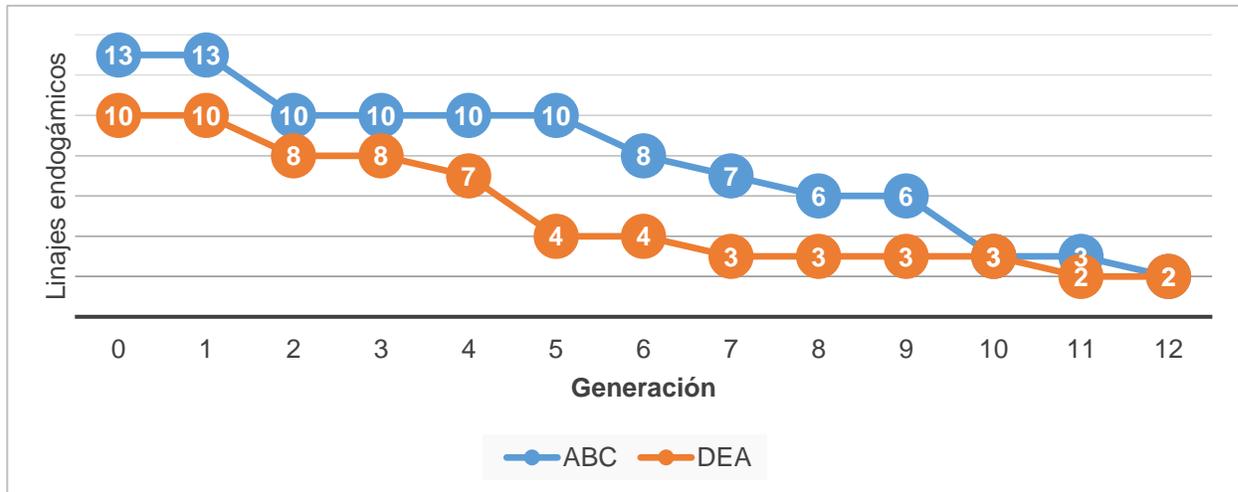


Figura 11. Gráfica que representa los linajes endogámicos sobrevivientes en cada generación.

## 8. Discusión

Como se mencionó anteriormente, los grupos control de los que se derivaron los linajes endogámicos partieron de ejemplares provenientes de localidades geográficamente separadas (en un grupo, con menor distancia entre éstas y en otro, con bastante mayor), para limitar la interacción reproductiva entre poblaciones. Sin embargo, Coyne y col. (1982) mencionan que moscas pertenecientes al género *Drosophila* (en específico *D. pseudoscura*, *D. simulans* y *D. melanogaster*) son capaces de recorrer largas distancias entre áreas favorables en poco tiempo, aunque el viento también juega un papel importante como causante de estos movimientos a larga distancia. De este modo, se reporta que los individuos del género *Drosophila* pueden dispersarse aproximadamente hasta 15 km en 15 horas (Coyne *et al.*, 1982) dependiendo de la especie y de varios factores tales como: temperatura, humedad, radiación solar, alimento, entre otras.

Tomando en cuenta esta información no se descarta que haya habido interacción previa entre individuos de las distintas localidades que conformaron ambos grupos control. Aunque es importante destacar que la migración a larga distancia entre áreas favorables puede estar meramente limitada a situaciones y hábitats extremos, tales como la falta de alimento y ambientes desérticos (Coyne *et al.*, 1982).

Los dos grupos control caracterizados mostraron poseer un fenotipo silvestre, y a lo largo de los experimentos endogámicos no se encontraron nuevos caracteres fenotípicos cualitativos en ninguno de los linajes, a diferencia de los resultados que obtuvo Wright (1922a) con familias endogámicas de cueros. Aquel estudio inició con dos experimentos endogámicos: el primero lo constituyeron en su totalidad individuos provenientes de una misma población (Familias 1-24). El segundo fue constituido por individuos de distintas fuentes (Familias 31-42). En tales estudios obtuvo resultados muy importantes en cuanto a la adecuación. Sin embargo, el resultado más importante para su teoría evolutiva surgió con la diferenciación fenotípica entre las familias endogámicas.

Cada familia de cueros produjo una gran variedad de colores del pelaje en las primeras generaciones. A través del tiempo, los distintos colores se fueron fijando en las diferentes líneas; y debido a que las familias se volvieron más homogéneas a través del tiempo, la mayoría de las líneas llegaron a ser distinguidas por un color particular, entre otras características (Wright, 1922a).

Otro tipo de variación entre las familias fue la polidactilia. Un cuarto dedo en los miembros posteriores fue encontrado ocasionalmente en la población de la cual se derivaron los experimentos. Pero registró 181 casos en la familia 35; 152 en la

familia 31; 59 en la familia 38; 26 en familia 36; 25 en la familia 11 y 19 en la familia 24. Y 12 casos repartidos entre las familias 2, 7, 14, 17 y 39. Ninguno fue registrado en las familias 1, 3, 13, 15, 18, 19, 20, 21, 23, 32 y 34. Resulta evidente que hubo una segregación de alelos recesivos en las familias debido a la endogamia lo que ocasionó la diferenciación genética entre éstas.

Contrastando con lo anterior, en la presente investigación no se encontraron nuevos caracteres fenotípicos cualitativos como se esperaba, pero sí se registraron algunas anormalidades (con mayor probabilidad mutaciones) en pocos linajes, los cuales constituyen información que debe analizarse. Se encontraron ocho anormalidades en la forma de las alas y una en el tórax, han sido pocos los registros de dichas anormalidades que se han presentado en comparación con el total de caracteres observados en los ejemplares analizados (535 moscas), tal como puede observarse en la Tabla 3. Además, éstas surgieron únicamente en los linajes de ABC; por una parte, esto sugiere que podrían haber estado ya presentes en la población control ABC. Con base en estos datos es posible decir que en ABC la endogamia fue más intensa, al presentar todos los casos de anormalidades y ser este grupo el que supuestamente tenía menor variación alélica, puesto que los linajes de DEAGHI con mayor variación alélica no presentaron casos. No obstante, con excepción de la mutación *Wrinkled* encontrada en la generación 6, no es posible determinar si se trata de mutaciones puesto que éstas no se encontraron registradas dentro del catálogo de cepas mutantes de la UNAM, pudiendo ser defectos del desarrollo embrionario o anormalidades de origen mecánico que se dieron al momento de salir de la pupa. Esto resulta similar a los registros de Wright (1922a), quien menciona

que las mutaciones encontradas en sus experimentos constituyeron una proporción insignificante (exceptuando la polidactilia), comparado con el número total de cuyos nacidos vivos. Asimismo, la mayoría de las mutaciones que encontró aparecieron también en el grupo control, mostrando que la endogamia no pudo ser la causa de su aparición.

En cuanto a los análisis estadísticos realizados entre tratamientos, la Tabla 6 mostró que ambas poblaciones control difieren significativamente entre sí; desde un inicio presentaron diferencias importantes en el tamaño corporal. También mostró que existen diferencias significativas entre los cuatro grupos (control ABC y su descendiente ABC y el control DEAGHI y su descendiente DEAGHI), siendo más amplias entre el control ABC y su descendiente ABC, de esta forma ABC fue el grupo que más se diferenció en el tamaño del cuerpo. Entre el control DEAGHI y su descendiente DEAGHI sí se presentaron diferencias significativas, sin embargo éstas no resultan ser tan amplias como en el caso de ABC.

Por otra parte, es importante destacar que entre los descendientes de ABC y de DEAGHI no hubo diferencias significativas.

Pero tal como se observa en las Tablas 7 y 8, el autovalor (eigenvalue) es muy bajo, por lo que a pesar de que estadísticamente existen diferencias significativas entre grupos, los atributos que se toman para hacer la asignación no son lo suficientemente buenos para separarlos, por lo que el modelo no permite diferenciarlos correctamente. Esto se ve reflejado en la Tabla 9, donde únicamente el 51% de los casos se asignaron correctamente a sus grupos y la mayor parte de las moscas de todos los grupos se clasifican en el grupo descendiente ABC, lo cual

indica que éstas resultan más similares morfológicamente a las del grupo descendiente ABC con base en las funciones discriminantes generadas por el modelo; es decir que, aquellos individuos clasificados incorrectamente indican su adscripción más acorde con base en estas funciones.

La baja efectividad de las funciones discriminantes puede ser atribuida a un tamaño de muestra insuficiente, o bien, a que los intervalos de confianza de las variables son muy amplios, posiblemente debido a que los grupos poseen mucha variación. Aumentar la cantidad de variables es lo que podría ayudar a generar un modelo de asignación correcto.

En la Figura 9 se observa a los cuatro grupos: Control ABC (C1); descendiente ABC (1); Control DEAGHI (C2) y descendiente DEAGHI (2). En donde el descendiente (ABC) no solo se muestra bien diferenciado de su ancestro control ABC, sino que se observa una tendencia a la reducción del tamaño del cuerpo al ubicarse en los valores positivos del eje x, que indica un fenotipo con una longitud del cuerpo incluyendo alas y longitud de pata menores. También se observa al descendiente (DEAGHI) recorriéndose ligeramente hacia los valores positivos, aunque no parece apartarse en gran medida de su ancestro el grupo control DEAGHI, a pesar de que existen diferencias significativas entre ambos grupos, contrariamente a lo que ocurrió con el grupo descendiente ABC (1) y su ancestro control ABC (C1).

Así, como ya se ha insistido, parte de lo esperado era que surgieran nuevos caracteres fenotípicos y se fijaran dentro de los linajes debido a la endogamia intensa, cuya consecuencia sería la diferenciación entre los ancestros y los descendientes. Aunque esto último sí sucedió pero estrictamente en relación con el

tamaño del cuerpo. En el caso del descendiente ABC, la endogamia pudo haber tenido un efecto mayor debido a que el control se compuso únicamente por tres poblaciones muy cercanas geográficamente. Probablemente esta población sí tenía una baja variación alélica y los cuellos de botella poblacionales, seguidos de endogamia intensa provocó una diferenciación biométrica más rápida que en el grupo control DEAGHI, del cual se asume con mayor variación por haberse conformado por el doble de poblaciones y bastante más separadas geográficamente. Aquí, las diferencias no fueron tan drásticas.

Estudios posteriores podrían dilucidar si efectivamente ocurrió una acumulación de alelos recesivos relacionados con un tamaño menor del cuerpo, o bien, si se trató de la pérdida de alelos vinculados con el tamaño del cuerpo que corresponde al fenotipo silvestre debido a los cuellos de botella que hubo en cada generación.

El análisis entre generaciones muestra resultados similares. En la Tabla 12, se muestra que existen diferencias significativas entre generaciones, principalmente entre la generación 0 (generación control) con respecto de las demás generaciones, con excepción de la 12. A partir de la 6, se observa que las generaciones consecutivas empiezan a parecerse entre sí, con excepción de la generación 12 que no se vuelve homogénea sino que contrario a esto, difiere con respecto de todas las generaciones anteriores a ésta, excepto de la 0 y 11.

Al igual que en el análisis estadístico por tratamientos, se observa en las Tablas 13 y 14 que los autovalores son muy bajos, por lo que los atributos que se toman para hacer la asignación no son lo suficientemente buenos para separarlos, es decir, el modelo no permite diferenciarlos correctamente. En la Tabla 15 se observa que el

porcentaje asignado correctamente apenas alcanza el 29.91% y la mayor parte de las moscas se asignan erróneamente a la generación 0, indicando su adscripción más acorde al grupo con base en las funciones discriminantes generadas. Por otra parte, la baja efectividad de las funciones discriminantes puede ser atribuida a un tamaño de muestra insuficiente ya que el número de individuos muestreados fue disminuyendo en cada generación, principalmente en las últimas puesto que eran pocos los linajes sobrevivientes y el tamaño de muestra se redujo considerablemente. Asimismo, al igual que en el análisis entre generaciones, estos datos permiten conocer la efectividad de las funciones discriminantes y el modelo, el cual requiere tomar más atributos para mejorar y permitir discriminar correctamente a los grupos.

En las Figuras 10 y 10.1 se observa la gráfica correspondiente a las generaciones del grupo ABC y del grupo DEAGHI, respectivamente. En la Figura 10 se observa la misma tendencia a la reducción del tamaño del cuerpo con las generaciones dispersándose ampliamente hacia los valores positivos, los cuales indican una longitud del cuerpo incluyendo alas y longitud de la pata, menores. Sin embargo, también se muestra que las generaciones dejan de avanzar progresivamente hacia los valores positivos y se observa una homogeneización entre éstas. Esto coincide con la Figura 10.1 en donde se muestra que las generaciones también se recorren ligeramente hacia los valores positivos, aunque inmediatamente dejan de avanzar y se estabilizan. Esto coincide con el análisis entre tratamientos, pero también aquí se muestra que la diferenciación ocurrió más rápidamente en las generaciones de ABC que en las de DEAGHI.

Estos resultados se muestran similares a los que obtuvo Castle y col. (1906), en éste examinaron individuos de tres series (A, M y N) y un control (X) con el fin de determinar si la endogamia continua y prolongada afectaba la variabilidad de los caracteres fenotípicos (número de dientes en el peine sexual y longitud de la tibia). Sus resultados no mostraron algún efecto de la endogamia. Los cultivos bien alimentados mostraron una media más alta en cuanto al número de espinas y una mayor longitud de la tibia, en comparación con los cultivos criados bajo condiciones pobres o variables de nutrición. Esto se contrasta con lo obtenido en los análisis estadísticos de este trabajo, los cuales, muestran una tendencia a la reducción en el tamaño de los adultos. Vijendravarma y col. (2012) sostienen que una dieta pobre en las fases larvarias favorece la reducción en el tamaño crítico para el inicio de la metamorfosis, especialmente si la fuente se deteriora. Esto tiene como consecuencia la reducción en el tamaño del adulto, aunque también mencionan que existen otras causas, tales como los antecedentes genéticos y detalles experimentales. Es muy poco probable que esto haya ocurrido con los experimentos realizados en este trabajo, ya que a diferencia de Castle y col. (1906) siempre se aseguró que la calidad y cantidad del medio de cultivo utilizado fuera la adecuada tanto para controles, como para linajes endogámicos, por lo que es más probable que, como se dijo anteriormente, esto se deba a otras razones que se abordarán más adelante. Además, la progenie de las parejas de los experimentos endogámicos no fue tan numerosa como la de los muchos padres de los grupos control, por lo que no se podría atribuir este efecto en los descendientes a un estrés por aglomeración, el cual conduce a un deterioro y contaminación del alimento.

La reducción del tamaño del cuerpo tampoco puede ser consecuencia de la adaptación de las poblaciones a las condiciones de laboratorio, puesto que esta reducción se presentó únicamente en los descendientes del grupo control ABC, y si la razón de este cambio fuera producto de la selección, esto se hubiera observado de igual manera tanto en los grupos control ABC y DEAGHI, como en los descendientes del grupo control DEAGHI, lo cual no ocurrió. Por otro lado, Wright mencionaba que la endogamia tiene como efecto la deriva génica (Provine, 2014), lo cual se ve reflejado en estos experimentos, ya que debido a los cuellos de botella que se realizaban en cada generación al cruzar solo una pareja de individuos provenientes de la población, reducían drásticamente el tamaño de la población y tenía como consecuencia la fluctuación al azar de las frecuencias alélicas. Hedrick (2000) coincide con la visión de Wright en que un tamaño pequeño de la población causa alteraciones en las frecuencias alélicas.

Por otro lado, es importante resaltar en que el objetivo del presente trabajo fue identificar la posible variación fenotípica ocasionada por la acumulación e interacción de alelos recesivos debido a la endogamia intensa; por lo tanto, no se registró ni cuantificó la adecuación, ni patrones reproductivos. Sin embargo, la disminución gradual (en algunos casos abrupta) de la progenie de varios linajes en ambos grupos fue evidente. Hubo 23 linajes totales registrados, de los cuales sobrevivieron únicamente cuatro (dos de ABC y dos de DEAGHI) que aparentemente no muestran señales de disminución en la adecuación. Esto coincide con los resultados de Castle y col. (1906) quienes en una serie (A) de moscas endogámicas mantenidas por 59 generaciones, observaron que en la

generación 31 la reproductividad disminuyó tan drásticamente que estuvo al borde de la desaparición. En conjunto, esta serie se caracterizó por tener una baja reproductividad y tendencia a la esterilidad. Pero estos autores descartaron que la baja productividad se debiera a la endogamia, ya que el experimento se repitió en otros linajes en donde no hubo ningún tipo de efecto negativo en cuanto al vigor.

Es importante destacar que el número de generaciones analizadas en el presente estudio jugó un papel importante, puesto que la endogamia se mantuvo únicamente por 12 generaciones impidiendo tener más datos a largo plazo. Además, se debe hacer hincapié en que estas observaciones se realizaron de forma limitada debido a que el estudio estaba enfocado a identificar la posible aparición de caracteres fenotípicos externos, no a rasgos de la morfología interna, caracteres moleculares, ni a los efectos de la endogamia sobre la adecuación.

A pesar de ello, es posible hacer una comparación parcial con las series M y N de los experimentos de Castle y col., las cuales, al igual que en el presente estudio se iniciaron con moscas silvestres capturadas usando fruta en descomposición como cebo. Estas series partieron de dos parejas de macho-hembra. En las primeras 14 generaciones ambas tuvieron una productividad mucho mayor que en la serie A. La serie M mostró casos esporádicos de esterilidad; mientras que N no mostró alguno. En su conjunto, la serie M tuvo un aumento en la reproducción promedio; y por el contrario, en N hubo un decaimiento de ésta. Por lo tanto, es válido inferir que la reproducción endogámica no afecta de la misma manera a las poblaciones de una misma especie y no necesariamente conduce al decrecimiento de la adecuación. Wright, por su parte, observó que la endogamia se mantuvo por 20 generaciones

en varias familias, y solo se presentaron afectaciones sobre algunos elementos del vigor (mortalidad al nacer; la mortalidad entre el nacimiento y el destete; el peso a distintas edades; la regularidad en la producción de camadas y la resistencia a la tuberculosis) (Wright, 1922a; 1922b). Pero cruces entre individuos de las familias sobrevivientes daban como resultado un incremento en vigor superior a las poblaciones control (Provine, 1988).

Otro resultado significativo que Wright obtuvo fue que en tres familias de cuyos (1, 9 y 20) no hubo ningún tipo de anomalía (excepto ploidactilia), sin embargo, la familia 1 fue de las más pobres en cuanto al vigor, y fue la segunda en extinguirse debido a su deterioro en la fertilidad y habilidad de crianza. Por otra parte, la familia que más produjo mutaciones de tipo *cíclope* (con un solo ojo) fue también la más vigorosa en otros aspectos (Wright, 1922a).

De acuerdo con lo anterior, es válido decir que la endogamia no necesariamente afecta de la misma manera a la adecuación. El objetivo de la comparación de ambos estudios es puntualizar que uno de los resultados más importantes de la endogamia, más allá de una posible disminución de adecuación, es la fijación y expresión de caracteres fenotípicos debido a la acumulación e interacción de alelos principalmente recesivos, los cuales pueden o no ser deletéreos, y ello depende de la carga alélica inicial de la población, como Mayr (1954) pensaba.

En cuanto a la pérdida de linajes en cada generación, los resultados de la Tabla 17 y la Figura 11 indican que se perdió el mismo número de linajes endogámicos en ambos tratamientos. Sin embargo, se observa que la endogamia y la deriva génica afectaron más a los descendientes de ABC al perder más linajes que los

descendientes de DEAGHI, pero la velocidad a la que se perdieron fue más drástica en DEAGHI que en ABC. El grupo descendiente ABC presentó más anomalías, asimismo perdió más linajes y también fue el que más se diferenció de acuerdo con los resultados estadísticos. Mientras que el grupo descendiente DEAGHI no se diferenció tanto de su control DEAGHI, perdió menos linajes y en el muestreo no presentó anomalía alguna. El empleo de un mayor número de linajes, generaciones y una muestra mayor de ejemplares pudo haber esclarecido si la composición de las poblaciones jugó o no, un papel importante en cuanto a las pérdidas; mientras que un estudio de adecuación pudo haber determinado si se trató de depresión endogámica.

Como se mencionó anteriormente, aunque la reducción de los linajes durante los experimentos fue drástica, debe destacarse el hecho de que hubo cuatro sobrevivientes que se derivaron de las mismas poblaciones control, además de ser mantenidos bajo las mismas condiciones y durante el mismo tiempo. Por lo tanto, surgen dudas acerca del porqué de los resultados distintos.

Después de la endogamia es más probable que alelos recesivos en condición homocigota se expresen fenotípicamente y esto puede tener por consecuencia su eliminación por medio de la acción de la selección natural. A esto comúnmente se le conoce como “purga de alelos” (Frankham *et al.*, 2002). Swindell y Bouzat (2006) por su parte, sugieren que las poblaciones cuya historia tenga eventos endogámicos ancestrales intensos, son menos susceptibles a experimentar depresión endogámica posterior, debido a que los alelos deletéreos que pudieron estar presentes en dichas poblaciones ya fueron eliminados de ellas. Esto se relaciona

con lo mencionado por Klug y col. (2003) quienes sostienen que la endogamia en plantas y animales domesticados ha sido practicada por los criadores y cultivadores durante miles de años, por lo que estas poblaciones descendientes poseen un alto grado de homocigosidad en muchos *loci*, teniendo como consecuencia efectos muy ligeros en la pérdida de viabilidad debido a nuevos eventos de endogamia; no ocurriendo lo mismo entre individuos provenientes de poblaciones naturales grandes y panmícticas, pues los niveles de homocigosidad son bajos, y cuando a estas poblaciones se les somete a endogamia intensa los niveles de depresión suelen ser mucho mayores.

De acuerdo con esto, los cuatro linajes restantes de moscas pueden haber experimentado una purga alélica importante debido a los cuellos de botella y a la reproducción endogámica intensa. Además, como se mencionó anteriormente, *Drosophila melanogaster* es una especie cosmopolita con una gran capacidad de dispersión, que si bien no se encuentra domesticada, sí está fuertemente asociada a actividades humanas, por lo que es posible que a pesar de la separación geográfica se hayan muestreado individuos de una gran población continua y geográficamente homogénea, que en su origen haya tenido eventos endogámicos importantes. Tal fue el caso del experimento realizado por Swindell y Bouzat (2006), quienes examinaron si la magnitud de la depresión endogámica está influenciada por niveles de endogamia ancestral en poblaciones de *Drosophila melanogaster*. En dicho experimento se replicaron linajes bajo dos sistemas de apareamiento diferentes, los cuales condujeron al mismo coeficiente endogámico, pero con diferente coeficiente ancestral endogámico. Los resultados de ese estudio

demonstraron que la endogamia ancestral influencia significativamente la magnitud de la depresión endogámica que ocurre dentro de poblaciones contemporáneas aisladas. Y también encontraron que el nivel medio de depresión endogámica fue reducido aproximadamente por un 40% en los linajes del tratamiento que tuvieron niveles más altos de endogamia ancestral. Estos resultados sugieren que la purga ancestral puede limitar la pérdida de adecuación posterior en poblaciones sujetas nuevamente a endogamia (Swindell y Bouzat, 2006). Sin embargo, la purga depende de la magnitud de los efectos que tengan los alelos en la expresión fenotípica, siendo más efectiva para aquellos alelos con efectos mucho mayores (e. g. letales), que los alelos que tienen efectos mínimos (Hedrick, 1994).

No obstante, en el caso de la presente investigación esto debe considerarse meramente como una suposición, ya que no es posible asegurar que dicho fenómeno haya ocurrido hasta realizar estudios sobre la adecuación de los linajes sobrevivientes.

Asimismo, cabe mencionar que tal vez *Drosophila melanogaster* no constituye un buen modelo experimental para este tipo de estudio, debido a que quizás no posee entre sus genes aquellos que expresen suficiente variación fenotípica que pueda demostrar un cambio más evidente ocasionado por la acumulación e interacción de alelos principalmente recesivos. Tal vez los artrópodos no sean un buen modelo. Por ejemplo, especies de *Limulus* (cacerolitas de mar), a pesar de contar con un nivel de heterocigosidad no menor al del ratón, su variación fenotípica a lo largo de millones de años de registro fósil es casi nula (Selander *et al.*, 1970). Esto coincide con los análisis de Hubby y Lewontin en cinco poblaciones de *Drosophila*

*pseudoobscura* en donde descubrieron que el 30% de los individuos eran polimórficos dentro de las poblaciones y tenían una heterocigosidad de 11.5%, muy similares a los de una población humana altamente variable (Lewontin, 1991).

No obstante, hace falta realizar más estudios, probablemente con modelos y diseños experimentales distintos, tomando, por ejemplo, otros caracteres como el número de sedas abdominales, o las esternopleurales, o bien, caracteres de la morfología interna, o moleculares los cuales pueden ser más significativos.

Además, aumentar el tamaño de muestra, número de linajes y número de generaciones aportaría más información tanto para los caracteres cualitativos como cuantitativos, lo cual ayudaría a dilucidar las relaciones que se encontraron en el estudio, o bien, se podrían encontrar nuevos patrones además de la reducción del tamaño del cuerpo. Sin embargo, los datos aquí presentados no dejan de ser importantes puesto que la reducción del tamaño del cuerpo en los descendientes de ABC, aunado a la evidencia obtenida por Wright acerca de este fenómeno contribuye a considerar a la endogamia como un mecanismo esencial en el proceso evolutivo que favorece la homocigosidad, el reacomodo de alelos en distintos linajes, nuevas interacciones alélicas y la variación o aparición de caracteres ocultos. Por ello, es importante insistir en que se necesita realizar nuevas investigaciones que estén enfocadas al estudio de los efectos no perjudiciales de la reproducción endogámica en otras poblaciones naturales de especies de reproducción sexual.

## 9. Conclusiones

- Se monitorearon caracteres fenotípicos cualitativos y cuantitativos durante 12 generaciones endogámicas de tipo hermano-hermana en linajes de *D. melanogaster*, sin embargo, no fue posible identificar variación cualitativa novedosa. Se registraron nueve anomalías únicamente en los linajes de ABC.
- En cuanto a los caracteres cuantitativos se observó una tendencia a la reducción del tamaño del cuerpo en el grupo descendiente de ABC, en el cual pudo haberse presentado un mayor efecto de la endogamia quizás al tener una composición alélica menos diversa.
- A lo largo de las generaciones se descartaron varios linajes debido a que no tuvieron descendencia que continuara hasta el término del experimento. Sin embargo, hubo cuatro linajes sobrevivientes (dos de ABC y dos de DEAGHI) que en apariencia no presentaron pérdida de vigor.
- A pesar de que no aparecieron nuevos caracteres en los linajes experimentales de este trabajo, no se puede descartar la evidencia presentada por Wright para pensar en los mecanismos evolutivos que dan lugar a nuevas variedades y especies en otros grupos biológicos, tales como mamíferos y angiospermas, según se infiere de la domesticación.

## 10. Glosario

**Adecuación.** También conocida como aptitud o eficacia biológica. Se refiere a la capacidad de un genotipo determinado para dejar descendientes en la siguiente generación en relación con la capacidad de otros genotipos de la población.

**Alelo dominante.** Alelo cuyo efecto fenotípico se manifiesta tanto en homocigotos como heterocigotos.

**Alelo recesivo.** Alelo cuyo efecto fenotípico solo se observa en los homocigotos.

**Alelo.** Cada una de las variantes de un gen.

**Cuello de botella.** Fluctuación en las frecuencias alélicas que ocurre cuando una población sufre una reducción significativa de tamaño.

**Depresión endogámica.** Un decrecimiento en viabilidad, vigor o crecimiento de la progenie seguida de varias generaciones endogámicas.

**Deriva génica.** Fluctuación aleatoria en la frecuencia alélica a lo largo de las generaciones debido al azar por sí solo.

**Dispersión.** Abandono del área de nacimiento o actividad por otra área.

**Epistasis.** Interacción no recíproca entre los genes de tal manera que un gen puede contribuir, interferir o impedir la expresión de otro gen.

**Estadio.** Cada una de las formas del desarrollo ontogenético de insecto u otro artrópodo entre mudas sucesivas. El periodo entre cada muda.

**Estado.** Periodo definido en el desarrollo de un insecto.

**Fenotipo silvestre.** El fenotipo más común observado, designado como el estándar.

**Imago.** Insecto adulto con desarrollo sexual completo.

**Larva.** Forma inmadura de los insectos endopterigotos.

**Pupa.** Estado inactivo intermedio entre la larva y el imago.

## 11. Referencias

1. Attrill, H., Falls, K., Goodman, J. L., Millburn, G. H., Antonazzo, G., Rey, A. J. y Marygold, S. J. (2014). The FlyBase Consortium. En línea: <http://flybase.org/> . Fecha de consulta: julio 2014
2. Barton, N. H. y Charlesworth, B. (1984). Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 133-164.
3. Bidau, C. (2009). Domestication through the centuries: Darwin's ideas and Dmitry Belyaev's long-term experiment in silver foxes. *Gayana*, 73 (suplemento): 55-72
4. Bijlsma, R., Bundgaard, J. y Van Putten, W. F. (1999). Environmental dependence of inbreeding depression and purging in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 1125-1137.
5. Castañeda-Sortibrán, A. y Castañeda-Partida, L. (2005). *Drosophila melanogaster* como modelo biológico. En: Rodríguez-Arnaiz, R. (coord.). *Manual de prácticas de genética y cuaderno de trabajo*, (pp. 13-30). México, D.F, UNAM.
6. Castle, W. E., Carpenter, F. W., Clark, A. H., Mast, S. O y Barrows, W. M. (1906). The effects of inbreeding, crossbreeding and selection upon the fertility and variability of *Drosophila*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 33: 731-786.
7. Chyb, S. y Gompel, N. 2013. *Atlas of Drosophila morphology*. Londres, Academic Press.
8. Coyne, J. (1994). Ernst Mayr and the origin of species. *Evolution*, 1: 19-30.

9. Coyne, J. A., Boussy, I. A., Prout, T., Bryant, S. H., Jones, J. S. y Moore, J. A. (1982). Long distance migration of *Drosophila*. *The American Naturalist*, 4: 589-595.
10. Crow, J. F. (1994). Sewall Wright. En: National Academy of Sciences (Eds.) *Biographical Memoirs*, (pp. 438-455). Washington, D.C. The National Academies Press.
11. Curtis, H., Barnes, N. S., Schnek, A. y Massarini, A. (2008). *Biología*. Madrid, Editorial Panamericana.
12. Darwin, C. R. (1859). *The origin of species*. México, D.F, Grupo Editorial Tomo.
13. De Viedma, M. G., Baragaño, J. R. y Notario, A. (1985). *Introducción a la entomología*. México, D. F., Editorial Alhambra.
14. Demerec, M. y Kauffmann, B. P. (1996). *Drosophila guide*. Washington, D.C, Carnegie Washington Institution.
15. Depew, D. J. y Weber, B. H. (1996). *Darwinism evolving systems dynamics and the genealogy of natural selection*. Cambridge, The MIT Press.
16. ESRI. (1995). *ArcView Geographic Information System*. Versión 3.2
17. Flagg, R. O. (1979). *Carolina Drosophila manual*. Burlington, Carolina Biological Supply Company.
18. FlyBase: establishing a Gene Group resource for *Drosophila melanogaster*.
19. Fowler, K. y Withlocke, M. (1999). The variance in inbreeding depression and the recovery of fitness in bottlenecked populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266: 2061-2066.
20. Frankham, R., Briscoe, D. A. y Ballou, J. D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge, Cambridge University Press.
21. García-González, A. (2009). Introducción. En: Darwin, R. C. (1802-1822). *La variación de los animales y plantas bajo domesticación*, (pp. 7-35). Ciudad de México, Academia Mexicana de Ciencias: Consejo superior.

22. González, N., Abad, J. y Lévy, J. P. (2006). Normalidad y otros supuestos en análisis de covarianzas. En: Lévy, J. (Ed.): *Modelización con estructuras de covarianzas* (pp. 31-57). La Coruña, Netbiblo.
23. Hedrick, P. W. (1994). Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating. *Heredity*, 73: 363-372. Citado en: Frankham, R., Briscoe, D. A. y Ballou, J. D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge, Cambridge University Press.
24. Hedrick, P. y Kalinowsky, S. (2000). Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31: 139-162.
25. Hillman, S. S., Drewes, R. C., Hedrick, M. S. y Hancock, T. V. (2014). Physiological vagility and its relationship to dispersal and neutral genetic heterogeneity in vertebrates. *The Journal of Experimental Biology*, 217: 3356-3364.
26. INEGI. (2009a). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Mineral de la Reforma, Hidalgo. En línea: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/13/13051.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016
27. INEGI. (2009b). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Pachuca de Soto, Hidalgo. En línea: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/13/13048.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016.
28. INEGI. (2009c). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Apaxco, México. En línea: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/15/15010.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016.
29. INEGI. (2009d). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Tepeapulco, Hidalgo. En línea: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/13/13061.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016.
30. INEGI. (2009e). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Tolcayuca, Hidalgo. En línea:

- <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/13/13075.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016.
31. INEGI. (2009f). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Tulancingo de Bravo, Hidalgo. En línea: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/13/13077.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016.
32. INEGI. (2009g). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Zumpango, México. En línea: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/15/15120.pdf>. Fecha de consulta: mayo de 2016.
33. Iturbe, U. (2010). Adaptaciones y adaptación biológica, revisadas. *Evolución*, 5:5-12.
34. Jiménez, L. F. y Merchant, H. (2003). Biología celular y molecular. Naucalpan de Juárez, Pearson Educación.
35. Keller, A. (2007). *Drosophila melanogaster's* history as a human commensal. *Current Biology*, 17: 77-81.
36. Klug, W. S., Cummings, M. R. y Herron, J. (2003). *Concepts of Genetics*. Upper Saddle River, Prentice Hall Pearson Education.
37. Lachaise, D., Cariou, M. L., David, J., Lemeunier, F., Tsacas, L. y Ashburner, M. (1988). Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. En: *Evolutionary Biology* (pp. 159-225). Cambridge, Springer US.
38. Lewontin, R. (1991). Twenty five years ago in genetics: electrophoresis in the development of evolutionary genetics: milestone or millstone?. *Genetics*, 128: 657-662.
39. Markow, A. (2013). Parents without partners: *Drosophila* as a model for understanding the mechanisms and evolution of parthenogenesis. *Genes, Genomes, Genetics*, 3: 757-762.
40. Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Londres, Harvard University Press. Citado en: Provine, W. B. (2004). Ernst Mayr: Genetics and Speciation. *Genetics*, 167: 1041–1046

41. Mayr, E. (1954). *Change of genetic environment and evolution*. Cambridge, Belknap Press.
42. Orengo-Ferriz, D. J. (2012). *Fundamentos de Biología Molecular*. Barcelona, Editorial UOC.
43. Provine, W. (2004). *Ernst Mayr: Genetics and Speciation*. *Genetics*, 167: 1041–1046.
44. Provine, W. B. (1986). *Sewall Wright and evolutionary biology*. Chicago, The University of Chicago Press.
45. Ramos, P., Abundis, H., Gaytán, J., Ordaz, M., Orozco, P., Maldonado, J., Hernández, J., González, E., Reyes, P., Galicia, E., J. Muñoz., J. C y Castañeda-Sortibrán, A. (1993). *Manual de laboratorio de genética para Drosophila melanogaster*. México, D. F., McGrawHill.
46. Reaume, C. J. y Sokolowski, M. B. (2006). The nature of *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, 16: 623-628.
47. Rodríguez-Jaume, M.J. y Mora-Catalá, R. (2001). *Análisis discriminante*. (pp. 159-175). En: Estadística informática: casos y ejemplos con el SPSS. Alicante, Publicaciones de la Universidad de Alicante.
48. Roots, C. (2007). *Domestication*. Westport, Greenwood Press.
49. Ruiz-Aranibar, G. (2013). Análisis discriminante. *Revista Varianza*, 3: 1-10.
50. Salas, N. e Iturbe, U. (2011). La síntesis inacabada. *Evolución*, 6: 21-28.
51. Selander, R. K., Yang, S. Y., Lewontin, R. C. y Johnson, W. E. (1970). Genetic variation in the horseshoe crab (*Limulus polyphemus*), a phylogenetic “relic”. *Evolution*, 24: 402-414. Citado en: Lewontin, R. (1991). Twenty five years ago in genetics: electrophoresis in the development of evolutionary genetics: milestone or millstone? *Genetics*, 128: 657-662.
52. Shoemaker, D. y Jaenike, J. (1997). Habitat continuity and the genetic structure of *Drosophila* populations. *Evolution*, 51: 1326-1332.
53. Smith, R. L. y Smith, T. M. (2001). *Ecología*. Madrid, Pearson Education.
54. Sociedad Española de Biología Evolutiva. (2016). ¿Qué hay de la eficacia biológica? En línea:

<http://www.sesbe.org/evosite/evo101/IIIE2Fitness.shtml.html> Fecha de consulta: agosto de 2016.

55. StatSoft. (1984-2015). *Statistica Dell Software* Versión no. 13.
56. Swindell, W. R y Bouzat, J. L. (2006). Reduced inbreeding depression due to historical inbreeding in *Drosophila melanogaster*: evidence for purging. *Journal Compilation European Society for Evolutionary Biology*, 19: 1257-1264.
57. Turner, T. L., Stewart, A. D., Fields, A. T., Rice, W. R. y Tarone, A. M. (2011). Population based resequencing of experimentally evolved populations reveals the genetic basis of body size variation in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 7: 1-10.
58. UNAM. (2015). Banco de moscas de la Facultad de Ciencias, UNAM. En línea: <http://bancodemoscas.fciencias.unam.mx/> Fecha de consulta: 2014-2015
59. Vijendravarma, R. K., Narasimha, S. y Kawecki, T. J. (2011). Chronic malnutrition favours smaller critical size for metamorphosis initiation in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 288-292.
60. Wright, S. (1922a). The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs: I. decline in vigor: II. Differentiation among inbred families. *United States Department of Agriculture Bulletin*, No. 1090, 1-63.
61. Wright, S. (1922b). The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs: III. crosses between highly inbred families. *United States Department of Agriculture Bulletin*, No. 1121, 1-59.
62. Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. En: Donald, F.J. (Ed.). *Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics* (pp. 356-366), Brooklyn, The Collegiate Press.
63. Wright, S. (1982). Character change, speciation, and the higher taxa. *Evolution*, 3: 427-443.

## Anexos

Anexo 1. Ingredientes para la preparación de medio de cultivo para <i>Drosophila melanogaster</i> .	
Para 30 tubos de ensaye de 18x150	
Cantidad	Ingredientes
520 ml	Agua
6.25 g	Agar-Agar
29.16 g	Azúcar estándar
43.75 g	Harina de maíz
27.5 g	Levadura
1.6 ml	Ácido propiónico
1.6 ml	Nipagín simple al 10% en etanol
*El nipagín simple (metil p-oxibenzoato) se utilizó como fungicida y el ácido propiónico como bactericida para evitar contaminación.	

Anexo 2. Lista de cotejo con los caracteres fenotípicos cualitativos y cuantitativos que se monitorearon así como las mutaciones que se pueden encontrar en algunos caracteres.																	
										Long. Cuerpo sin incluir alas mm	Long. Cuerpo incluyendo alas mm	Long. Pata mm	Sexo				
<b>F</b>	<b>Fecha:</b>		<b>Ejemplar 1</b>														
<b>Población:</b>			<b>Ejemplar 2</b>														
<b>Linaje:</b>			<b>Ejemplar 3</b>														
<b>CARÁCTER</b>	<b>COLOR</b>											<b>FORMA</b>					
<b>OJOS</b>	S	cn	se	w	bw	v	pr	st	Z	wcf	wa	we	S	B	L	ey	Me
Ejemplar 1																	
Ejemplar 2																	
Ejemplar 3																	
<b>ANTENAS</b>	<b>FORMA</b>																
	Aristada (silvestre)											Sustituida por patas					
Ejemplar 1																	
Ejemplar 2																	
Ejemplar 3																	
<b>ARISTAS</b>	<b>COLOR NEGRO (S)</b>																
Ejemplar 1																	
Ejemplar 2																	

Ejemplar 3															
<b>ALAS</b>	TAMAÑO						FORMA						Venación ausente	Alas atrofiadas	Coloración (café)
	S	ap	nub	p4	m	vg	ser	cy	W	cu	dp	S			
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
<b>HALTERIOS</b>	COLOR AMARILLENTO (S)						CLAVIFORME (S)								
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
<b>COLOR DE CUERPO</b>	Silvestre		tan			ebony			black		yellow				
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
<b>SEDAS</b>	Silvestre		forked			singed			spinless		Stubble				
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
<b>PETO</b>	COLOR (CAFÉ OSCURO)						Observaciones								
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
<b>PEINE SEXUAL</b>	COLOR (NEGRO)						OBSERVACIONES								
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
<b>OCELOS</b>	FORMA (CIRCULAR)						COLOR CAFÉ CLARO			SIN COLOR					
Ejemplar 1															
Ejemplar 2															
Ejemplar 3															
Artejos de la pata															
	Ejemplar 1				Ejemplar 2				Ejemplar 3						
<b>COXA</b>															
<b>TROCÁNTER</b>															
<b>FÉMUR</b>															
<b>TIBIA</b>															
<b>TARSO</b>															
<b>UÑA</b>															

Anexo 3. Significado de las acotaciones de las mutaciones presentadas en la lista de cotejo.

Carácter	Color de ojos	Forma de ojos	Tamaño de alas	Forma de alas	Color del cuerpo	Forma de las sedas
	S: silvestre	S: silvestre	S: silvestre	S: silvestre	S: silvestre	S: silvestre
	cn: cinnabar (color cinabrio)	B: bar (en barra)	ap: apterous (sin alas)	ser: serrate (aserradas)	ebony: cuerpo color ébano	forked: en forma de tenedor
	se: sepia (color sepia)	L: lobe (reducidos de forma variable)	nub: nubbin (alas de tamaño residual abultadas)	cy: curly (alas ligeramente rizadas hacia arriba o enrolladas hasta 360°)	yellow: cuerpo color amarillento	singed: de forma "quemada"
	w: white (color blanco)	ey: eyeless (reducidos a la mitad o a la cuarta parte)	m: miniature (miniatura)	W: wrinkled (alas arrugadas con ampollas)		spinless: reducción del tamaño de la mayoría de las sedas
	v: vermilion (color bermellón)	Me: moire	vg: vestigial (alas vestigiales)	cu: curled (parte posterior de las alas dobladas hacia arriba)		stubble: reducidas más de la mitad y más gruesas que el tipo salvaje.
	pr: purple (color púrpura)		p4: (alas reducidas/vestigiales)	j: jaunty (con extremos doblados hacia arriba)		
	st: scarlet (color rojo escarlata)			c: curved (curvas hacia arriba)		
	z: zeste			dp: dumpy (regordetas)		
	wcf: white coffee (color café claro)					
	wa: white apricot (color albaricoque claro)					
	we: White eosine (color eosina claro)					
	bw: brown (color pardo)					