

## Artículo Científico

### Efectos de la radiación sobre la fecundidad en poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*

### Effects of radiation on fertility in experimental populations of *Drosophila melanogaster*

Víctor M. Salceda<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares. Departamento de Biología. Carretera México-Toluca S/N. La Marquesa. Ocoyoacac. México C.P.52750.

\*victor.salceda@inin.gob.mx

DOI: <https://doi.org/10.26807/remcb.v41i2.870>

---

**RESUMEN.-** Se estudió el efecto de la radiación sobre la fecundidad en cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*, tres de ellas fueron irradiadas crónicamente a diferentes dosis parciales hasta alcanzar una dosis absorbida total de 1128.06 Gy (Grays), la cuarta población fungió como testigo. Después de un período de recuperación sin radiación se extrajeron un total 1461 segundos cromosomas mediante la técnica CyL/Pm, ampliamente usada en *Drosophila* en experimentos similares; dependiendo de la dosis el número de genes normales, deletéreos y letales varió en cada población y a ellos se refiere este estudio. Los cromosomas se agruparon en libres y portadores de genes letales, así como producidos por mutación inducida o espontánea, estas agrupaciones son la base de las comparaciones hechas mediante la prueba “t” de Student. Para ello se obtuvo la fecundidad promedio de cada población y a partir de este se constituyeron categorías de fecundidad. Cada cromosoma fue adscrito a una de ellas obteniéndose así las frecuencias relativas para cada categoría. En todos los casos en que se compararon cromosomas portadores de genes letales o libres de ellos, las diferencias favorecieron a los libres de letales. En cuanto al efecto debido a la radiación ésta causó disminuciones en los valores de fecundidad cuando fueron comparadas con el testigo. Al fraccionar la fecundidad promedio en categorías no fue posible determinar un patrón de distribución que nos indique cual es el efecto de la radiación y se propone que la causa de ello es que las poblaciones expuestas aún no alcanzaron un equilibrio de recuperación para su estructura genética posterior al daño originado por la radiación y que la mayoría de los genes que están en ésta dinámica son de tipo poligénico cuya acción es pleiotrópica y aún están en proceso de ser seleccionados con lo cual se restablecería el equilibrio.

**Palabras claves:** *Drosophila*, genes letales, radiación, fecundidad.

**ABSTRACT.-** In order to find out the effect of radiation on the fecundity of four experimental populations of *Drosophila melanogaster*, three of them were irradiated chronically at different absorbed dose until reach a total of 1128.06Gy (Grays), the fourth one was the control. After a recuperation period, we extracted a total of 1461 second chromosomes of which we are going to refer; the extraction was done by means of the CyL/Pm technique, broadly use in similar experiments. The normal, deleterious and lethal genes from each population and its proportion varied among populations. Chromosomes were classified as carriers and non-carriers of lethal genes as well those originated naturally or induced by radiation, this grouping is the basis of our comparisons done using a “t” Student test. Average fecundity for each population was calculated and from them different categories of fecundity were established. Each chromosome assigned to a corresponding category in such a way to obtain the relative average frequency for each category. On every case, comparisons among chromosomes, carriers and non-carriers of lethal genes, differences always favoured those free of lethal. For radiation affect viability values and when compared with the control

population they are different. When we split the average fecundity into categories was not possible to determine a pattern of distribution, that allowed us to indicate a radiation effect and we suggest as a possible cause of it, that the irradiated populations have not completely recovered and has prevented them to reach an equilibrium for their genetic structure after the damage originated by radiation, since most of these genes are in a dynamic process and are polygenic and its action is pleiotropic, they are in a process of being selected before reach a new equilibrium.

**Keywords:** *Drosophila*, lethal genes, radiation, fecundity.

## INTRODUCCIÓN

Algunos postulados básicos de la genética de poblaciones son aparentemente evidentes por si mismos al grado de ser en general aceptados con un mínimo soporte experimental, sobresale a este respecto el considerar el efecto desfavorable, sobre la fecundidad de infinidad de mutaciones, ya que un alto porcentaje de los genetistas asumen que la mayoría de las mutaciones son perjudiciales para sus portadores, éste supuesto se apoya principalmente en observaciones realizadas en cepas de varios organismos experimentales portadores de diferentes mutaciones y considerando que los individuos normales son el producto de una larga y continua selección natural. Se sabe que las mutaciones son los cambios producidos en un gen ya sea en forma espontánea o bien por inducción con diferentes agentes tanto químicos como físicos, ejemplos de estos últimos son los diferentes tipos de radiación.

Asimismo, se sabe que el uso de las radiaciones ionizantes, provocan, entre otros, cambios genéticos en los individuos expuestos a este tipo de agentes. Estas radiaciones, tanto en forma natural como artificial, inducen mutaciones en los diferentes genes, un vasto número de mutaciones muestran efectos perjudiciales, deletéreos y aún letales en los individuos portadores de dichos genes y bajo una continua presión de selección, esas mutaciones deletéreas se acumulan en las poblaciones, por lo tanto, las poblaciones que han sido expuestas a la radiación serán dañadas por la continua exposición a la radiación, es decir su adecuación en promedio se verá reducida en mayor o menor grado

Considerable atención se ha puesto a los mecanismos involucrados en el mantenimiento de la variabilidad genética presente en poblaciones con apareamiento al azar y se ha sugerido teóricamente que la interacción de genes o cromosomas puede ser significativa en la conservación de la variabilidad genética de las poblaciones.

Con miras a esclarecer parcialmente el mecanismo que permita mantener la variabilidad genética en

poblaciones naturales, varios investigadores han estudiado los efectos de las mutaciones inducidas por la radiación sobre la fecundidad de los individuos portadores de esos genes o cromosomas tanto en condición homocigota como heterocigota., Band (1963 y 1964), Band e Ives (1963), da Cunha (1968) y Carson (1969). En ésta ocasión se presentan los resultados del fraccionamiento de la fecundidad en poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*, en un intento para determinar la relativa distribución de diferentes clases de genes y de cómo afectan dicha fecundidad. Como meta nos propusimos realizar comparaciones para determinar tanto en condición homocigota como heterocigota, similarmente a los estudios de Kitagawa (1967), Sánchez et al. (1974), Mitchel (1977), Simmons et al. (1978); Fowler et al. (1997), Petit y Nouaud (1984), Yamazaki (1984) y Gardner et al. (2005), así como los efectos de mutaciones inducidas por radiación en contraste con aquellas de origen espontáneo, como los producidos por diferente razón de dosis, todo ello tanto dentro de cada población como entre poblaciones con diferente tratamiento como señalan Wallace (1951), Wallace y King (1951), Mukai et al. (1966) y Salceda (1967 y 1985), Pimentel et al. (2003) y Salceda (2005) empleando radón en poblaciones experimentales de *D. melanogaster*, Barnes et al. (2008) relacionando la fecundidad con la alimentación y edad en hembras de *D. melanogaster*, Abolhasan (2012) el efecto de la temperatura sobre la viabilidad y la fertilidad en poblaciones de *D. melanogaster*, Mazzetto et al. (2015) el efecto de hembras infectadas con XXXy su fecundidad en poblaciones de *D. suzukii*, Rauser et al. (2016) el efecto de la edad tardía sobre la fecundidad en *D. melanogaster* y Curtsinger (2019) la fecundidad y postura en poblaciones longevas de *D. melanogaster*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se establecieron cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster* de la cepa Oregon-R y se mantuvieron durante toda la fase experimental en cajas de población hechas de lucita con 12 recipientes para suministrar alimento, éste consiste en un preparado a base de harina de maíz, azúcar, levadura

de cerveza y agar además de ácido propiónico y Tegosept como fungicida y bactericida, todo ello de uso común en el laboratorio y manteniendo los cultivos a temperatura constante de 25+ °C y humedad relativa de 60 %. Las poblaciones fueron denominadas "A" para la testigo y sus derivadas "B", "C" y "D" como experimentales y que fueron irradiadas crónicamente con 18.8 Gy, 37.6 Gy y 56.4 Gy de dosis absorbida respectivamente por generación hasta el momento en que cada una de ellas alcanzó una dosis total acumulada de 1128.06 Gy, lo que aconteció para la población "B" en la generación 60, para la "C" en la 40 y para la "D" en la 30, esto corresponde en forma indirecta a la razón de dosis. Al alcanzar la dosis total y durante el tratamiento diferentes estudios fueron realizados por Sankaranarayan (1966) y las poblaciones se mantuvieron posteriormente en relajamiento con respecto a la radiación. La radiación se suministró mediante el empleo de una fuente de rayos-X de dos tubos compuestos y con dosis de salida de 2183 r por minuto colocándose el blanco a 20.75 cm del tubo superior y a 18.35 cm del inferior.

Transcurridas de 19 a 45 generaciones de relajación, se determinó para cada población el monto de la carga genética que no es más que el cúmulo de genes letales y detrimentales recesivos presentes en cada población, ésta puede ser observada para cada cromosoma, en nuestro caso se hizo en el segundo cromosoma dado que para ello se cuenta con una cepa con los marcadores genéticos apropiados. La carga genética se determinó mediante una serie de cruza mendelianas que se representan de la siguiente manera:

P 3 hembras CyL/Pm X 1 macho +1/+2 de la población.  
 F1 3 hembras CyL/Pm X 1 macho CyL/+1  
 F2 5 hembras CyL/+1 X 5 machos CyL/+1  
 F3 CyL/CyL; CyL/+1; +1/+1 (generación de prueba)  
 Homocigoto (muere); heterocigoto; homocigoto

Para la realización de estas cruza se emplea la cepa de laboratorio con los marcadores genéticos apropiados para el segundo cromosoma (II): Curly (Cy)=las alas curvas; Lobe (L)= ojos con una escotadura; Plum (Pm)= ojos color ciruela, los tres genes marcadores están asociados a un gene letal lo que permite la uniformidad de genotipo y fenotipo y que además se mantiene en forma balanceada, la cepa se simboliza CyL/Pm.

El objetivo de éstas cruza es aislar un sólo segundo cromosoma proveniente de cada macho de prueba originario de las poblaciones en estudio y en

generaciones sucesivas multiplicarlo de forma tal que en la tercera generación se obtienen, por las características de la cepa, sólo dos genotipos CyL/+ y +/+, donde el símbolo + representa uno de los dos cromosomas II silvestres del macho analizado. Ahora bien éste cromosoma puede ser normal o ser portador de un gen letal recesivo, o cualquier otra mutación, y se manifestará fenotípicamente o bien morirá, en cuanto a su origen puede ser en nuestro caso producto de mutación espontánea (población testigo) o inducido por radiación (poblaciones "B", "C" y "D").

Por tratarse de cruza mendelianas, los dos genotipos emergentes se distribuyen en la descendencia en proporción 2CyL/+ : 1+/+ y que corresponden respectivamente uno al heterocigoto y el otro al homocigoto y que nos permiten realizar algunas comparaciones.

Para definir si un cromosoma dado es portador de un gen normal o letal, en la tercera generación de las cruza antes señaladas, se hace la suma de los individuos obtenidos en esa descendencia y se observa que proporción se tiene, determinándose así, el monto de la carga genética. A partir de esa información se seleccionan de nuestras notas (se tiene una hoja por cada individuo probado donde se tienen los conteos de individuos nacidos) los dos tipos de cromosomas normales y portadores de genes letales para cada población. Después para cada población se obtiene el número total de individuos, según su constitución genética y origen y se calcula su media y desviación estándar y con ésta información se construyen las diferentes tablas. El número de descendientes de cada cruza indica el valor de la fecundidad correspondiente al portador de un determinado cromosoma y la suma de ellos así como su promedio son indicativos de la fecundidad promedio de la población. Una vez obtenidos los valores promedio y en base a una jerarquización de las fecundidades individuales con respecto al promedio de la población, y estamos en posibilidad de obtener una tabla de distribución de frecuencias para las diferentes categorías de fecundidad, estas categorías están representadas en la Tabla 1. (Tabla 1, aquí).

Los valores de las diferentes categorías se obtienen a partir los resultados de la extracción de cada cromosoma, es decir, en la tercera generación de la cruza CyL/Pm X +/+ se espera una proporción de 2:1 de individuos CyL/+ : +/+ (fenotipo silvestre), sin embargo, no siempre se tiene obtiene ésta proporción pero se puede calcular el porcentaje de

**Tabla 1. Criterios para determinar las diferentes categorías de fecundidad**

<b>% de descendientes</b>	<b>Categoría</b>
0-14	Letal
15-29	Semiletal
30-49	Subvital
50-69	Subnormal
70-85	Quasinormal
86-114	Normal
115 ó más	Supernormal

individuos con este fenotipo, dicho porcentaje corresponde a las categorías representadas en la Tabla 1. Con los datos así obtenidos se construyeron las diferentes tablas para facilitar el análisis estadístico mediante la prueba de "t" de Students.

## RESULTADOS

El estudio comprende el análisis de 400.904 individuos repartidos en 1461 segundos cromosomas extraídos de las diferentes poblaciones y que corresponden respectivamente 451 a la población testigo "A" en la que se detectó un 13.29% de genes letales y/o semiletal, en tanto que para las poblaciones expuestas estos valores fueron respectivamente: para la población "B" 373 cromosomas extraídos con un 29.75% de genes deletéreos, para la población "C" 310 cromosomas con 48.06% de genes deletéreos y para la población "D" 327 cromosomas con 45.55% de genes deletéreos, según reportado por Salceda (1967), ésta información es la base para éste estudio.

El primer paso consistió en determinar si los cromosomas libres de letales están mejor adaptados que los cromosomas portadores de letales, lo cual se determina en términos de viabilidad en número de descendientes lo cual se representa en la Tabla 2 y que muestra asimismo las comparaciones dentro de las poblaciones. De forma similar se condujeron comparaciones entre las diferentes poblaciones y las diferencias se muestran en las Tablas 3 y 4.

El otro aspecto considerado en nuestro análisis es el fraccionamiento de la viabilidad en diferentes categorías de acuerdo al monto de descendientes por cada cromosoma aislado para así de ésta forma determinar las frecuencias de genes en cada una de las categorías según la metodología empleada por Wallace y Madden (1953), éstas clases o categorías se distribuyen según la Tabla 1 y el resultado de éste análisis se muestra en la Tabla 5.

## DISCUSIÓN

El análisis de los datos presentados en las Tablas 2, 3 y 4 nos muestra que en las tres comparaciones la población testigo presenta una mejor adaptabilidad en contraste con las poblaciones irradiadas cuando la comparación se refiere a los cromosomas libres de letales Tabla 3 y lo mismo sucede en las comparaciones referentes a cromosomas portadores de genes letales como puede ser observado en la Tabla 4.

Ahora bien, al analizar la Tabla 2 en la cual se comparan los cromosomas normales contra los letales se observa en todos los casos una mejor adaptabilidad de los cromosomas portadores de genes normales contra los portadores de genes letales independientemente de que hayan sido producto o no de la radiación. Lo anterior es controversial pues Wallace (1956 y 1958) observó que tanto cromosomas portadores y no portadores de genes letales cuando provienen de poblaciones irradiadas presentan mejor adaptabilidad. Sin embargo, los estudios de Falk y Ben.Zeev (1966) y Salceda (1985) muestran que las poblaciones irradiadas presentan una disminución en los valores de adaptabilidad en los casos por ellos analizados. Por su parte Mukai et al. (1966) encontraron sólo una ligera diferencia favoreciendo a los cromosomas provenientes de poblaciones sujetas a radiación, en estas referencias todos los estudios se refieren a resultados provenientes de experimentos realizados con la misma técnica empleada por nosotros, la CyL/Pm ya descrita, lo que permite las comparaciones.

Otros estudios como el de Ayala (1967) muestran que la radiación favorece, al menos en las primeras generaciones, una mejor adaptación en éste caso medida por el número de descendientes, lo que no se presenta en nuestro caso, una posible diferencia sería que el empleó otra metodología utilizando

**Tabla 2.** Comparación de fecundidad entre cromosomas portadores de genes normales (N) y letales (L) en cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*

Población	Cromosomas	No. Cromosomas	Promedio	$\sigma$	"t"
A	N	384	425.9	202.5	*3.46
	L	41	297.7	152.5	
B	N	241	292.0	167.4	*3.96
	L	69	206.4	116.2	
C	N	154	310.3	159.7	*3.73
	L	106	240.2	130.3	
D	N	165	278.9	161.7	*4.05
	L	103	206.2	103.7	

$\sigma$  = desviación estándar; "t" = valor en tablas, en todos los casos 2.57 significativo al 1 %; N = normal; L = letal.

mediciones de índole demográfico además de emplear otras especies a saber *D. serrata* y *D. birchii*.

Los resultados presentados en la Tabla 5 se refieren al fraccionamiento de las fecundidades promedio en diferentes categorías indicadas en la Tabla 1 y que están en concordancia con la Tabla 3 y que muestran las frecuencias relativas de cada tipo de cromosoma según su fecundidad y ésta comparada con la fecundidad promedio de la correspondiente población, la parte superior de la Tabla 5 se refiere a las frecuencias de las diferentes categorías para cromosomas normales (libres de genes letales) y la parte inferior de dicha tabla se refiere a los cromosomas portadores de genes letales.

En el caso de los cromosomas normales y al comparar la población testigo contra las irradiadas, se nota que en general las frecuencias para las diferentes categorías son muy similares entre sí sobretodo

en la categoría supernormales; con relación a las otras cinco categorías al comparar cada población irradiada contra la testigo no es posible observar un comportamiento definido, igual comportamiento lo presentan los cromosomas portadores de genes letales. Esta variabilidad de respuesta sólo la podemos adscribir a efectos menores en diferentes genes que actúan pleiotrópicamente y que debido al azar confieren una mayor o menor respuesta adaptativa a sus portadores.

Por lo anterior podemos concluir que las comparaciones dentro de las poblaciones, con respecto a ser portadores o no de genes letales, que en ellas las diferencias resultan significativas favoreciendo a los cromosomas libres de genes letales, como se observa en la Tabla 2.

Las comparaciones entre poblaciones, Tablas 3 y 4, indican que la población "C" es la menos adaptada y que tanto en ésta población como en las poblaciones "B" y "D" las diferencias encontradas son atribuibles

**Tabla 3.** Comparación entre cromosomas portadores de genes normales (N) dentro de las cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*

Población	B		C		D	
	$\sigma$	"t"	$\sigma$	"t"	$\sigma$	"t"
A	292.0	8.57	310.3	6.33	278.9	6.33
B			310.3	-1.07	278.9	0.78
C					161.7	1.74

$\sigma$  = desviación estándar; "t" = valor en tablas, en todos los casos 2.57 significativo al 1 %.

**Tabla 4.** Comparación entre cromosomas portadores de genes letales (L) dentro de las cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*

Población	B		C		D	
	$\sigma$	"t"	$\sigma$	"t"	$\sigma$	"t"
A	116.2	3.50	130.3	2.27	103.7	4.11
B			130.3	-1.74	103.7	0.012
C					103.7	2.07

$\sigma$  = desviación estándar; "t" =valor en tablas, en éstos casos 3.291 significativo al 1 % y 1.96 al 5 %.

a efectos pleiotrópicos y que las poblaciones en el momento en que se hizo el estudio, pese al periodo de relajación, aún no alcanzan el equilibrio.

Cuando se presta atención a las frecuencias relativas de las diferentes categorías de fecundidad, Tabla 5, se observan en todos los casos desviaciones con relación a la población testigo, así, cuando se comparan los cromosomas libres de genes letales, parte superior de la tabla, existen diferencias entre los denominados supernormales; para la categoría normales las frecuencias en las poblaciones "B" y "D" son menores; para los quasinormales existe un exceso en las poblaciones "B" y "C"; para los subnormales tanto en la población "B" como en la "D" las frecuencias son mayores; en la categoría subvital parece existir un gradiente que se pudiera considerar debido a la razón de dosis.

Al referirnos a los cromosomas portadores de genes letales en las tres poblaciones irradiadas se observan diferencias en cuanto a las frecuencias de genes supernormales; para los normales la población "D" es muy diferente presentando una alta frecuencia, similar respuesta existe para los quasinormales en

tanto que para los subnormales las tres poblaciones muestran frecuencias altas; para los subvital la población "D" es diferente con una baja frecuencia de éste tipo de cromosomas y la "B" presenta alta frecuencia.

Consideramos que todas éstas diferencias son debidas a ajustes internos e independientes dentro de cada población experimental analizada, las que tienden a alcanzar un equilibrio con respecto a la población testigo o ancestral, pero que para ello requieren un mayor o menor tiempo de readaptación y que éste tiempo de reajuste depende de las diferentes interacciones entre las diferentes mutaciones todas ellas de índole pleiotrópico y que requieren pasar por un proceso de ajuste y selección.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abolhasan R. 2012. The effect of different temperatures on viability and fertility of *Drosophila melanogaster*. Egypt. Acad. J. Biol. Sci. 5 (1): 81-87.

Ayala F. 1967. Evolution on fitness. III. Improvement

**Tabla 3.** Comparación entre cromosomas portadores de genes normales (N) dentro de las cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*

Población	Semiletal	Subvital	Subnormal	Quasinormal	Normal	Supernormal
A (N)	4.4	13.0	14.3	9.1	23.2	35.9
B (N)	1.7	15.8	19.9	12.4	17.0	33.9
C (N)	1.9	15.6	14.9	13.0	21.4	34.0
D (N)	4.2	19.4	21.8	8.5	14.0	32.1
A (L)	4.9	17.1	7.3	12.2	17.1	41.4
B (L)	---	20.3	17.4	11.6	18.8	31.9
C (L)	---	16.0	23.6	11.3	14.1	35.0
D (L)	---	7.8	21.4	17.5	29.1	24.3

N= normal, L= letal

- of fitness in irradiated populations of *Drosophila serrata*. Proceedings National Academy of Sciences, United States of America 58: 1919-1923.
- Band HT. 1963. Genetic structure of populations. II. Viabilities and variances of heterozygotes in constant and fluctuating environments. Evolution 17: 307-319.
- Band HT. 1964. Genetic structure of populations. III. Natural selection and concealed variability in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Evolution 18: 384-404.
- Band HT. and Ives PT. 1963. Genetic structure of populations. I. On the nature of the genetic load in South Amherst population of *Drosophila melanogaster*. Evolution 17: 198-215.
- Barnes AL, Neghy S, Borne J.M, Partridge L, Chapman T. 2008. Feeding, fecundity and lifespan in female *Drosophila melanogaster*. Proc.R.Soc. B.Biol.Sci. 275:1875-1883.
- Carson HL. 1969. Maintenance of lethal and detrimental genes in natural populations. Japanese Journal of Genetics 44 (suppl. 1): 225-227.
- Da Cunha AB. 1968. Maintenance of lethal and detrimental genes in natural populations. Proceedings of the XII International Congress of Genetics 2: 162-163.
- Curtsinger JW. 2019. Fecundity for free? enhanced oviposition in longevous populations of *Drosophila melanogaster*. Biogerontology 20:397-404.
- Falk R. 1967. Fitness of heterozygotes in *Drosophila*. Mutation Research 4:805- 819.
- Falk R. and Ben Zeev N. 1966. Viability of heterozygotes for induced mutations in *Drosophila melanogaster*. II. Mean effects in irradiated autosomes. Genetics 53: 65-77.
- Fowler K, Semple C, Barton NH, Partridge LP. 1997. Genetic variation for total fitness in *Drosophila melanogaster*. Proceedings Biological Sciences 264: 191-199.
- Gardner MP, Fowler K, Barton NH, Partridge LP. 2005. Genetic variation for total fitness in *Drosophila melanogaster*. Genetics 169: 1553-1571.
- Kitagawa O. 1967. Interaction in fitness between lethal genes in heterozygous condition in *Drosophila melanogaster*. Genetics 57: 809-820.
- Mazzetto F, Gonella E, Alma A. 2015. Wolbachia infection affects female fecundity in *Drosophila suzukii*. Bulletin of Insectology 68 (1)153-157.
- Mukai T, Yoshikawa I, Saito K. 1966. The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. IV. Heterozygous effects of radiation induced mutations on viability in various genetic backgrounds. Genetics 53: 513-527.
- Petit C and Nouaud D. 1984. The maintenance of the lethal gene curly in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. Heredity 53: 260-281.
- Pimentel E, Tavera L, Cruces MP, Balcazar M, de la Rosa ME. 2003. Low radon-dose effect on fecundity and egg-to-adult viability of *Drosophila*. Radiat. Measure 36: 511-516.
- Rausser CL, Tieney JJ, Gunion SM, Covarrubias GM, Mueller ID, Rose MR. 2016. Evolution of late-life fecundity in *Drosophila melanogaster*, J. Evol. Biol. 19:289-301.
- Salceda VM. 1967. Recessive lethals in second chromosomes of *Drosophila melanogaster*, with radiation stories. Genetics 57: 691-699.
- Salceda VM. 1985. Viability effect of lethal and non-lethal II chromosomes of irradiated *Drosophila melanogaster* populations. Archives. Biologist. Nauka, Beograd 37 (1-4): 27-32.
- Salceda VM. 2005. Efecto de la exposición crónica al Radón en poblaciones experimentales de *Drosophila melanogaster*. Rev. Int. Contam. Ambient. 21 (3) : 125.131.
- Sánchez PJJ, Salceda VM, Molina J. 1874. Efecto de genes letales recesivos en posición trans en el cromosoma II de *Drosophila melanogaster* (Meigen) sobre algunos componentes de valor adaptativo. Agrobiencia 16: 75-82.
- Sankaranarayanan K. 1966. Some components of genetic load in irradiated experimental populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics 54: 121-139.
- Simmons MJ, Sheldom EW, Crow JF. 1978. Heterozygous effects of fitness of EMS treated chromosomes in *Drosophila melanogaster*. Genetics 88: 575-590.

Wallace B. 1956. Studies on irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Genetics* 54:280-293.

Wallace B. 1958. The average effect of radiation induced mutations on viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 12: 532-552.

Wallace B. and Madden C. 1953. The frequency of sub an supervitals in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 38: 456-470.

Yamazaki T. 1984. Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 108: 201-211.