

EFECTO DE LA TEMPERATURA Y DEL MEDIO DE CULTIVO EN LA PRODUCTIVIDAD DE DOS GENERACIONES HIJAS DE UN CRUCE DIHIBRIDO EN *Drosophila melanogaster*

**Effect of the temperature and the culture medium on the productivity
of two generations of dihybrid crosses in *Drosophila melanogaster***

Alejandro Balbín, Yesika Rojas, Claudia Chica

y Héctor Aníbal Campos

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia,
Apartado Aéreo 14490, Santa Fe de Bogotá.

E-mail: hcampos@ciencias.ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

En el presente estudio se analiza la productividad obtenida por un cruce dihíbrido ♀ +//+ e//e x ♂ vg//vg +//+ y su recíproco, llevados hasta la segunda generación, bajo dos condiciones ambientales: dos medios de cultivo (maíz y banano), y dos temperaturas de cultivo (23 y 26°C). Las diferencias estadísticamente significativas corresponden a: la temperatura de cultivo en la primera generación filial, al medio de cultivo y a la línea parental en la segunda. Sin embargo a nivel global, es decir al analizar de manera conjunta las dos generaciones hijas y cada uno de los tres factores evaluados: medio de cultivo, temperatura y línea parental, los únicos factores significativos son la temperatura y el medio de cultivo; aparentemente los efectos genotípicos introducidos por la línea parental se equilibran y se enmascaran al considerar los resultados a este nivel. En todos los casos se registró la mayor productividad para la temperatura de 26°C y el medio de cultivo de maíz.

Palabras claves: *Drosophila*, dihíbrido, ecogenética, productividad.

ABSTRACT

In the present study we analyze the productivity of the dihybrid cross ♀ +//+ e//e x ♂ vg//vg +//+ and its reciprocal, carried on up to the second generation under different environmental conditions: two culture media (maize and banana) and two temperatures (23 and 26°C). The differences were shown to be statistically significant for the temperature in the first generation, the culture medium and the parental line in the second generation. At a general level, the significant factors were the temperature and the culture medium. Perhaps the genotypic effects caused by the parental line are balanced and masked, when considered at this level. The temperature of 26°C and the culture media of maize showed always the best productivity.

Key words: *Drosophila*, dihybrid, ecogenetics, productivity

INTRODUCCIÓN

Uno de los componentes que garantizan la supervivencia de las poblaciones es la capacidad de estas en producir individuos adultos bajo unas condiciones ambientales determinadas. Los estudios realizados en *Drosophila melanogaster* han puesto de manifiesto la influencia de factores como el medio de cultivo y la temperatura en los cuales se desarrollan estos organismos y que son potencialmente limitantes de la capacidad reproductiva de esta especie, así como en el desarrollo de los diferentes estadios de su ciclo de vida; por ello es preciso ahondar en el conocimiento de los efectos que ellos generan. Por ejemplo, Ushakumari y Ranganth (1985) han evidenciado que el azúcar y la levadura son necesarios para obtener una productividad máxima, aunque se encontró que ésta a su vez depende del tipo de azúcar utilizado. Los mismos autores también han estudiado la viabilidad y tasa de desarrollo en varias cepas para diferentes medios de cultivo (Ushakumari y Ranganth, 1986). Por otra parte, se ha establecido que el rango aproximado de temperatura para la producción de moscas fértiles está entre 13 y 29°C (Northrop, 1920; Cohet, 1973; Cohet y Boulètreaux-Merle, 1974); Frankel et al. (1971) registraron la sensibilidad del proceso de espermatogénesis al incremento de la temperatura, notando un aumento considerable de la esterilidad en machos mantenidos a 30°C o más.

La viabilidad y el tiempo de desarrollo de huevo a adulto son dos componentes importantes de la idoneidad en *Drosophila*, y ellos pueden ser relacionados con fenómenos tales como la facilitación larval, o con conceptos de micro nichos y micro ambientes (Castro y Mensua, 1985); es por ello que el medio de cultivo como reservorio de los requerimientos nutricionales necesarios para el desarrollo de los individuos, y la temperatura como agente limitante de las velocidades enzimáticas, hacen parte esencial del ambiente de crecimiento de *D. melanogaster*. Midiendo la viabilidad en términos de la productividad, entendiendo por esta última como la cantidad media de moscas producidas en un tiempo dado (Offermann y Schmidt, 1935), y el tiempo de desarrollo de huevo a adulto en días, es posible comparar el efecto producido sobre estos parámetros por dos medios y temperaturas de cultivo diferentes.

Pero la expresión fenotípica y el desarrollo, dependen no solamente de la interacción entre factores ambientales como los ya mencionados, sino del genotipo quien da las instrucciones y determina la dirección del crecimiento. Por otra parte, ciertos alelos presentes en el genotipo actúan sobre más de una característica fenotípica del individuo, fenómeno conocido como efecto pleiotrópico, que cobra mayor importancia cuando influye sobre parámetros biológicamente esenciales como la fertilidad y aspectos fisiológicos o etológicos que puedan afectar la viabilidad de los individuos portadores (Huber, 1982). Es el caso del gen ebony (e), cuyo fenotipo mutante además de su efecto primario acarrea una reducción en la viabilidad (Moree, 1962). Los trabajos de Rendel (1951), Hodgetts (1972) y Jacobs (1980) plantean que ello es debido a un cortejo defectuoso, producto de una vibración de las alas deficientes, además de los problemas de esclerotización observados, que tienen como consecuencia un menor éxito en el apareamiento. Así mismo, el gen vestigial (vg) genera una

variación en la forma de las espermatecas de las hembras lo que ocasiona una reducción en la fecundidad (Dubinin, 1981), a la vez que produce una diferencia en el éxito copulativo de los machos respecto a los silvestres, producto únicamente de la ausencia de alas normales que les permitan crear estímulos de cortejo mediante su abatimiento (Seegmiller y Hanks, 1968).

El presente estudio está enmarcado dentro de una serie de trabajos realizados con el fin de mejorar las condiciones de cultivo del Cepario de *Drosophila* del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, y pretende establecer el efecto sobre la productividad de dos factores ambientales, temperatura y medio de cultivo, en dos generaciones sucesivas de un cruce dihíbrido entre los mutantes ebony (e) y vestigial (vg) de *Drosophila melanogaster*.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó siguiendo la metodología mendeliana hasta obtener la segunda generación filial para un cruce dihíbrido entre hembras mutantes ebony (e) y machos mutantes para el locus vestigial (vg), proporcionados por el Cepario de *Drosophila* del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia en el cual son cultivados en medio de banano, 26°C de temperatura y 72% de humedad relativa. Para ambas filiales se realizó el respectivo cruce recíproco.

Se montó un diseño factorial con cuatro factores, cada uno con dos niveles: a. medio de cultivo: maíz y banano, b. temperatura: 23 y 26°C, c. línea parental: cruce original ♀+//+ e//e x ♂vg//vg +//+ y cruce recíproco ♀vg//vg +//+ x ♂+//+ e//e, y d. generación hija: filial 1 y filial 2, los cuales generaron mediante su interacción 16 ambientes de cultivo y desarrollo para los organismos. En cada uno de los ambientes se tuvieron cinco repeticiones, constituidas cada una de ellas por cinco parejas de moscas parentales.

El medio de banano se hizo siguiendo la preparación estándar usada en el Cepario de *Drosophila*: 1 L de agua, 2.64 Kg de banano, 48.9 g de gelatina sin sabor y 26 ml de ácido propiónico. El medio de cultivo de maíz fue preparado mediante modificaciones realizadas a la propuesta de Ashburner (1989): 1 L de agua, 64 g de harina de maíz, 53 g de azúcar, 25.6 g de levadura, 9.8 g de agar y 10 ml de ácido propiónico. Los niveles de la temperatura por su parte, fueron escogidos debido a la posibilidad de evaluar, a partir de la temperatura a la cual es mantenido en condiciones normales el Cepario de *Drosophila* del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia (26°C), un cambio en la productividad dentro de un pequeño intervalo de variación (3°C) de la misma.

El conteo de la progenie se realizó durante doce días a partir del momento en el cual emergía el primer imago en cada uno de los frascos, teniendo en cuenta que Shima et al. (1962) observaron que la viabilidad de los huevos es de 90% en los diez primeros días posteriores al apareamiento, luego de los cuales ésta se reduce drásticamente, debido a una rápida disminución de esperma después del día once.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados y su discusión serán presentados de lo particular a lo general. Es decir, primero se hará de manera individual un examen de los efectos que los factores evaluados tienen sobre la productividad de cada una de las filiales, para finalizar con un análisis general que pretende evidenciar los factores y las interacciones entre estos, cuyo efecto posee mayor relevancia sobre la productividad total.

Los valores medios en productividad para los factores medio de cultivo, temperatura y cruce en cada nivel, para ambas generaciones filiales se muestran en la tabla 1. En la primera generación filial, los resultados generaron significancia estadística para el factor temperatura ($p = 0.000$), siendo la temperatura de 26°C la que mejor respuesta tiene, lo que se debe básicamente a los conteos obtenidos en tres unidades experimentales cuyos valores de productividad fueron extremos: 590, 669 y 680 individuos, obtenidos en el cruce ♀ vg//vg +/+ x ♂ +/+ e//e del medio de banano; lógicamente este cruce registró la mayor productividad ($\bar{X} = 233.475$) superando en 58.575 individuos al cruce ♀ +/+ e//e x ♂ vg//vg +/+, aunque esta diferencia en los cruces no es significativa. En ésta misma generación, se encontró una respuesta diferencial pero no significativa ($p = 0.7112$) respecto al medio de cultivo: a 26°C el medio de banano es superior al de maíz ($\bar{X} = 334.10$ vs. 284.00), pero a 23°C es el medio de maíz el que presenta mejor desempeño ($\bar{X} = 101.60$ vs. 80.50). Podrían plantearse las siguientes explicaciones para estos resultados: la primera de ellas estaría de acuerdo con la afirmación de Seegmiller y Hanks (1968), en la cual se plantea que los machos vestigiales están en franca desventaja en los eventos de cortejo y cópula, mientras que los machos ebony registrarían una mayor eficacia en estos dos eventos; pero la ausencia de diferencias significativas en nuestros resultados sugieren que tal ventaja sería contrarrestada bien por las limitantes propias de las hembras vestigiales cuyo efecto es una disminución en la fecundidad de éstas hembras (Dubinin, 1981), por las restricciones que presentan los machos ebony asociados al cortejo (Rendel, 1951; Hodgetts, 1972; Jacobs, 1980), o una combinación de ellas. Adicionalmente, aunque no se tienen datos, se observó que las larvas que crecían en el medio de maíz parecían ser de mayor tamaño que las que crecían en medio de banano.

Factor	Nivel	Productividad (Media ± D.E.)	
		Filial 1 (G ₁)	Filial 2 (G ₂)
Medio	Maíz	197.500 ± 25.3043	243.550 ± 11.0117
	Banano	210.875 ± 25.3043	137.633 ± 11.8940
Temperatura	23°C	99.325 ± 26.0379	185.050 ± 11.0117
	26°C	309.050 ± 24.5487	195.733 ± 11.8940
Cruce	♀ +/+ e//e x ♂ vg//vg +/+	174.900 ± 24.5487	227.090 ± 11.0117
	♀ vg//vg +/+ x ♂ +/+ e//e	233.475 ± 26.0379	152.883 ± 11.8940

Tabla 1. Productividad media, con sus desviaciones estándar para cada nivel de los factores: medio de cultivo, temperatura y cruce en las filiales uno y dos.

Sin embargo surge la pregunta: ¿cómo es posible que se den los resultados de altísimos valores en productividad, en tres réplicas que precisamente corresponden al cruce de hembras vestigial con machos ebony, y en un medio de cultivo que tiene menor oferta nutricional que su contraparte? De hecho, las diferencias en contenidos nutricionales entre el banano y el maíz son evidentes: en proteínas es de 1.1 a 9.1%, respectivamente; en carbohidratos es de 25.2 a 71.9%; y en lípidos es de 0.2 a 3.7%, sin mencionar las vitaminas y minerales presentes en el maíz (ICBF, 1992). Aunque no tenemos otros datos y análisis para sustentarlo, podría pensarse que en estos cruces con tan serias limitaciones surge una intensificación de la estrategia *r* de *Drosophila* que podría buscar mejorar la probabilidad de que sus genes pasen a las siguientes generaciones, incrementando el número de individuos producidos.

Schnebel y Grosfield (1984) determinaron rangos de temperatura dentro de los cuales los valores de cópula y oviposición son normales y aproximadamente constantes: de 9 a 30°C para la primera y de 16.5 a 28°C para la segunda. Así mismo, se han realizado estudios sobre algunos estadios críticos en el ciclo de vida de *Drosophila* como el paso de larva a pupa, relacionando la mortalidad con la temperatura. David y Clavel (1966) observaron que la mortalidad en este estadio es mínima entre 14 y 22°C, temperatura a partir de la cual ésta aumenta gradualmente hasta hacerse de 30% a 30°C; también este estudio permite apreciar que la diferencia entre 23 y 26°C es pequeña, lo cual no coincide con nuestros resultados en la filial uno, debido al comportamiento singular de las réplicas mencionadas.

Por otra parte, es conocida la relación existente entre la temperatura, la concentración de sustrato disponible y la cinética de las reacciones enzimáticas, la cual permite decir que a mayor concentración de sustrato y temperatura, sin llegar a la temperatura de desnaturización proteica, las reacciones enzimáticas son más veloces. Esto se traduce en un desarrollo más rápido, razón por la cual en un tiempo más corto, puede ser alcanzado el pico de productividad, es decir, el día en el cual el número de individuos que emergen como imágnes es máximo; en esta dirección son los resultados obtenidos en cuanto al tiempo de desarrollo desde la siembra de los padres hasta la emergencia de adultos en los diferentes ambientes evaluados (Figura 1). En cualquiera de las dos temperaturas consideradas, el máximo de productividad es más rápido en el medio de cultivo de maíz que en el de banano; a su vez, en maíz es

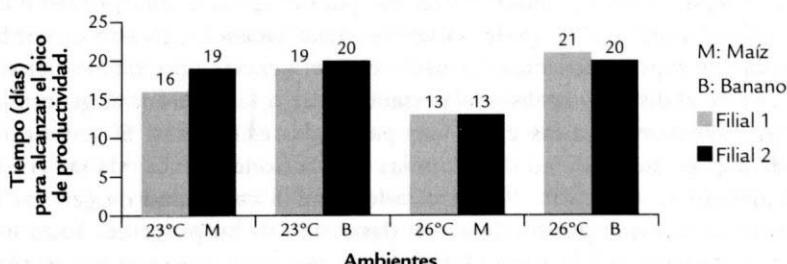


Figura 1. Día pico promedio desde el apareamiento, en el cual para ambas filiales el número de imágnes emergidos es máximo en cada uno de los ambientes de estudio.

marcada la diferencia entre 26 y 23°C, cosa que no puede ser observada para el medio de banano. Estos últimos resultados guardan relación con estudios anteriores en los que se puso de manifiesto que algunas características de las curvas de productividad, como el pico y la amplitud (desviación estándar) de la misma, pueden ser manipulados cambiando el medio de cultivo (Gromko y Jensen, 1983) y por ende la oferta de sustrato para las reacciones enzimáticas.

En la segunda generación filial, al contrario de la anterior, el efecto de la temperatura se difumina y surgen diferencias claras para los factores medio de cultivo ($p = 0.000$) y cruce ($p = 0.0001$) (Tabla 1). En este caso el medio que presentó consistentemente la mejor respuesta fue el de maíz ($\bar{X} = 243.550$) frente al de banano ($\bar{X} = 137.633$); nuevamente también el intervalo de tiempo más corto de mayor emergencia de imágos se obtuvo para este medio de cultivo a 26°C, con 13 días en promedio para todas las repeticiones. Estos resultados sustentan la propuesta respecto a la relación existente entre sustrato disponible, temperatura y cinética de las reacciones enzimáticas.

En cuanto al factor cruce (Tabla 1), los parentales en la filial dos procedentes del cruce hembras ebony por machos vestigial, fueron superiores a los parentales procedentes del recíproco ($\bar{X} = 227.090$ vs. 152.883).

Para analizar en la filial dos el efecto del medio de cultivo y la temperatura sobre cada uno de los fenotipos, y la respuesta de estos según su línea parental, se realizó un análisis cuyos resultados pueden observarse en la tabla 2. Para un fenotipo dado, ya sea que este provenga del cruce parental hembra ebony x macho vestigial, o de hembra vestigial x macho ebony, la respuesta a cada uno de los factores ambientales evaluados puede ser igual o diferente. Los fenotipos silvestre y vestigial muestran el mismo comportamiento para ambos cruces, con relación al medio de cultivo, ya que este afecta significativamente su productividad. A diferencia de lo anterior los fenotipos ebony y vestigial/easy muestran respuestas diferentes con relación a este factor según la línea parental. En cuanto a la temperatura, únicamente el doble mutante vestigial/easy es afectado significativamente para ambos cruces.

Dichos resultados guardan relación con los obtenidos por Ushakumari et al. (1985) donde se reporta una habilidad diferencial para el aprovechamiento del medio entre los fenotipos white y silvestre de *Drosophila nasuta nasuta*; según esto es posible que la capacidad de captar nutrientes del medio esté influenciada por diferencias en el genotipo. Debido al diseño y análisis del presente trabajo, las diferencias genotípicas introducidas corresponden a las dos líneas parentales estudiadas. El genotipo debe ser considerado en su totalidad debido a las interacciones génicas dadas en su interior y que afectan su expresión. Por otro lado tiene la capacidad de generar un micro ambiente celular que puede afectar el desarrollo de su progenie. Todo lo anterior lleva a considerar que la sensibilidad de un fenotipo a determinadas condiciones ambientales de temperatura y medio de cultivo es diferente según la línea parental a la cual pertenezca.

Fenotipo	Factor	Nivel	Productividad (Media ± D. E.)			
			♀+//+ e//e x ♂vg//vg +//+	Valor P	♀vg//vg +//+ x ♂+//+ e//e	Valor P
Silvestre	Medio	maíz	177.4 ± 10.8839	0.0001	130.6 ± 8.6921	0.0004
		banano	99.6 ± 10.8839		69.2 ± 10.0368	
	Temperatura	23°C	128.0 ± 10.8839	0.1913	115.1 ± 8.6921	0.0383
		26°C	149.0 ± 10.8839		84.7 ± 10.0368	
Vestigial	Medio	maíz	37.6 ± 3.3504	0.0102	38.6 ± 2.6132	0.0000
		banano	23.8 ± 3.3504		12.0 ± 3.0174	
	Temperatura	23°C	24.1 ± 3.3504	0.0132	26.2 ± 2.6132	0.6589
		26°C	36.7 ± 3.3504		24.4 ± 3.0174	
Ebony	Medio	maíz	59.1 ± 3.8958	0.0011	24.4 ± 3.6978	0.6116
		banano	37.2 ± 3.8958		21.5 ± 4.2698	
	Temperatura	23°C	44.2 ± 3.8958	0.1709	23.5 ± 3.6978	0.8439
		26°C	52.1 ± 3.8958		22.4 ± 4.2698	
Vestigial/ Ebony	Medio	maíz	11.5 ± 1.3528	0.3354	7.1 ± 0.8361	0.0023
		banano	9.6 ± 1.3528		2.4 ± 0.9655	
	Temperatura	23°C	6.1 ± 1.3528	0.0003	2.9 ± 0.8361	0.0123
		26°C	15.0 ± 1.3528		6.6 ± 0.9655	

Tabla 2. Productividad media, con sus desviaciones estándar y probabilidad para cada uno de los fenotipos provenientes de los parentales ♀+//+ e//e x ♂vg//vg +//+, ♀vg//vg +//+ x ♂+//+ e//e en la filial dos.

Se evidencia también que para todos los fenotipos cuya productividad es afectada por el factor medio de cultivo, significativamente o no, es el medio de cultivo de maíz el que favorece el mayor rendimiento, asociado a las diferencias en contenido nutricional del banano y de la harina de maíz, ya que esta última posee, como ya se mencionó, una mayor cantidad de proteínas, carbohidratos y lípidos.

Al analizar de forma global los datos, es decir teniendo como factores, el medio de cultivo, la temperatura, el cruce y la filial (Tabla 3), se encuentra que los únicos factores que registran diferencias en el ANDEVA son la temperatura ($p = 0.0000$) y el medio de cultivo ($p = 0.0227$), donde la mejor respuesta es obtenida para una temperatura de 26°C ($\bar{X} = 252.392$) y el medio de maíz ($\bar{X} = 220.325$) respectivamente. Por otra parte, no se evidencia una diferencia entre las filiales uno y dos ($p = 0.4866$), lo que concuerda con la respuesta obtenida en general para el tiempo encontrado del pico de productividad (Figura 1); en esta gráfica así mismo se observa que el medio de maíz, tanto a 26°C, como a 23°C registra el menor tiempo promedio para la emergencia de los imágos.

Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadro Medio	Valor de F	Valor de P
Efecto Principal					
Medio	39565.5	1	39565.5	5.47	0.0227
Temperatura	226391.0	1	226391.0	31.27	0.0000
Cruce	1259.78	1	1259.78	0.17	0.6780
Filial	3547.81	1	3547.81	0.49	0.4866
Interacciones					
Medio x Temp.	9821.71	1	9821.71	1.36	0.2487
Medio x Cruce	31532.9	1	31532.9	4.36	0.0411
Medio x Filial	65872.9	1	65872.9	9.10	0.0037
Temp. x Cruce	12316.0	1	12316.0	1.70	0.1971
Temp. x Filial	184626.0	1	184626.0	25.50	0.0000
Cruce x Filial	83169.2	1	83169.2	11.49	0.0012
Medio x Temp. x Cruce	15952.9	1	15952.9	2.20	0.1429
Medio x Temp. x Filial	3534.96	1	3534.96	0.49	0.4874
Medio x Cruce x Filial	18199.0	1	18199.0	2.51	0.1181
Temp x Cruce x Filial	81250.5	1	81250.5	11.22	0.0014
Med x Temp x Cru x Fil	33307.8	1	33307.8	4.60	0.0360
Dentro	434338.0	60	7238.97		
Total	1.25091E6	75			

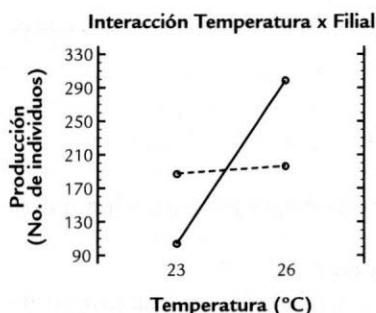
Tabla 3. ANDEVA para los factores medio de cultivo, temperatura, línea parental (cruce), filial y sus respectivas interacciones.

En cuanto a las interacciones (Figura 2), encontramos cuatro que registraron niveles de significancia: filial-temperatura ($p = 0.000$), filial-medio de cultivo ($p = 0.0037$), filial-cruce ($p = 0.0012$) y medio-cruce ($p = 0.0411$). Las figuras de estas interacciones muestran claramente que para la primera generación filial es mayor la producción de heterocigotos a 26°C , pero para la segunda generación, aunque se mantienen las diferencias, estas son mucho menores; en cuanto a los medios de cultivo, en la filial 1 aparentemente es irrelevante el tipo de medio de cultivo, pero para la segunda generación filial el medio de cultivo con mejor desempeño es el de maíz.

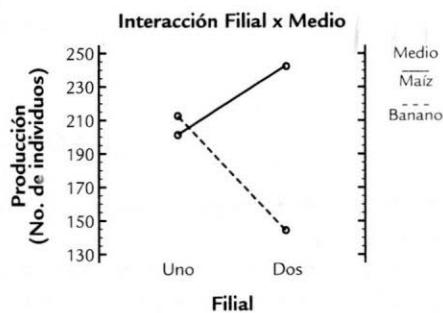
A pesar de las diferencias a nivel geno y fenotípico entre las filiales uno y dos discutidas anteriormente, su comportamiento en cuanto al tiempo de emergencia del pico de imagos y la productividad total no ofrece grandes discrepancias, a la vez que respecto a esta última no existen pruebas estadísticas de una diferencia significativa entre ambas generaciones ($p = 0.4866$), siendo el valor medio de la productividad en éstas muy similar. Es de anotar que dichos valores son menores que los reportados por Gromko y Jensen (1983) para poblaciones silvestres de *D. melanogaster* cultivadas en medios de maíz, melaza, agar, llanos e inclinados. Es posible que los efectos pleiotrópicos de los genes mutantes vestigial y ebony no se expresen únicamente.

mente en estado homocigoto simple o doble, sino que su acción ocurra aún en condición heterocigótica, por lo cual la productividad en los individuos de la filial uno se ve reducida con respecto a las líneas puras con fenotipo silvestre, y por ello a este nivel no difiere significativamente de la filial dos, en la cual la variedad genotípica podría acarrear una disminución en el número de individuos que constituyen las poblaciones, debido a los efectos fenotípicos de estos mutantes en condición homocigótica. Para hacer un estudio más detallado de este tipo de interacciones génicas, es recomendable utilizar la metodología propuesta por Huber (1982).

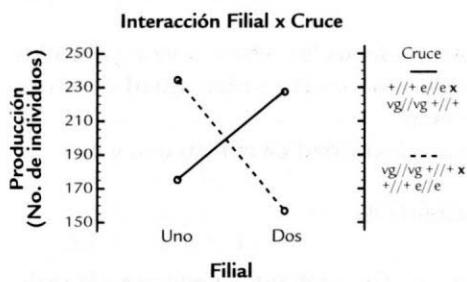
a.



b



c.



d.

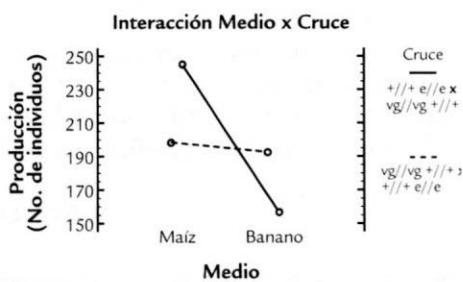


Figura 2. Interacciones entre: a. Temperatura - Filial, b. Filial-Medio, c. Filial - Cruce, d. Medio - Cruce para el análisis global a cuatro vías de todos los datos.

Por último, se observa a través de los valores medios de productividad, que la temperatura y el medio en los cuales ésta es mayor son 26°C y maíz respectivamente; aunque es también claro que a 26°C la diferencia entre los medios es menor que cuando están a 23°C (Figura 3). Al menos durante treinta años, el Cepario de *Drosophila* del Departamento de Biología ha sido mantenido bajo las condiciones de cultivo ya mencionadas: medio de banano, 26°C y 72% de humedad relativa (Pérez, 1999; comunicación personal); a partir de los resultados acá expuestos, así como de otros trabajos (Campos, datos no publicados) es posible sugerir que el medio de cultivo de maíz es mejor que el que hasta ahora ha sido utilizado.

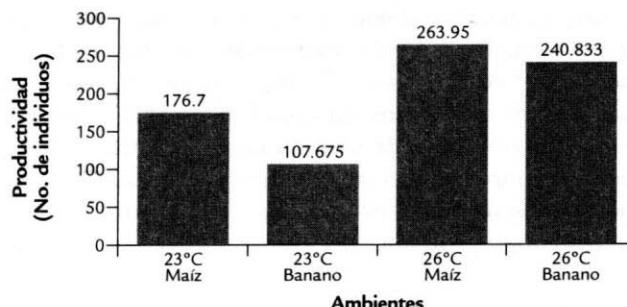


Figura 3. Valores medios de productividad total en cada uno de los cuatro ambientes de estudio.

CONCLUSIONES

- Globalmente el medio de cultivo de maíz presenta una mayor productividad que el medio de banano.
- A 26°C la productividad es superior a la observada en 23°C.
- En el medio de maíz, a una temperatura de 26°C, se registró el menor tiempo de emergencia de los adultos.
- La línea parental determina diferencias en la productividad de la filial dos, siendo ésta mayor en los individuos provenientes de un cruce entre hembras ebony por machos vestigial.
- El efecto pleiotrópico generado por la presencia de los loci ebony y vestigial en los dobles mutantes, acarrea una notable disminución en la productividad de estos, siendo más pronunciada en el medio de banano.
- No existen diferencias significativas entre la productividad de la filial uno y dos.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestros agradecimientos a C. Del Valle por su apoyo en la realización de este trabajo y al Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

BIBLIOGRAFÍA

- ASHBURNER, M. 1989. *Drosophila*, a laboratory handbook. Col Spring Harbor Laboratory press. USA.
- CASTRO, J. y J. L. MENSUA. 1985. Effect of the seeding site on viability and developmental time of three genotypes of *Drosophila melanogaster*. *Drosoph. Inf. Serv.* 61: 45 - 46.
- COHET, Y. 1973. Réduction de la fécondité et du potential reproducteur de la *Drosophila* adulte consécutive au développement larvaire à basse température. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277D: 2227 - 2230.

- _____. y J. BOULETREAU-MERLE. 1974. Influences épigénétique sur la reproduction d'un insecte: Variations de la réactivité des femelles de *Drosophila melanogaster* à la copulation en fonction de leur température de développement. C. R. Acad. Paris 278D: 3235 - 3238.
- DAVID J. R. y M. F. CLAVEL. 1966. Essai de définition d'une température optimale pour le développement de la Drosophile. C. R. Acad. Sci. Paris 262D: 2159 - 2162.
- DUBININ, N. P. 1981. Genética general. Editorial MIR. Moscú.
- FRANKEL, A. W. K., U. PETERS y G. F. MEYER. 1971. Variation in fertility of two wild type strains of *Drosophila melanogaster* Meigen. Chromosome 34: 113 - 128.
- GROMKO, M. H. y M. JENSEN. 1983. The effects of culture medium on productivity. Drosoph. Inf. Serv. 59: 46 - 47.
- HODGETTS, R. B. 1972. Biochemical characterization of mutants affecting the metabolism of b-alanine in *Drosophila*. J. Insect. Physiol. 18: 37 - 947.
- HUBER, I. 1982. A search for pleiotropic effects of a mutant gene: an exercise in ecological genetics. Drosoph. Inf. Serv. 580: 181 - 182.
- ICBF. 1992. Tabla de composición de alimentos. ICBF. Bogotá.
- JACOBS, M. E. 1980. Influence of beta-alanine on ultra structure, tanning, and melanization of *Drosophila melanogaster* cuticles. Biochem. Genet. 18: 65 - 76.
- MOREE, R. 1962. Relative fecundity involving the elows in *D. melanogaster*. Drosoph. Inf. Serv. 36: 92.
- NORTHROP, J. H. 1920. Concerning the heredity adaptation of organisms to higher temperature. J. Gen. Physiol. 2: 313 - 318.
- OFFERMANN, C. A. y I. K. SCHMIDT. 1935. Culture medium for *Drosophila*. Drosoph. Inf. Serv. 3: 52 - 54.
- RENDEL, J. M. 1951. Mating of ebony vestigial and wild type *Drosophila melanogaster* in light and dark. Evolution 5: 226 - 230 58: 26 - 27.
- SCHNEBEL, E. M. y J. GROSSFIELD. 1984. Mating-temperature range in *Drosophila*. Evolution 38: 1296 - 1307.
- SEEGMILLER R. E. y G. D. HANKS. 1968. Mating success of vestigial males. Drosoph. Inf. Serv. 43: 170 - 171.
- SHIMA, T., A. KANEKOS y E. MOMMA. 1962. Hatchability of eggs during varying lapses from the times of mating in *D. virilis*. Drosoph. Inf. Serv. 36: 115.
- USHAKUMARI, A. y H. A. RANGANTH. 1985. Importance of sugar and yeast in the nutrition of *Drosophila*. Drosoph. Inf. Serv. 61: 177.
- _____, A. y H. A. RANGANTH. 1986. Egg to adult viability and rate of development of five strains of *Drosophila* in four different media. Drosoph. Inf. Serv. 63: 133.
- _____, A. N. B. RAMACHANDRA y H. A. RANGANTH. 1985. Relative performance of two strains of *D. nasuta nasuta* (wild and mutant) on different food media. Drosoph. Inf. Serv. 61: 176.