



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Escuela de Biología

**Evolución experimental en
Drosophila melanogaster:
correlación entre forrajeo y adecuación**

Tesis que para obtener el título de
Licenciatura en Biología

Presenta:
José Manuel Sevenello Montagner

Tutora: Dra. Palestina Guevara Fiore
Co-tutora: M. en C. Adriana Ramírez Vargas



Abril 2016

Agradecimientos

Quiero agradecer primero a mis padres, por ser el apoyo más grande durante mi educación y en todo lo que me he propuesto, ya que sin ellos, no hubiera logrado mis metas y sueños.

A mis hermanos Joanna y Tony, por siempre estar conmigo, siendo los motores que me impulsan a ser mejor.

Mi más profundo agradecimiento a la Dra. Palestina Guevara Fiore, tutora de mi tesis, por su paciencia, motivación y tiempo para que este proyecto se realizara de la forma más exitosa. Por impulsarme y apoyarme en mí desarrollo académico y profesional.

Mi especial gratitud a la M. en C. Adriana Ramírez Vargas, por toda la ayuda y la información que me brindo con el cuidado y manejo de las moscas.

A todos mis amigos y compañeros que me ayudaron a hacer realidad este proyecto, principalmente a Dalia de la Rosa Perea por ser un fuerte apoyo en el proyecto, a Pedro Luna de la Torre, por su ayuda con el análisis de los datos y a todas las personas que me ayudaron en la toma de datos y manutención de las moscas Ana Steffi, Jorge, Ana Gabriela, Ubaldo, Jesica y Concepción.

Agradezco a mis revisores de tesis M. en C. Ana Lucia Castillo Meza y Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses por sus correcciones y comentarios que me ayudaron a tener una mejor tesis.

Índice

Resumen	3
Abstract	4
Introducción	5
Justificación	10
Hipótesis	11
Predicciones	11
Objetivos	12
Metodología	
• Modelo de estudio	13
• Selección artificial	14
• Comportamiento de forrajeo	17
• Medición de la adecuación	20
Análisis estadísticos	21
Resultados	
• Selección artificial	22
• Comportamiento individual	26
• Adecuación.....	33
Discusión	35
Conclusiones	43
Bibliografía	44
Anexo 1	49
Anexo 2	51

Resumen

La premisa central de la teoría del forrajeo asume que la selección natural beneficiará aquellos organismos con un comportamiento de forrajeo más eficiente, como un menor tiempo en la búsqueda de alimento o la elección de territorios de forrajeo de mayor calidad. Se ha comprobado que el comportamiento de forrajeo tiene un efecto sobre la fecundidad, en donde organismos con un forrajeo más eficiente producen una mayor cantidad de descendencia. Sin embargo, no existen datos empíricos que demuestren que la selección en el forrajeo puede llevar a un incremento en la adecuación de las futuras generaciones. En este proyecto utilizamos a la selección artificial como una herramienta para estudiar la evolución de la eficiencia del forrajeo y su relación con la adecuación en *Drosophila melanogaster*. Creamos dos tratamientos: i) selección artificial de moscas rápidas en encontrar comida, y ii) control. Seleccionamos 4 generaciones de moscas usando un laberinto con comida en un extremo. Para el tratamiento de SELECCIÓN se seleccionaron a las primeras moscas en encontrar la comida en el laberinto para que fueran padres de las siguientes generaciones; mientras que en el tratamiento CONTROL las moscas se eligieron aleatoriamente. Además, con el objetivo de encontrar una relación entre la eficiencia de forrajeo y la adecuación, se midió la fecundidad de las hembras, así como la supervivencia de su descendencia. Después de 4 generaciones las moscas seleccionadas fueron más rápidas en encontrar la comida que las del grupo control. Esto fue más marcado en hembras que en machos. Además, las moscas seleccionadas tuvieron una mayor adecuación, debido a que las hembras fueron más fecundas. Estos resultados muestran por primera vez que la selección en la eficiencia de forrajeo tiene un efecto positivo en la adecuación de los organismos.

Abstract

Optimal foraging theory is based on the assumption that natural selection favours animals that forage more efficiently, such as those finding food faster, choosing better patches or increasing their rate of energy gain. Foraging behaviour has an effect on fecundity, with better foragers producing more offspring. However, there is no empirical evidence showing how selection on foraging could lead to an increase in fitness in future generations. Here we tested this hypothesis using *Drosophila melanogaster*. We artificially selected more efficient foragers and studied the effect of this selection on their fitness. We tested two treatments, with two independent replicates each: i) *selected flies*, which were the fastest to find a food source inside a maze, and ii) *control flies*, which were randomly selected regarding their location in the maze. In order to study the relationship between foraging efficiency and fitness, we measured fecundity and offspring survivorship in each generation. Our results show that after four generations the selected flies found food faster than the control flies. Furthermore, the response to selection was stronger in females than in males. Additionally, selected flies had higher fitness than control flies caused mainly by a greater fecundity in selected females. These results show for the first time that selection directly affecting foraging efficiency has a positive effect on fitness in several generations, filling an important gap in the theory of optimal foraging.

Introducción

Para llevar a cabo sus funciones, los organismos disponen de una cantidad de recursos que son asignados entre el mantenimiento, crecimiento y la reproducción. Los organismos pequeños, como los insectos, tienen una gran capacidad para convertir recursos en descendencia, sin embargo, están limitados por el tiempo que tardan en adquirir estos recursos, usando la mayor parte de su tiempo en la búsqueda de alimento para poder cumplir con los requerimientos del mantenimiento de su metabolismo (Brown *et al.*, 1993).

La Teoría del Forrajeo Óptimo intenta predecir el comportamiento de los organismos mientras estos buscan alimento; esta teoría se basa en un número de supuestos: (1) la contribución genética de un organismo a las siguientes generaciones depende de su comportamiento de forrajeo, (2) el comportamiento de forrajeo tiene componentes hereditarios, (3) existe una relación entre el comportamiento de forrajeo y la adecuación, (4) la evolución del comportamiento de forrajeo está sujeta a restricciones funcionales de los organismos y (5) el comportamiento de forrajeo evoluciona más rápido que la velocidad en la que cambian las condiciones determinantes de un organismo (Pyke, 1984; Stephens y Krebs, 1986).

La premisa central de dicha teoría asume que la selección natural beneficiará a los organismos con un comportamiento de forrajeo más eficiente (Pyke, 1984; Stephens y Krebs, 1986). Por ejemplo, la territorialidad o la selección de sitios de alimentación tienen un efecto en la adecuación de los organismos (Stephens y Krebs, 1986). Pero dicha selección natural no actúa de manera directa en la eficiencia de forrajeo, si no de forma indirecta, favoreciendo a los animales que sobreviven y se reproducen de forma exitosa (Lemon, 1991).

La adecuación (“fitness” en inglés) es un concepto muy complejo que se entiende como la cantidad de descendencia que durante toda su vida un individuo con cierto genotipo aporta a las siguientes generaciones (Brown *et al.*, 1993). La adecuación es relevante para la evolución debido al proceso de la selección

natural. La selección tiene un impacto sobre las características o rasgos que determinan qué tan probable es que un organismo sobreviva desde la fase de huevo hasta la edad adulta, pero tiene un impacto igual sobre los rasgos que determinan el éxito de un organismo para tener descendencia (Sober, 2001).

El éxito reproductivo se refiere no solamente a la calidad de la descendencia, sino también a la cantidad. Como resultado, se debe considerar la viabilidad y fertilidad como dos componentes principales de la adecuación (Sober, 2001). Si p es la probabilidad de que un organismo en el estadio de huevo alcanzará la edad adulta, y e es el número esperado de la descendencia que el organismo adulto tendrá, entonces la condición física general de un organismo es igual al producto de pe (Sober, 2001).

La ecología del comportamiento ha demostrado cómo el éxito reproductivo de un organismo, un componente importante de la adecuación, se ve afectado por el comportamiento (Endler, 1986). El comportamiento que favorezca la adecuación del organismo será seleccionado en las siguientes generaciones, esto debido a que el comportamiento presenta componentes hereditarios (Pyke, 1984; Stephens y Krebs, 1986; Endler, 1986). La selección de este tipo de comportamiento es concebible en la medida en que existe una selección basada en caracteres de historia de vida, lo que implica (1) que existe una variación en la expresión de un carácter y (2) la adecuación varía con el carácter expresado y los componentes hereditarios (Endler, 1986). Lo que nos permite inferir que las diferencias individuales en el comportamiento de forrajeo inducen la variación en las historias de vida, debido al impacto físico directo que tiene la eficiencia del forrajeo (Blanckenhorn, 1991, Blanckenhorn y Perner, 1994;). Por lo cual se esperaría que a mayor eficiencia del forrajeo (e.g. menor tiempo en la búsqueda de alimento) un organismo obtenga más recursos que los organismos menos eficientes, y a su vez, que dichos recursos estén disponibles para aumentar su adecuación.

En la literatura existen muchos ejemplos de los efectos del comportamiento de forrajeo sobre la adecuación de los organismos. Sin embargo, a pesar de la importancia y simplicidad de dicha hipótesis, no existen estudios empíricos que

demuestren cómo la eficiencia en el forrajeo puede evolucionar a través de varias generaciones y cuál es su implicación en la adecuación de los descendientes. Por ejemplo, en los zapateros de agua (*Gerris remigis*) las hembras dominantes y con la mejor capacidad para encontrar sitios de forrajeo eficientes muestran una mayor adecuación, medida como mayor proporción de huevos por puesta (Blanckenhorn, 1991). Por otro lado, Morris & Davidson (2000) registraron que decisiones estratégicas (en relación al tiempo de forrajeo por parche) durante el forrajeo en ratones de patas blancas (*Peromyscus leucopus*), que se encontraban en hábitats con alta y baja depredación, son consistentes con diferencias en el éxito reproductivo de los organismos. Otro componente del forrajeo que se ha visto que tiene efectos sobre la adecuación de los organismos es la energía obtenida del forrajeo: en ardillas de tierra (*Spermophilus columbianus*), individuos con una dieta deficiente tienen menor supervivencia y reproducción que los individuos con una dieta cercana a un modelo óptimo. Por lo que en este caso, los organismos con un forrajeo cercano al óptimo teórico tuvieron un mayor número de descendencia y una mayor supervivencia en el invierno (Ritchie, 1990).

Los ejemplos antes mencionados convergen en una limitante: todos ellos se han enfocado en el éxito reproductivo de una sola generación, sin investigar que el comportamiento de forrajeo más eficiente es heredable, y que esto puede aumentar la adecuación de su descendencia. En el presente proyecto abordamos esta omisión al poner a prueba por primera vez si existe herencia de la eficiencia en el forrajeo y cómo dicho comportamiento repercute en la adecuación de los organismos en varias generaciones. Para ello usamos un modelo clásico en la biología evolutiva, la mosca *Drosophila melanogaster*.

Una herramienta que nos permite estudiar el efecto de un rasgo específico sobre la adecuación de los organismos es la selección artificial (Richards, 1997, 1998). La selección artificial es evolución direccionada por el ser humano. Al ser análoga a la selección natural, se puede usar para mostrar los alcances de la selección, con forma y fuerza establecida, en términos de cambios fenotípicos y velocidad de cambio evolutivo. Siendo, la mejor técnica para determinar la

naturaleza y la fuerza de los componentes genéticos en los cambios evolutivos (Conner, 2003).

Es común que experimentos de selección artificial muestren un cambio en la adecuación de forma paralela a la selección de un carácter fenotípico (Palenzona, *et al.*, 1972, Kotrschal *et al.*, 2013; Irwin y Carter, 2014). Sin embargo, un fenómeno común de muchos experimentos de selección, cuando están involucrados rasgos poligénicamente determinados, es una reducción en la capacidad reproductiva de los organismos seleccionados (Pyle, 1976). Esta disminución puede deberse (1) a que de la selección de los organismos con fenotipos extremos tienen intrínsecamente una menor adecuación que el resto de sus contrapartes, (2) como una respuesta a la selección correlacionada debido al aumento de la homocigosis en el loci que afectan el rasgo que se está midiendo, (3) por las disyuntivas causadas como respuesta a la selección del carácter medido o (4) de la estructura genética de la poblaciones (Robertson, 1956; Latter, 1960; Trotta *et al.*, 2007; Kotrschal *et al.*, 2013).

Por ejemplo, Latter (1966) encontró que el índice de competitividad, medido como la prosperidad en el apareamiento, fecundidad y capacidad de supervivencia, disminuyó fuertemente en las líneas de *D. melanogaster* sometidas a selección experimental para las diferencias en el número de cerdas escutelares, las cuales funcionan como mecanoreceptores. De la misma forma, por medio de la selección dirigida a un aumento en la fecundidad de hembras del género *Drosophila*, Rose (1984) mostró un aumento en la adecuación de los individuos en las primeras generaciones; sin embargo, a partir de la séptima generación, debido al alto grado de organismos homocigóticos, la adecuación de la línea de selección decayó hasta ser igual que en la primera generación. Por otro lado, en guppies (*Poecilia reticulata*) la selección por el aumento o la disminución del tamaño del cerebro tuvo un efecto en las capacidades cognoscitivas de las hembras: hembras con cerebros más grandes tenían una mejor habilidad de aprendizaje que sus contrapartes con un cerebro pequeño, así mismo, machos con cerebros más grandes desarrollaron intestinos más pequeños (Kotrschal *et al.*, 2013). No

obstante, ambos sexos con cerebros más grandes sufrieron una disminución en su adecuación, debido a la gran demanda energética causada por el aumento en el tamaño del cerebro (Kotrschal *et al.*, 2013).

Tradicionalmente, para llevar a cabo selección artificial, los investigadores aplican la selección sobre un rasgo fenotípico mediante la medición del mismo y reproduciendo a los individuos con valores extremos de ese rasgo. Esta clase de experimentos han demostrado que muchas generaciones de selección no son estrictamente necesarias para poder estimar cambios en la variabilidad y heredabilidad de los atributos seleccionados. El número de generaciones utilizadas en la mayoría de los estudios de selección artificial varía entre 2 y 5, que se crean a partir de una población parental inicial (Conner, 2003; Kotrschal *et al.*, 2013; Irwin y Carter, 2014; Kotrschal *et al.*, 2014; Cole y Endler, 2015).

En este proyecto utilizamos a la selección artificial como una herramienta para estudiar la evolución de la eficiencia del forrajeo y su relación con la adecuación. Se seleccionaron moscas que fueran más rápidas en encontrar una fuente de alimento en un laberinto, y se comparó tanto la velocidad de localización del alimento como la adecuación de los descendientes seleccionados con la velocidad y adecuación de moscas control que no sufrieron selección artificial, lo que nos permitió evaluar los componentes hereditarios del comportamiento de forrajeo y la relación que existe entre un forrajeo más eficiente y la adecuación de los organismos en las siguientes generaciones.

Justificación

La teoría del forrajeo óptimo predice que la selección natural beneficiará a los organismos con un forrajeo más eficiente. Se ha comprobado que el comportamiento de forrajeo tiene un efecto sobre la fecundidad, en donde organismos con un forrajeo más eficiente producen una mayor cantidad de descendencia. Sin embargo, no encontramos datos empíricos que demuestren como la selección en el forrajeo puede llevar a un incremento en la adecuación de las futuras generaciones. La mayoría de estos trabajos fallan en evaluar la heredabilidad de dicho comportamiento y el efecto del mismo en alguno de los elementos de la adecuación de los organismos y de su descendencia. Como consecuencia, sin tener pruebas empíricas de ello, se ha obviado que la evolución de un forrajeo más eficiente sucede a través de selección positiva gracias a que los organismos con mejor forrajeo se reproducen más.

El tiempo de búsqueda del alimento es uno de los componentes más importantes del forrajeo de los organismos de talla pequeña, como los insectos, por lo que uno supondría que variaciones en la velocidad en la que los animales encuentran fuentes de alimento en nuevos entornos afecta directamente su adecuación. Sin embargo, esto aún no se ha puesto a prueba, por lo que resultados experimentales que soporten esta hipótesis son necesarios para complementar la Teoría de Forrajeo Óptimo.

Por lo anterior mencionado, el presente trabajo pretende demostrar que la selección en la eficiencia del comportamiento del forrajeo aumenta la adecuación de las futuras generaciones poniendo a prueba su heredabilidad, como se predice por la teoría del forrajeo óptimo.

Hipótesis

El tiempo de búsqueda del alimento es uno de los componentes más importantes del forrajeo de los organismos de talla pequeña, como los insectos, por lo que variaciones en la velocidad en la que encuentran fuentes de alimento en un ambiente nuevo afecta directamente la cantidad de recursos que estos pueden asignar a la reproducción. Además, el comportamiento de forrajeo tiene componentes heredables. Por lo que la selección artificial en la eficiencia de forrajeo (medida como el tiempo de búsqueda del alimento) en moscas *Drosophila melanogaster* producirá individuos que diferirán de sus progenitores en el tiempo que les toma encontrar el alimento.

Además, de existir una relación entre un comportamiento de forrajeo más eficiente y la adecuación de los organismos, se esperaría encontrar un efecto en el número y la calidad de la descendencia de las moscas sometidas al proceso de selección artificial.

Predicciones

- Si el comportamiento de forrajeo más eficiente es hereditario, entonces al seleccionar moscas más rápidas en encontrar alimento se generarán descendientes más rápidos en encontrar alimento.
- Un forrajeo más eficiente (menos tiempo destinado a la búsqueda de alimento) podrá ser seleccionado en moscas *Drosophila melanogaster* en menos de cinco generaciones.
- Los descendientes de moscas seleccionadas serán más rápidas en encontrar alimento que los descendientes de moscas no seleccionadas.
- Los descendientes de moscas seleccionadas tendrán mayor adecuación que los descendientes de moscas no seleccionadas.
- Los descendientes de moscas seleccionadas serán más rápidas en encontrar alimento que sus ancestros.

- Los descendientes de moscas control serán similares a sus ancestros en el tiempo en el tardan en encontrar alimento.
- Al seleccionar de forma efectiva un comportamiento de forrajeo más eficiente, el comportamiento activo de los organismos en ambas líneas será el mismo durante la prueba de comportamiento individual.

Objetivo General

- Poner a prueba si el forrajeo más eficiente puede evolucionar a través de varias generaciones en *Drosophila melanogaster*, seleccionando artificialmente individuos más veloces en encontrar una fuente de alimento y evaluando si dicha eficiencia de forrajeo tiene un efecto sobre la adecuación

Objetivos particulares

- Seleccionar artificialmente a moscas con una mayor eficiencia en la búsqueda de alimento (menor tiempo en encontrar una fuente de alimento).
- Evaluar si la eficiencia en el forrajeo puede ser heredada comparando descendientes seleccionados con la población original.
- Comparar la eficiencia en el forrajeo (búsqueda de alimento) entre moscas seleccionadas y moscas no seleccionadas.
- Comparar la adecuación (fecundidad y supervivencia) entre moscas seleccionadas y moscas no seleccionadas.
- Comprobar mediante pruebas de comportamiento individual, la efectividad de la selección por un forrajeo más eficiente.

Metodología

Modelo de estudio

La mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, o mejor conocida como la mosca de la fruta, es uno de los organismos más investigados en biología (Powell y Powell, 1997). Esta mosca es un insecto holometábolo, es decir que su ciclo de vida consiste en una metamorfosis completa. Dicho ciclo de vida, bajo condiciones adecuadas y en una temperatura de 25°C, dura aproximadamente entre 10 días. Desde la fecundación, el ciclo biológico de la mosca está integrado por cuatro fases: huevo, larva, pupa y adulto.

Las hembras ponen entre 40-80 huevos cada día en sus primeros 4 días de vida, posteriormente este número va decreciendo conforme aumenta la edad (David *et al.*, 1975). El desarrollo del huevo se lleva a cabo durante las primeras 24 horas a partir de la fecundación, dando paso a una larva. Esta larva se caracteriza por presentar tres estadios en un intervalo de 4 días antes de pasar a la siguiente fase. Una vez que la larva pasa por los tres estadios, se presenta la siguiente fase, que es la pupa. En esta fase, *D. melanogaster* entra en metamorfosis hasta que aproximadamente 5 días después, se transforma en mosca adulta.

D. melanogaster presenta una distribución cosmopolita y desde principios del siglo XX se convirtió en un organismo modelo para estudios ecológicos, genéticos, comportamentales, fisiológicos, anatómicos, moleculares y evolutivos (Rubin y Lewis, 2000). Experimentos con selección artificial y sexual utilizando *D. melanogaster* son de especial interés debido a que el conocimiento molecular y evolutivo pueden mezclarse (Taylor y Kekic, 1988). En *D. melanogaster* se han medido muchos de los componentes de la adecuación, tales como el cortejo, la velocidad de cópula, la virilidad, selección de pareja y fecundidad (Parsons, 1974; Brittnacher, 1981; Partridge y Fowler, 1993). Sin embargo, la relación entre eficiencia en la búsqueda de alimento en moscas adultas y la adecuación sigue sin ser explorada.

La población de moscas usada para el presente trabajo se encuentra en la escuela de Biología de la BUAP y son moscas descendientes de la línea de *D. melanogaster Canton silvestre* (Cs) del banco de moscas de la UNAM en 2014. Las moscas *Drosophila melanogaster* silvestres presentan dos picos de actividad locomotora y sexual (De *et al.*, 2013); uno al amanecer y otro al atardecer, que corresponden con la transición de la luz (Dubruille y Emery, 2008), por lo que las pruebas que se describirán a continuación se llevaron a cabo en el pico de actividad de la mañana. Todas las moscas fueron cultivadas en botellas de vidrio de 300 ml, previamente esterilizadas, con 25 ml de medio estándar a una temperatura de $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ y con un ciclo de luz oscuridad 12:12. El contenido por litro del medio de cultivo estándar consistió en:

- 66 g de levadura en polvo
- 70 g de azúcar
- 105 g de harina de maíz
- 15 g de agar
- 4 ml de solución de nipagin al 10%
- 4ml de ácido propiónico

Selección artificial de eficiencia en la búsqueda de alimento

Selección artificial

El experimento de selección artificial consistió en seleccionar durante cuatro generaciones aquellas hembras y machos que fueran más eficientes en la búsqueda de alimento. Se crearon dos tratamientos:

- 1) *Línea de selección*: moscas con un menor tiempo de latencia para encontrar alimento;
- 2) *Línea control*: moscas seleccionadas aleatoriamente y de forma independiente a su habilidad para encontrar alimento.

Tanto el control como la línea de selección tuvieron dos repeticiones (poblaciones) independientes unas de otras y sin flujo génico entre poblaciones: línea de selección (S1 y S2) y línea control (C1 y C2). Cada repetición estuvo compuesta por 60 hembras y 50 machos (Trotta *et al.*, 2007). Todos los experimentos se realizaron entre las 8 y las 12 hrs de acuerdo con el pico de actividad de las moscas, y este experimento consistió en cuatro generaciones.

Con el fin de promover la respuesta a la búsqueda de alimento en las pruebas experimentales, se usaron moscas privadas de alimento durante 12h. Para ello, las moscas fueron colocadas en frascos de vidrio sin alimento pero con acceso a agua. Para medir el tiempo en el que las moscas encontraban el alimento, se elaboró una caja experimental de 30x10x10 cm de largo, ancho y alto (Fig. 1). El material del marco y superficie inferior de la caja se hicieron de papel ilustración, mientras que los lados y la parte superior estaban formados por plástico transparente. La caja estaba dividida en tres secciones, la primera de 5 cm de largo (Fig. 1a), la segunda con 20 cm de largo (Fig. 1b) y la tercera de 5 cm de largo (Fig. 1c). La tercera sección tenía una pared con un orificio de 4 cm de diámetro en el centro, formando una cámara en donde se encontraba el recipiente con comida. Este diseño de laberinto otorgaba cierta dificultad a las moscas para ingresar a la tercera sección que contenía el alimento, asegurándonos así de que las moscas que lograron llegar a la tercera sección tenían interés en acceder al alimento.

La comida presente en la tercera sección consistió en 5 ml de levadura fresca preparada de la siguiente manera: se mezclaron 10 g de levadura fresca marca “La Florida ®” con 5 g de azúcar, se agitó esa mezcla hasta que tomó una consistencia líquida, luego se calentó en una parrilla a 50° C durante 20 minutos. Se tomaron 5 ml de esa preparación y se dejaron en reposo durante 10 minutos para que esta elevara y tuviera una consistencia más sólida, en un recipiente de 3 cm de alto y un diámetro de 2cm (Fig.1 d)



Figura 1. Caja de selección experimental, (a) primera sección, (b) segunda sección, (c) tercera sección, (d) alimento.

Para crear las poblaciones de la **línea de selección**, se colocaron 100 moscas vírgenes y del mismo sexo en la primera sección de la caja experimental durante un periodo de latencia de 30 segundos, para que las moscas se habituaran a la caja. Posteriormente, pasado el tiempo de habituación, se abrió la puerta de la primera sección para liberarlas y éstas pudieran moverse a través del resto de la caja experimental. Para la obtención de las moscas que se reproducirían, se tomaron a las primeras 25 moscas que llegaron a la comida, es decir, aquellas que atravesaron por el orificio de la tercera sección y se posaron sobre la comida. El experimento se repitió dos veces para la obtención de 50 machos y 60 hembras por repetición. Machos y hembras fueron puestos a prueba por separado. Posterior a la obtención de las moscas con un menor tiempo para encontrar alimento, el resto de las moscas fueron separadas y no utilizadas en el resto del experimento. Machos y hembras fueron puestos a prueba el mismo día en cajas de selección experimental independientes.

La línea control se obtuvo a través del mismo procedimiento de la línea de selección, sin embargo, al final del de 10 minutos se tomaron de forma aleatoria mediante succión 60 hembras y 50 machos que se encontraban en todas las secciones de la caja experimental, asegurándose así de elegir moscas independientemente de su capacidad de búsqueda de forrajeo.

Población experimental

El grupo de 50 machos y 60 hembras vírgenes, obtenidas a través del experimento de selección, fue colocado en un frasco con medio de cultivo estándar durante 48 horas para que estos se reprodujeran y obtener la siguiente generación; posterior a ese tiempo los adultos fueron removidos con la finalidad de obtener una generación de moscas con la misma edad. Debido a que la temperatura se mantuvo constante a 25 °C, las moscas completaron su ciclo de maduración en 10 días, por lo que machos y hembras vírgenes fueron colectados durante los días 10, 11 y 12, esto para evitar una selección en el desarrollo rápido de los organismos.

La toma de organismos se realizó mediante el uso de un eterizador casero con 1 ml de éter para anestesiarse las moscas (Fig. 2). Éste se coloca en la boca del frasco de vidrio y este se da vuelta y se agita suavemente para que las moscas caigan al interior del eterizador, en el que se mantienen durante 30 segundos para que todos los individuos sean anestesiados. Una vez anestesiados los organismos fueron colocados sobre una platina de vidrio y con ayuda de un microscopio estereoscópico fueron separados de acuerdo a su sexo. Esto se hizo cada seis horas desde las 8 a las 20 hrs. Se colocaron un máximo de 100 moscas en cada frasco con alimento, obteniendo así al menos dos frascos de cada sexo con 100 organismos cada uno por repetición.



Figura 2. Eterizador casero usado para anestesiarse a las moscas.

Comportamiento individual de forrajeo

Debido a que durante el experimento de selección no fue posible medir el comportamiento de cada individuo, y porque era necesario evaluar concretamente qué comportamientos particulares se seleccionaron, se llevaron a cabo pruebas en las que se evaluó el comportamiento de moscas individuales. Específicamente se evaluó la actividad y el forrajeo de individuos de ambas líneas. Además, éste experimento nos ayudó a comprobar si la selección por un comportamiento de forrajeo más eficiente se llevó a cabo de forma acertada y no se seleccionó otros comportamientos relacionados con el grado de actividad de las moscas.

Colocamos a una mosca, previamente privada de alimento durante 12 horas, dentro de una caja Petri (90x15mm) y en el centro de la misma colocamos una gota de levadura fresca (Fig. 3). Se pusieron a prueba 15 moscas macho y 15 moscas hembra por repetición y por generación. Los experimentos se llevaron a cabo entre las 8 y las 11 hrs a una temperatura de 25 °C.

Durante 10 minutos se registró:

- 1) *Tiempo de movimiento*: tiempo en que la mosca se movió desde que se colocó en el interior de la caja Petri hasta encontrar el alimento;
- 2) *Éxito de forrajeo*: si la mosca tuvo contacto con el alimento;
- 3) *Tiempo de búsqueda de alimento individual*: tiempo total desde que la mosca fue colocada en el interior de la caja Petri hasta que encontró el alimento;
- 4) *Tiempo sobre el alimento*: tiempo en que la mosca se mantuvo sobre la comida.



Figura 3. Caja Petri en donde se realizaron las pruebas de comportamiento individual, en el centro se encuentra el alimento.

Medición de la adecuación

Para medir la relación que existe entre la eficiencia en la búsqueda de alimento y la adecuación de los organismos, se realizó una prueba de fecundidad y supervivencia de los huevos. En el fondo de un envase de plástico (1L) se colocó una caja Petri con 15 ml de medio de cultivo estándar; en él se introdujeron 20 hembras y 10 machos durante 12 horas. Estos individuos fueron seleccionados aleatoriamente mediante succión de cada una de las repeticiones de cada tratamiento. Posterior a las 12 horas los adultos fueron retirados y se contó el total de huevos. Después de 24 horas después se contó el número de huevos que eclosionaron para poder determinar el porcentaje de huevos que eclosionan. Posteriormente, se retiró una fina capa de medio de la caja Petri y junto con 50 larvas se colocó en un frasco con 50 ml medio estándar para que 13 días después se midiera el porcentaje de larvas que llegaron la etapa adulta y así obtener el porcentaje de huevos que llegan a adultos (Pyle, 1976).

Análisis estadísticos

Selección artificial

Se realizaron Análisis de Supervivencia mediante el método de Weibull para comprobar que la selección artificial por un forrajeo más eficiente en la línea de tratamiento fue efectiva.

Comportamiento individual de forrajeo

Los datos sobre el éxito de forrajeo fueron analizados por línea mediante una prueba de bondad de ajuste X^2 , teniendo como variable respuesta la preferencia de encontrar o no el alimento y como variable prueba la línea de tratamiento. El movimiento dentro de la caja fue analizado mediante modelos lineales generalizados con distribución de error binomial, teniendo como variable de respuesta la proporción de tiempo en el que las moscas estuvieron en movimiento durante la prueba y como variable explicativa la línea de tratamiento. El tiempo sobre la comida y el tiempo de búsqueda de alimento individual fueron analizados mediante una prueba de ANOVA con una comparación múltiple de Tukey (datos transformados con logaritmo; Anexo 1) o su contraparte no paramétrica Kruskal-Wallis (tiempo sobre la comida hembras F0; tiempo de búsqueda de alimento individual machos F4). Para encontrar posibles existencias de diferencias entre sexos, se realizaron pruebas de t de *student* (tiempo sobre la comida de la línea de selección F4) cuando los datos presentaron normalidad o su contraparte no paramétrica U de Mann-Whitney. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico R versión 3.1.3 (R Development Core Team, 2015).

Adecuación absoluta

Con el fin de analizar las diferencias en la fecundidad de las hembras entre tratamientos (tratamiento vs control) y generaciones (F0 vs F4) se realizó una prueba de bondad de ajuste X^2 .

Resultados

Selección artificial

Generación F0

Tanto en hembras como en machos de la generación F0, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo en el que tardan en encontrar la comida (Cuadro 1,2), entre las dos repeticiones de cada línea (hembras C1 vs C2 $z=45$, $P=0.92$; S1 vs S2 $z=38.72$, $P=0.69$; machos C1 vs C2, $z=46.34$, $P=0.58$, S1 vs S2 $z=39.52$, $P=0.64$), ni entre las líneas de selección y control (hembras, $z=44.8$, $P=0.91$, Fig. 4a; machos, $z=46.54$, $P=0.45$; Fig. 4b).

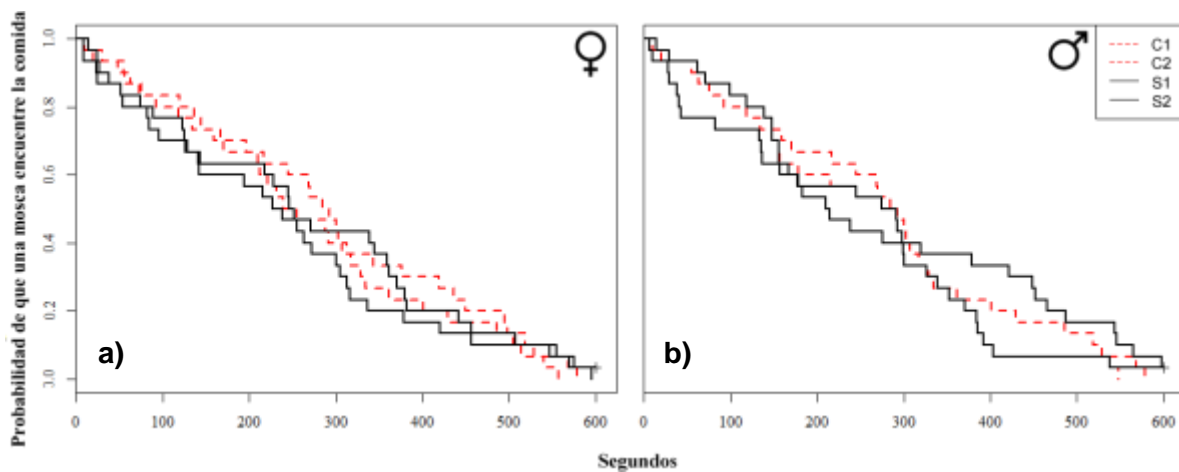


Figura 4: Tiempo de búsqueda de alimento en moscas de la generación F0. En la generación F0, tanto en hembras (a) como en machos (b), la línea de selección (S1 y S2; línea sólida negra) y la línea control (C1 y C2; línea punteada roja) no mostraron diferencias en el tiempo que les tomó encontrar el alimento.

Generación F4

En la generación F4, al comparar el tiempo de búsqueda de alimento (Cuadro 1,2) de las hembras seleccionadas y las hembras control (Fig. 5a), se encontró que ambas repeticiones (S1 y S2) fueron más veloces en encontrar el alimento que sus contrapartes control (C1 y C2) ($z=25.85$, $p<0.001$). Además, una de las repeticiones de la línea de selección (S2) fue más veloz que la otra (S1) ($z=20.73$, $P=0.01$). Por otro lado, no hay diferencias entre las repeticiones de la línea control ($z=31.77$, $P=0.47$).

En el caso de los machos (Fig. 5b), al comparar el tiempo que les toma encontrar una fuente de alimento (Cuadro 1,2), se observó que una de las repeticiones de la línea de selección (S2) fue más rápida que la otra repetición de la línea selección (S1) ($z=27.62$, $P<0.001$) y también más rápida que la línea control (C1 y C2; $z=26.39$, $P<0.001$). Sin embargo, en promedio, los machos de la repetición S1 y las repeticiones C1 y C2 presentan el mismo tiempo para encontrar el alimento ($z=30.07$, $P=0.60$).

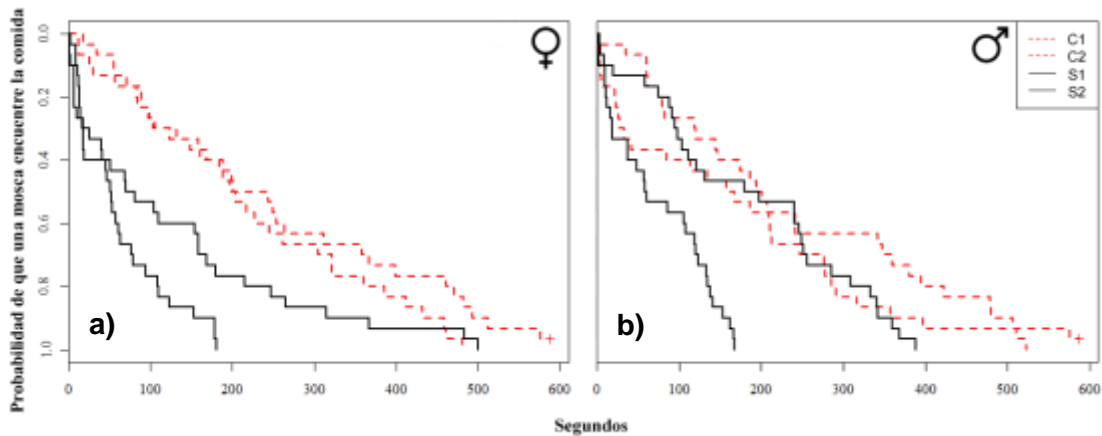


Figura 5: Tiempo de búsqueda de alimento en moscas de la generación F4. Se muestran diferencias en la velocidad de búsqueda de alimento entre la línea de selección (S1 y S2; líneas solidas negras) y la línea control (C1 y C2; líneas punteadas rojas). Las hembras de la línea de selección (a: S1 y S2) fueron significativamente más rápidas en encontrar el alimento que la línea control (a: C1 y C2). Para los machos una de las repeticiones de la línea de selección (b: S2) fue significativamente más rápida en encontrar el alimento que el resto de las repeticiones (b: S1, C1 y C2).

Generación F0 vs F4

Al comparar el tiempo que les tomó encontrar el alimento, las moscas de la línea de selección en la generación F4 fueron más rápidas que sus antecesoras en la generación F0 (Fig. 6); esto se observó tanto en hembras (F0 vs F4-S1: $z=36.32$, $P<0.001$; F0 vs F4-S2: $z=40.1$, $P<0.001$) como en machos (F0 vs F4-S1: $z=50.1$, $p=0.05$; F0 vs F4-S2: $z=45.28$, $P<0.001$). Por el contrario, en la línea control no se observaron diferencias entre los tiempos de búsqueda de alimentos de las moscas en la generación F0 y en la generación F4 (hembras $z=67.61$, $P=0.35$; machos $z=52.54$, $P=0.19$).

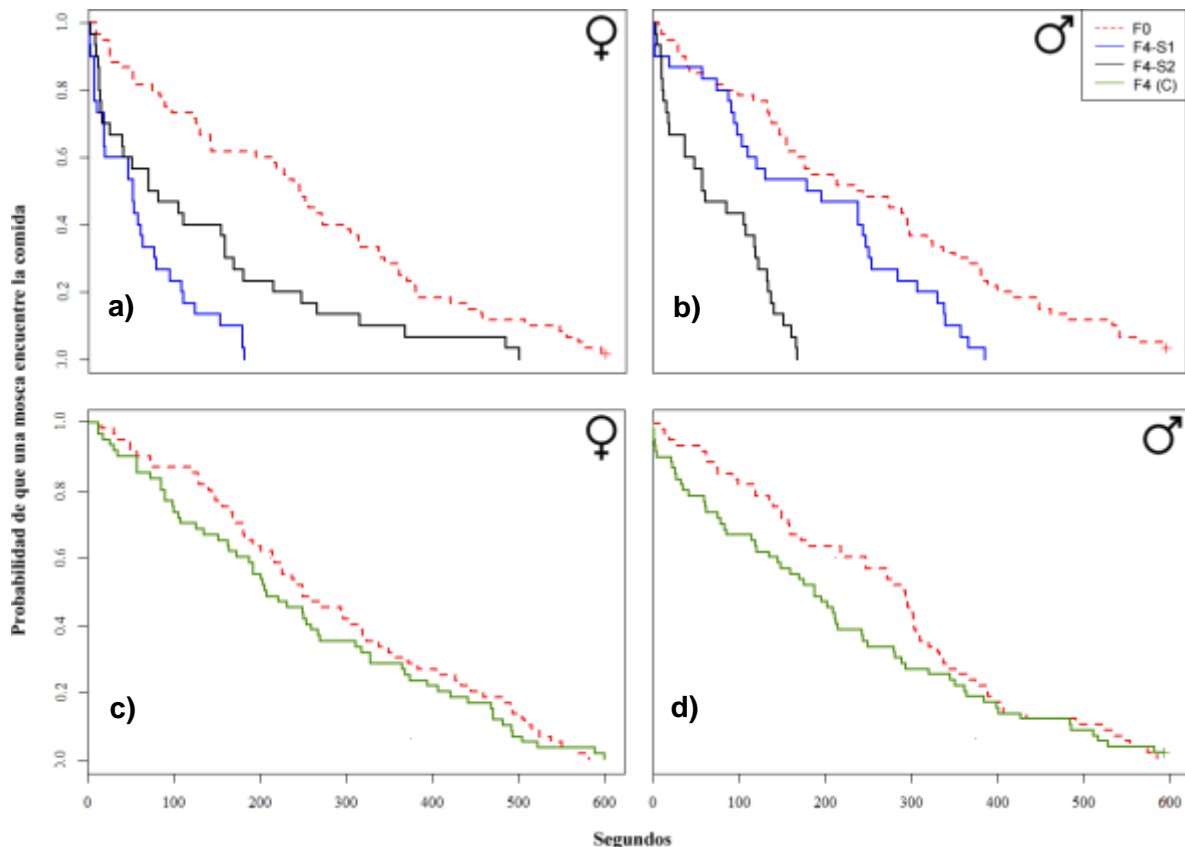


Figura 6: Tiempo de búsqueda de alimento en moscas F0 y F4. Las moscas de la línea de selección en la generación F4 fueron significativamente más rápidas en encontrar el alimento que las moscas de la generación F0 (a) hembras; b) machos); sin embargo, no se encontraron diferencias en la línea control (c) hembras; d) machos). En ambas líneas, por separado, se combinaron los datos de las dos repeticiones debido a que no hubo diferencias significativas entre ellas en la generación F0 (línea punteada roja). Para las moscas de la generación F4 en la línea de selección, ambas repeticiones, S1 (línea sólida

azul) y S2 (línea sólida negra) están representadas por separado, ya que muestran diferencias significativas. Para las moscas de la línea control debido a la usencia de diferencias entre repeticiones en la generación F4 los datos fueron combinados (línea sólida verde).

Cuadro 1. Tiempo promedio \pm e.e. en que las primeras 30 moscas hembra encontraron el alimento

LÍNEA	SELECCIÓN		CONTROL		
	Repetición	S1	S2	C1	C2
Generación F0		255.23 \pm 33.41	245.33 \pm 29.94	279.40 \pm 26.85	267.90 \pm 26.85
Generación F4		60.63 \pm 10.40	129.91 \pm 25.60	222.22 \pm 26.42	254.37 \pm 32.29

Cuadro 2. Tiempo promedio \pm e.e. en que las primeras 30 moscas macho encontraron el alimento

LÍNEA	SELECCIÓN		CONTROL		
	Repetición	S1	S2	C1	C2
Generación F0		265.76 \pm 36.80	252.26 \pm 26.53	252.53 \pm 25.61	274.70 \pm 29.94
Generación F4		186.12 \pm 22.37	75.62 \pm 10.70	208.78 \pm 34.54	206.51 \pm 25.95

Comportamiento individual

Para este experimento se midieron diferentes parámetros del comportamiento individual de las moscas, registrando el tiempo de movimiento dentro de la caja Petri (Cuadro 3), el tiempo de búsqueda de alimento individual, tiempo sobre la comida y el éxito de forrajeo (Cuadro 4-7).

Tiempo de movimiento

El tiempo en que la mosca estuvo en movimiento desde que se colocó en el interior de la caja Petri hasta que encontró el alimento mostró diferencias únicamente en las hembras de la generación F0 (Cuadro 3), en donde una de las repeticiones de la línea control (C2) estuvo significativamente más tiempo en movimiento que una de las repeticiones de la línea de selección (S1). Los machos de la generación F0 y ambos sexos de la generación F4 no presentaron diferencias en el tiempo de movimiento.

Cuadro 3. Tabla de contrastes del GLM con distribución binomial, se muestran las diferencias entre el tiempo en movimiento de las moscas durante el experimento de comportamiento individual entre tratamientos y repeticiones. Repeticiones de la línea control (C1 y C2) y Línea de selección (S1 y S2).

Generación	Comparación	Valor de z	P
Hembras F0	C1 vs C2	2.992	0.082
	C1 vs S1	1.928	0.287
	C1 vs S2	2.908	0.327
	C2 vs S1	-1.682	0.023
	C2 vs S2	-2.841	0.247
	S1 vs S2	1.717	0.052
Hembras F4	C1 vs C2	-1.010	0.985
	C1 vs S1	-0.952	0.954
	C1 vs S2	0.553	0.132
	C2 vs S1	-1.248	0.969
	C2 vs S2	0.240	0.137
	S1 vs S2	0.233	0.146
Machos F0	C1 vs C2	-1.272	0.985
	C1 vs S1	-1.214	0.954
	C1 vs S2	0.291	0.132
	C2 vs S1	0.215	0.935
	C2 vs S2	0.260	0.964
	S1 vs S2	0.476	0.899
Machos F4	C1 vs C2	0.693	0.641
	C1 vs S1	0.440	0.800

C1 vs S2	-0.053	0.622
C2 vs S1	-0.311	0.473
C2 vs S2	-1.263	0.341
S1 vs S2	-0.373	0.810

Éxito de forrajeo

Con respecto al éxito de forrajeo, esto es, si encontraron o no el alimento durante la prueba de comportamiento individual, no se encontraron diferencias entre ambas líneas en la generación F0 (hembras $X^2=0.076$, $gl=1$, $P=0.78$; machos $X^2=0.23$, $gl=1$, $P=0.69$; Cuadro 4 y 6). De igual forma, en la generación F4, los individuos no presentaron diferencias en éste comportamiento (hembras $X^2=1.88$, $gl=1$, $P=0.12$; machos $X^2=0.09$, $gl=1$, $P=0.76$; Cuadro 5 y 7).

Tiempo de búsqueda de alimento individual

Con relación al tiempo que le tomó a cada individuo encontrar el alimento dentro de la caja Petri, se encontraron diferencias entre las hembras de la generación F0 (Cuadro 4), en donde moscas de la repetición S1 de la línea de selección y moscas de la repetición C1 de la línea control tardaron más tiempo encontrar el alimento que el resto de las réplicas ($F=3.917$, $gl=3$, 53 , $P=0.014$; Fig. 7). Por otro lado, en la cuarta generación (Cuadro 5), no se encontraron diferencias ni entre tratamientos, ni entre repeticiones ($F=0.925$, $gl=3$, 48 , $P=0.441$).

En el caso de los machos, las moscas de ambas líneas mostraron tiempos similares para encontrar la comida dentro de la caja Petri, tanto en la generación F0 ($F=1.21$, $gl=3$, 41 , $P=0.32$; Cuadro 6) como en la generación F4 ($X^2=6.72$, $gl=3$, $P=0.081$; Cuadro 7).

No se encontraron diferencias entre sexos en el tiempo de latencia en ambas generaciones (*Generación F0*: Línea de selección, $W=270$, $P=0.273$; línea control, $t=0.5773$, $gl=39.808$, $p=0.567$. *Generación F4*: línea selección, $W=328$, $p=0.360$; línea control, $t=1.9445$, $gl=17.644$, $P=0.068$).

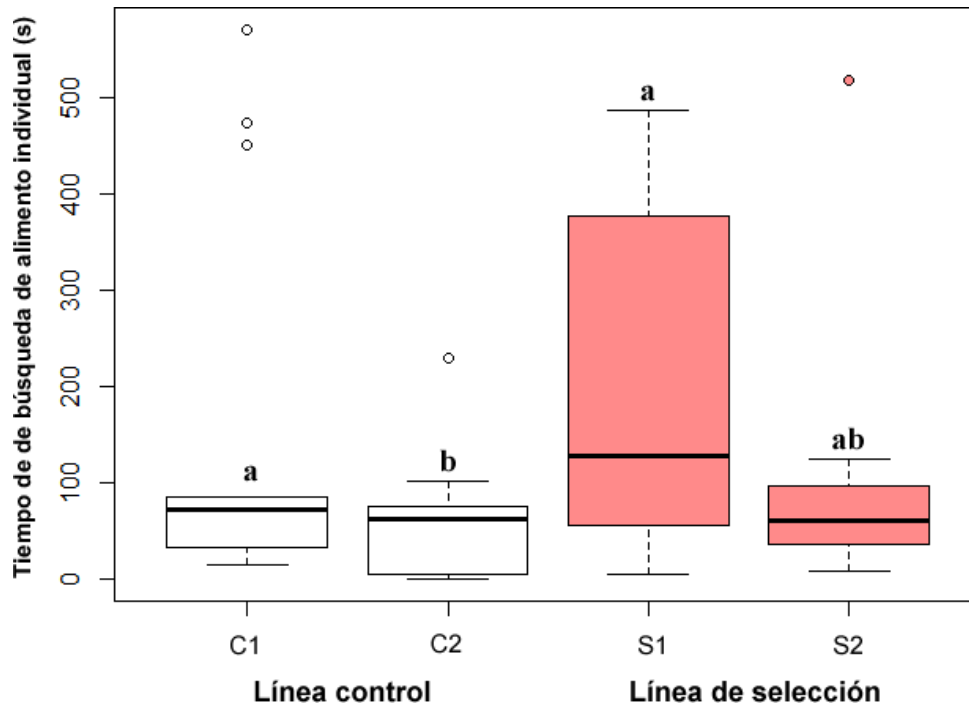


Figura 7. Tiempo de búsqueda de alimento individual de moscas hembras en la generación F0. La línea en el centro de la caja representa la mediana y las líneas los rangos intercuartílicos del tiempo que les tomó a las hembras de la generación F0 encontrar la comida en la prueba de comportamiento individual. Las repeticiones S1 y C1 difieren del resto de las demás repeticiones, siendo las que tardan más tiempo en encontrar el alimento.

Tiempo sobre la comida

Las hembras de ambas líneas pasaron el mismo tiempo sobre la comida en la generación F0 ($X^2=3.60$, $gl=3$, $P=0.307$; Cuadro 4). Sin embargo, en la cuarta generación, las hembras de ambas repeticiones de la línea de selección permanecieron más tiempo sobre el alimento que las hembras de ambas repeticiones de la línea control ($F=3.415$, $gl=3$, 48 , $P=0.029$; Cuadro 5, Fig. 8).

Al estudiar el tiempo que pasaron los machos sobre la comida, no se encontraron diferencias significativas entre líneas en la generación F0 ($F=0.562$, $gl=3$, 41 , $p=0.643$; Cuadro 6), ni en la generación F4 ($F=0.579$, $gl=3$, 46 , $p=0.632$; Cuadro 7).

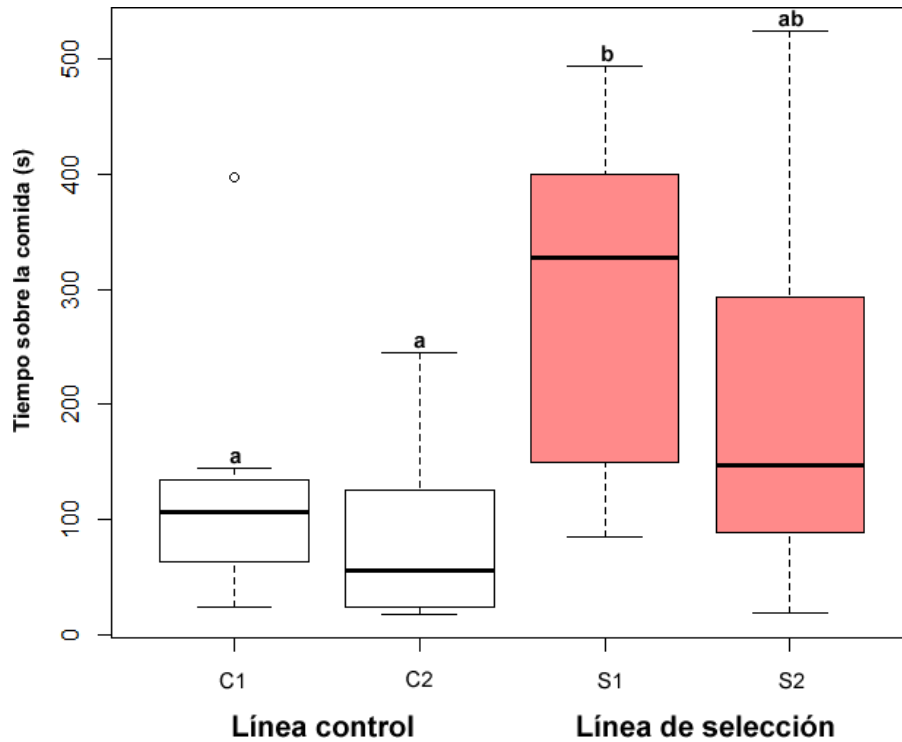


Figura 8. Tiempo sobre el alimento de hembras en la generación F4. La línea en el centro de la caja representa la mediana y las líneas los rangos intercuartílicos del tiempo que las hembras pasaron sobre la comida en la generación F4. Moscas de ambas repeticiones de la línea de selección pasaron más tiempo sobre la comida que la línea control.

Al evaluar si el comportamiento del tiempo sobre comida difirió entre moscas de diferente sexo, se encontró que en la generación progenitora F0, machos y hembras tuvieron tiempos similares sobre el alimento ($W=977$, $P=0.769$). De igual forma, al comparar a los machos y hembras de la línea de selección a la cuarta generación no se encontraron diferencias ($t=1.2783$, $df = 41$, $P=0.208$). Sin embargo, al comparar a los sexos de la línea control en la generación F4 (Fig. 9) se encontró que las hembras pasaron menos tiempo sobre la comida que los machos ($W=237$, $P=0.001$).

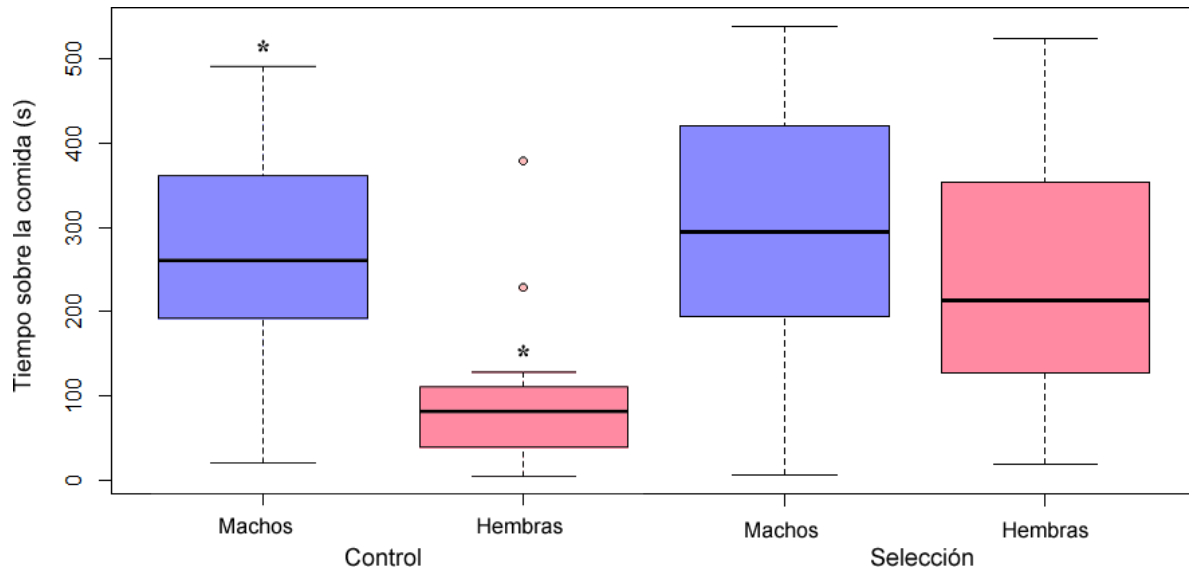


Figura 9. Tiempo en el que cada línea pasó sobre el alimento en la generación F4. La línea en el centro de la caja representa la mediana y las líneas los rangos intercuartílicos del tiempo que hembras (rosa) y machos (azul) de la generación F4 pasaron sobre la comida.

Cuadro 4. Comportamiento individual: hembras F0. Promedio \pm e.e. de los diferentes componentes del comportamiento registrados. Superíndices a y b muestran diferencias entre grupos.

TRATAMIENTO	SELECCIÓN		CONTROL	
REPETICIÓN	S1	S2	C1	C2
Movimiento (proporción)	0.47+0.06	0.82+0.10	0.66+0.11	0.93+0.03
Tiempo de búsqueda de alimento individual (s)	192+43.42 ^b	97.07+36.40 ^{ab}	156.46+54.91 ^a	57.57+16.29 ^a
Tiempo sobre la comida (s)	312+48.03	253.46+40.40	272.07+54.54	193.14+34.32
Porcentaje éxito de forrajeo	80	86	86	93

Cuadro 5. Comportamiento individual: hembras F4. Promedio \pm e.e. de los diferentes componentes del comportamiento registrados. Superíndices a y b muestran diferencias entre grupos.

TRATAMIENTO	SELECCIÓN		CONTROL	
REPETICIÓN	S1	S2	C1	C2
Movimiento (proporción)	0.48+0.09	0.82+0.09	0.52+0.09	0.61+0.08
Tiempo de búsqueda de alimento individual (s)	179.5+48.17	129.91+42.28	229.25+79.25	277.2+83.66
Tiempo sobre la comida (s)	289.7+46.38 ^a	198.36+47.37 ^a	128.78+40.80 ^b	93.6+42.35 ^b
Porcentaje éxito de forrajeo	67	73	53	33

Cuadro 6. Comportamiento individual: machos F0. Promedio \pm e.e. de los diferentes componentes del comportamiento registrados.

TRATAMIENTO	SELECCIÓN		CONTROL	
	S1	S2	C1	C2
Movimiento (proporción)	0.59 \pm 0.08	0.62 \pm 0.12	0.51 \pm 0.12	0.61 \pm 0.08
Tiempo de búsqueda de alimento individual (s)	173.8 \pm 48.48	70.11 \pm 42.51	106.2 \pm 37.04	34.27 \pm 11.56
Tiempo sobre la comida (s)	237.11 \pm 57.62	258.22 \pm 55.34	263.3 \pm 50.39	300.54 \pm 42.21
Porcentaje éxito de forrajeo	60	60	67	73

Cuadro 7. Comportamiento individual: machos F4. Promedio \pm e.e. de los diferentes componentes del comportamiento registrados.

TRATAMIENTO	SELECCIÓN		CONTROL	
	S1	S2	C1	C2
Movimiento (proporción)	0.48 \pm 0.09	0.62 \pm 0.09	0.52 \pm 0.09	0.61 \pm 0.08
Tiempo de búsqueda de alimento individual (s)	96.18 \pm 35.78	160.75 \pm 36.65	70.5 \pm 25.28	178.18 \pm 42.40
Tiempo sobre la comida (s)	323.27 \pm 44.92	279.75 \pm 43.61	310.40 \pm 31.48	275.72 \pm 48.57
Porcentaje éxito de forrajeo	73	80	67	73

Adecuación absoluta

Al medir la adecuación absoluta de las moscas (i.e. fecundidad y supervivencia de los descendientes), se encontró una diferencia entre ambas líneas en la generación F1 ($X^2=142.5$, $gl=1$, $P<0.001$; Cuadro 8). Esta diferencia está marcada principalmente porque la fecundidad fue más alta en la línea de selección que en la línea control (Fig. 10).

La línea de selección en la generación F4 también presentó una mayor fecundidad, donde las hembras de ambas repeticiones de la línea de selección colocaron un mayor número de huevos que las hembras de ambas repeticiones de la línea control ($X^2=10.9$, $gl=1$, $P=0.01$; Cuadro 9). Sin embargo, en ambas generaciones, no hay diferencias en la supervivencia de las siguientes etapas en el ciclo de vida de las moscas.

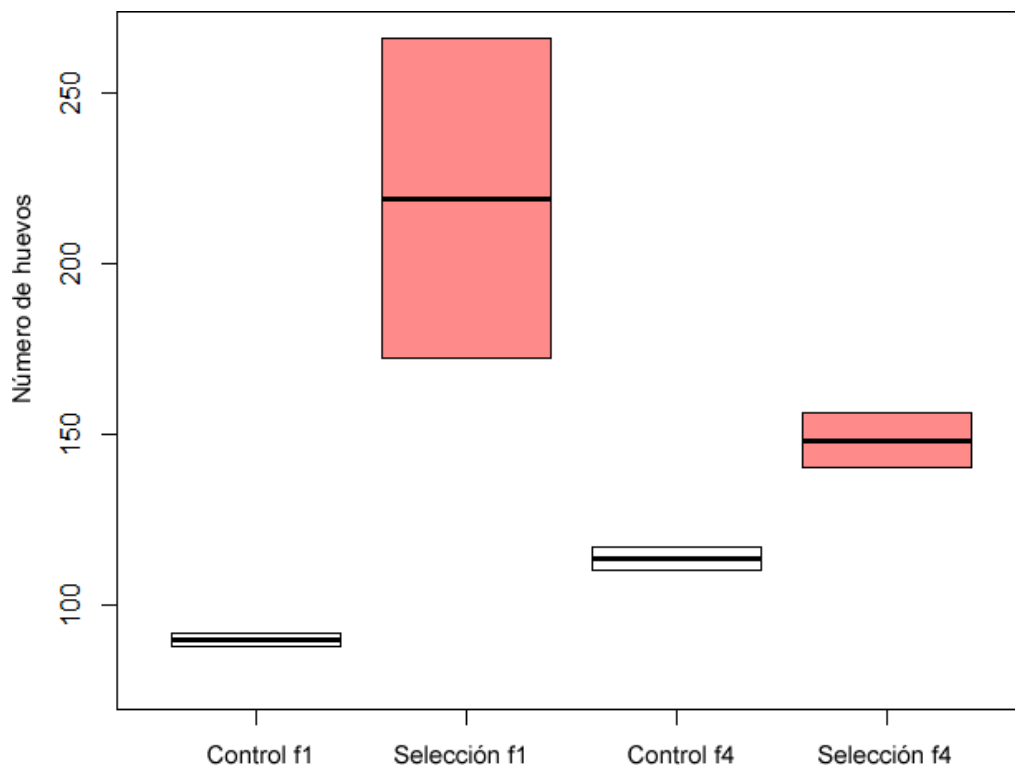


Figura 10. Fecundidad de ambas líneas en la generación F1 y F4. En rojo se presenta el número de huevos puestos por las hembras de la línea de selección y en blanco los de la línea control.

Cuadro 8. Adecuación absoluta de las líneas de selección en la generación F1.

GENERACIÓN F1	Número de huevos	Huevos que eclosionaron (%)	Supervivencia larva-adulto (%)	Supervivencia huevo-adulto (%)	Adecuación total
R1	266	99.2	100	99.2	264
R2	172	98.8	98	98.2	169
C1	77	98.7	100	98.7	76
C2	81	97.5	100	97.5	79

Supervivencia huevo a adultos, eclosión de huevos y supervivencia de larva a adulto en moscas seleccionadas por un forrajeo más eficiente en la generación F0. S1 y S2 representan las dos repeticiones de la línea de selección; C1 y C2 representan ambas repeticiones de la línea control.

Cuadro 9. Adecuación absoluta de las líneas de selección en la generación F4.

GENERACIÓN F4	Número de huevos	Huevos que eclosionaron (%)	Supervivencia larva-adulto (%)	Supervivencia huevo-adulto (%)	Adecuación total
R1	156	97.4	100	97.4	154
R2	140	97.8	100	97.8	137
C1	110	98.2	100	98.2	108
C2	117	99.1	98	97.4	114

Supervivencia huevo a adultos, eclosión de huevos y supervivencia de larva a adulto en moscas seleccionadas por un forrajeo más eficiente en la generación F4. S1 y S2 representan las dos repeticiones de la línea de selección, C1 y C2 representan ambas repeticiones de la línea control.

Discusión

Selección artificial

Los resultados del presente estudio indican una alta variación en el comportamiento de forrajeo en los individuos de la población de *Drosophila melanogaster* en cuanto a la capacidad para encontrar alimento en un ambiente nuevo. Se demostró que la eficiencia en la búsqueda de alimento tiene una respuesta significativa a la selección artificial y que este comportamiento de forrajeo puede ser heredado a las siguientes generaciones. Con base en una revisión bibliográfica a la fecha presente, podemos afirmar que este es el primer estudio que demuestra que la selección por un comportamiento de forrajeo más eficiente aumenta la adecuación absoluta de las futuras generaciones.

La selección por una mayor velocidad de búsqueda de alimento fue más fuerte en hembras que en machos, dado que en éstas, ambas repeticiones de la línea de selección difirieron del grupo control, mientras que los machos sólo una réplica de la línea de selección fue diferente a la línea control. Esto se podría deber a que las hembras necesitan una mayor cantidad de alimento para invertirlo en la reproducción. Generalmente las hembras invierten más energía por cada gameto producido en comparación con los machos, por lo que producen una cantidad limitada de óvulos, que dan origen a un número de crías limitadas (Trivers, 1972). Además, localizar la comida para las hembras de *Drosophila melanogaster* también tiene otros beneficios, tales como un sitio de ovoposición y acceso a los machos.

A pesar de que en la generación F4 una de las repeticiones de la línea de selección en los machos no difirió del grupo control, los machos descendientes fueron más veloces cuando se les comparó con su contraparte en la generación F0, por lo que se evidencia el proceso efectivo de la selección artificial en la búsqueda de alimento. Los machos generalmente compiten por tener acceso a las hembras, aportando esperma relativamente menos costoso y en mayor cantidad, el cual no es una limitante para la cantidad de descendientes que puedan producir (Clutton-Brock y Vincent, 1991). Además de la alimentación, la búsqueda de

comida en machos *Drosophila* es importante ya que el alimento es el lugar en donde se encuentran las hembras, que son el recurso limitante en el éxito reproductivo de un macho (Grosjean *et al.*, 2011).

Debido a la gran cantidad de moscas que se manejaron por línea, sumado a la falta de respuesta de algunos individuos durante el experimento, poder llegar a medir la velocidad de búsqueda de alimento de cada uno de los organismos de la población presentó un problema, por lo que registrar la heredabilidad (h^2) del carácter no pudo ser cuantificada. Sin embargo, la disminución en el tiempo para encontrar el alimento de la generación F0 a la F4 es una prueba directa de que un comportamiento de forrajeo más eficiente está siendo heredado como lo ha demostrado la literatura en moscas *Drosophila* (geotropismo, fototropismo: Pyle, 1976; fecundidad: Rose, 1984; receptividad: Singh y Chatterjee, 1988; tamaño del ala y número de celdas: Trotta *et al.*, 2007).

Usando peces guppy (*Poecilia reticulata*), Karino *et al.* (2005) demostraron que el comportamiento de forrajeo de los padres (i.e. tiempo en encontrar el alimento en ambientes nuevos) tiene una contribución genética significativa con valores de heredabilidad altos en el comportamiento de forrajeo de su descendencia ($h^2 = 0.57 - 0.66$). Los autores no encontraron diferencias entre sexos en la velocidad para encontrar una fuente alimenticia. De igual forma, otros estudios con peces no han mostrado diferencias entre sexos en el tiempo de búsqueda de alimento en un ambiente nuevo, o en la sensibilidad para relacionar cierto color con el alimento (Karino *et al.*, 2005; Cole y Endler, 2015). Sin embargo, existen antecedentes de que bajo condiciones diferentes, hembras y machos de diferentes especies llegan a mostrar desigualdad en la eficiencia que tienen a diferentes componentes de su forrajeo, tales como acceso al alimento, dieta, aprendizaje y elección de sitios de forrajeo (Remis, 1999; Reader y Laland, 2000; Teder y Tammaru, 2005; Kotrschal *et al.*, 2013).

Por otro lado, este comportamiento de forrajeo más eficiente podría ser explicado por la plasticidad de los organismos. De acuerdo con Stirling *et al.*, (2002) los comportamientos altamente integrados, tales como búsqueda de

alimento, la elección de pareja y evitar a los depredadores se caracterizan por las estrategias condicionales o respuestas fenotípicamente plásticas a las señales ambientales. La variación genética para la plasticidad fenotípica se puede deber tanto a la variación genética aditiva cómo al genotipo que interactúan con las variaciones del medio ambiente. Sin embargo, en nuestro trabajo, es poco probable que las diferencias entre líneas en el comportamiento de forrajeo haya sido causado por la plasticidad fenotípica de las moscas, ya que de haber sido causado por éste fenómeno la reducciones en el tiempo de búsqueda de alimento se habría presentado también en las repeticiones de la línea control y no por más de una generación, a diferencia de nuestros resultados, donde la velocidad en la que las moscas encontraban el alimento fue decreciendo durante cuatro generaciones solamente en ambas réplicas de la línea de selección.

En la naturaleza muchos otros factores influyen en el éxito de forrajeo de los organismos (Wootton, 1998). Por ejemplo, la habilidad en el forrajeo de los individuos puede ser afectada por factores sociales, así como la capacidad de aprendizaje de los componentes ambientales (Reader & Laland, 2000). Además, la depredación, competencia y el estado fisiológico del organismo son factores que afectan directamente la adecuación biológica. Por ejemplo, Godin & Smith (1988) mostraron que, durante el forrajeo de zooplancton, las hembras *guppy* sometidas a periodos de ausencia de alimento más largos fueron capturadas por depredadores en una mayor proporción que sus contrapartes puestas a periodos de ausencia de alimento más corto. En nuestro estudio, los individuos experimentales fueron expuestos a un ayuno precedente a las pruebas, que pudo haber afectado su comportamiento de forrajeo. Sería interesante en el futuro comparar el cambio en la eficiencia del forrajeo entre moscas saciadas y hambrientas e interactuar este factor con efectos de depredación.

Selección de forrajeo y su efecto en la adecuación

Los resultados del estudio también muestran una relación entre el comportamiento de forrajeo y la adecuación de los organismos, pues los organismos con un forrajeo más eficiente, en este caso habilidad para encontrar alimento más rápido, tuvieron mayor adecuación que las moscas pertenecientes al control. Esto se debió a que las hembras con un forrajeo más eficientes tuvieron una fecundidad más alta que sus contrapartes control tanto en la generación F0 como en la F4. Este aumento en la fecundidad de las hembras con un comportamiento de forrajeo más eficiente pudo deberse a que las moscas de la línea de selección adquirieron una mayor cantidad de recursos, destinando esos recursos a la reproducción (Blanckenhorn, 1991). Por otro lado, el aumento de la fecundidad de las hembras también pudo haber sido causado por los machos (Iwasa y Pomiankowski, 1999), debido a que éstos durante la cópula transfieren a las hembras fluidos seminales, los cuales alteran la transferencia y el almacenamiento de esperma, así como la receptividad, ovulación, ovogénesis y ovoposición (Wolfner, 1997; Xue & Noll, 2000; Chapman, 2001; Friberg, 2006; Poiani, 2006; Bretman *et al.*, 2009). Por lo que posiblemente los machos con un forrajeo más eficiente adquirieron una mayor cantidad de recursos, que sus contrapartes control, que posteriormente invirtieron en la reproducción reflejado en una mejor calidad de los fluidos seminales, dando como resultado un aumento en la fecundidad de las hembras (Iwasa y Pomiankowski, 1999).

Nuestro diseño impedía que las moscas tuvieran acceso visual a la comida en la caja experimental, por lo que estas encontraron el alimento mediante el uso del olfato. Por lo tanto, se puede inferir que las moscas que encontraron el alimento de forma más eficiente son aquellas con un sistema olfativo más sensible. La comida libera diferentes compuestos volátiles, los cuales pueden ser percibidos, por hembras y machos, a través de receptores ionotrópicos de las membranas de las células que componen las antenas. Una vez recibidos, se envían señales químicas que son analizadas en el centro de procesamiento de feromonas del cerebro de las moscas, por medio de los axones de las neuronas

sensoriales olfativas, provocando cambios en el comportamiento de las moscas (Grosjean *et al.*, 2011). Por ejemplo, la presencia de ácido feliacético y fenilacetaldehído en el alimento provoca en los machos un aumento en el comportamiento de cortejo (Grosjean *et al.*, 2011). Además, estos compuestos también funcionan para la localización de pareja en ambos sexos (Grosjean *et al.*, 2011). Por otro lado, las hembras utilizan compuestos como el etanol (producto de la fermentación de la levadura), como indicativos de sitios de ovoposición de alta calidad (Richmond y Gerking, 1979; Jaenike, 1982). Es posible que en nuestro estudio las hembras con el olfato más sensible fueron capaces de percibir de forma más eficiente los volátiles emitidos por la comida, lo que pudo desencadenar una respuesta fisiológica que les permitió seleccionar el alimento como un buen sitio de ovoposición para colocar más huevos en él. Asimismo, bajo esa misma lógica, se podría considerar que los machos con mejores tiempos en la búsqueda de alimento, y posiblemente con mejor olfato, tuvieron mejor capacidad de percibir las feromonas de las hembras con un efecto positivo en su éxito de apareamiento.

El aumento en la adecuación absoluta de las hembras más eficientes en la búsqueda de alimento fue evidente desde la primera generación (Cuadro 8). A pesar de que las moscas de la línea de selección en la cuarta generación tuvieron una mayor fecundidad que las de la línea control, se puede ver una disminución en la fecundidad cuando se le compara con los resultados de la misma línea en la generación F1. Esto probablemente fue producto del tratamiento de selección artificial al que fueron sometidos, ya que al reproducir continuamente individuos más veloces, se están seleccionando organismos homocigóticos, dando como resultado una endogamia provocando la disminución de la fecundidad (Bowman y Falconer, 1960; Rose, 1984; Barrett y Charlesworth, 1991; Keller y Waller, 2002; Reed y Frankham, 2003), a diferencias de organismos heterocigóticos, los cuales tienden a ser de mayor tamaño, tener una mayor biomasa y un incremento en su fertilidad a comparación de sus padres homocigóticos (Birchler *et al.*, 2006). Otra posible causa puede ser la reducción en la variación genética aditiva después de la primera generación causada por posibles disyuntivas provocando la reducción

en la fecundidad de las hembras (Bell y Burris, 1973; Irwin y Carter, 2014). Otras causas factibles son la existencia de posibles disyuntivas genéticas o depresión genética de los organismos causada por la endogamia resultado de la selección artificial. Por ejemplo, Rose (1984) realizó una selección artificial por un aumento en la fecundidad de las hembras de *D. melanogaster*, la cual mostró un aumento en la adecuación de los individuos en las primeras seis generaciones; sin embargo, a partir de la séptima generación, no fue posible distinguir entre las líneas de selección de las del grupo control debido a una disminución en el efecto de la selección, provocado por una depresión endogámica causada por la presencia de organismos homocigóticos con alelos recesivos. Por otro lado, la selección artificial del tamaño del cuerpo en larvas de *Trilobium* mostró un aumento de tamaño en la mayoría de las edades, dando como resultado una respuesta rápida a en la selección de la primera generación que luego decreció en las siguientes generaciones (Irwin y Carter, 2014). Esta caída en la respuesta de la selección pudo ser causada por la reducción en la variación genética aditiva luego de la primera generación y a la alta mortalidad (Irwin y Carter, 2014). Aunque la respuesta comportamental a la selección es mayor que la morfológica, la cual siempre es menor (Mousseau & Roff, 1987).

Pruebas de comportamiento individual

Debido a las características de la caja de selección pudo haber sido posible que en lugar de seleccionar moscas con un comportamiento de forrajeo más eficiente estuviéramos seleccionando moscas con una mayor actividad, es decir, moscas cuyo nivel general de actividad y movimientos sea mayor que el resto de los individuos (Reale *et al.*, 2007). Sin embargo, con las pruebas del comportamiento individual se logró comprobar que el movimiento de las moscas dentro de la caja Petri fue similar entre tratamientos, por lo que podemos inferir que todas las moscas en nuestro experimento tuvieron un mismo nivel de actividad.

Las pruebas de comportamiento individual también mostraron que las moscas hembras de la línea de selección en la cuarta generación tuvieron más afinidad por el alimento ya que pasaron mayor tiempo sobre la comida que las moscas control. Estos resultados comprueban efectivamente que el comportamiento seleccionado durante el experimento de selección artificial fue de forrajeo. No obstante, al comparar ambas líneas en la generación F4 con sus contrapartes de la generación F0, se puede observar una reducción en el tiempo en el que pasan sobre el alimento; este patrón es similar a la disminución de la fecundidad que se observó a través de las generaciones y cuya explicación más factible es un efecto de la selección artificial explicado por la endogamia (Bell y Burris, 1973; Pyle, 1976; Rose, 1984; Conner y Via, 1992; Cortese *et al.*, 2002; Trotta *et al.*, 2007; Kotrschal *et al.*, 2013; Irwin y Carter, 2014).

La falta de diferencias en el éxito de forrajeo y el tiempo de búsqueda de alimento individual entre tratamientos, posiblemente se debió a que fue más fácil para las moscas encontrar la comida en la caja Petri que hacerlo en la caja de selección: (1) la caja Petri es mucho más pequeña que la caja experimental con la que se llevó a cabo la selección, (2) en la caja Petri las moscas tenían acceso directo e inmediato al alimento, mientras que en la caja de selección las moscas tenían que acceder al alimento a través de un agujero.

Implicaciones de los resultados

Este estudio representa una importante contribución a la Teoría del Forrajeo Óptimo, en donde mostramos por primera vez con pruebas empíricas cómo la maximización en uno de los componentes del comportamiento de forrajeo tiene un efecto positivo en la adecuación de los organismos en diferentes generaciones. Además, es uno de los pocos trabajos que muestran que el comportamiento de forrajeo es heredable, así como en analizar el efecto del comportamiento de forrajeo de un organismo y su descendencia.

Los resultados dan pie a estudios posteriores de disyuntivas entre el forrajeo y la adecuación en el área de la ecología evolutiva, así como incrementar nuestro conocimiento acerca de la especie modelo *Drosophila melanogaster*. Queda abierta la pregunta de si la maximización en algún componente del comportamiento de forrajeo tiene repercusiones en la supervivencia de los organismos en estado silvestre, así como el efecto de otros aspectos del comportamiento de los organismos, tales como el grado de actividad o comportamiento exploratorio, en el éxito de forrajeo.

Conclusiones

- Existe una gran variación en el comportamiento de forrajeo en la población de *Drosophila melanogaster*.
- El comportamiento de forrajeo mostró tener componentes heredables.
- La eficiencia en el comportamiento de forrajeo, vista como un menor tiempo para encontrar la comida en un ambiente nuevo, tuvo una respuesta alta a la selección.
- Se crearon poblaciones de moscas más veloces en encontrar el alimento en menos de cinco generaciones.
- Hembras con ancestros que tuvieron un forrajeo más eficiente mostraron mayor fecundidad en comparación con las hembras descendientes del grupo control.
- El comportamiento de forrajeo de los padres no tiene un efecto en la supervivencia de su descendencia en las diferentes etapas de su ciclo de vida.
- La disminución en la fecundidad de la línea de selección en la cuarta generación fue provocada por una depresión endogámica causada por la presencia de organismos homocigóticos.

Bibliografía

- Barrett, S. C. H., & Charlesworth, D. (1991). Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature*, 352(6335), 522-524.
- Bell, A. E., & Burris, M. J. (1973). Simultaneous selection for two correlated traits in *Tribolium*. *Genetical Research*, 21(29-46).
- Blanckenhorn, W. U., & Perner, D. (1994). Heritability and repeatability of behavioral-attributes affecting foraging success and fitness in water striders. *Animal Behaviour*, 48(1), 169-176.
- Blanckenhorn, W. V. (1991). Fitness consequences of foraging success in water striders (Gerris remigis; Heteroptera: Gerridae). *Behavioral Ecology*, 2(1), 46-55.
- Birchler, J. A., Yao, H., & Chudalayandi, S. (2006). Unraveling the genetic basis of hybrid vigor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(35), 12957-12958.
- Bretman, A., Fricke, C., & Chapman, T. (2009). Plastic responses of male *Drosophila melanogaster* to the level of sperm competition increase male reproductive fitness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276(1662), 1705-1711.
- Brittnacher, J. G. (1981). Genetic-variation and genetic load due to the male reproductive component of fitness in *Drosophila*. *Genetics*, 97(3-4), 719-730.
- Bowman, J. C., & Falconer, D. S. (1960). Inbreeding depression and heterosis of litter size in mice. *Genetic Research*, 1(262-274).
- Brown, J. H., Marquet, P. A., & Taper, M. L. (1993). Evolution of body-size - Consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 142(4), 573-584.
- Chapman, T. (2001). Seminal fluid-mediated fitness traits in *Drosophila*. *Heredity*, 87, 511-521.
- Cluttonbrock, T. H., & Vincent, A. C. J. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351(6321), 58-60.
- Cole, G. L., & Endler, J. A. (2015). Artificial selection for food colour preferences. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 282(1804).
- Conner, J., & Via, S. (1992). Natural selection on body size in *Tribolium*: possible genetic constraints on adaptive evolution. *Heredity*, 69, 73-83.
- Conner, J. K. (2003). Artificial selection: A powerful tool for ecologists. *Ecology*, 84(7), 1650-1660.

- Cortese, M. D., Norry, F. M., Piccinali, R., & Hasson, E. (2002). Direct and correlated responses to artificial selection on developmental time and wing length in *Drosophila buzzatii*. *Evolution*, *56*(12), 2541-2547.
- David, J., Cohet, Y., & Fouillet, P. (1975). The Variability Between Individuals as a Measure Of Senescence: A Study Of The Number Of Eggs Laid and the Percentage of Hatched Eggs in the Case of *Drosophila melanogaster*. *Exp. Geront.* Vol. 10. pp. 17-25. Pergamon Press.
- De, J., Varma, V., Saha, S., Sheeba, V., & Sharma, V. K. (2013). Significance of activity peaks in fruit flies, *Drosophila melanogaster*, under seminatural conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(22), 8984-8989.
- Dubruille, R., & Emery, P. (2008). A Plastic Clock: How Circadian Rhythms Respond to Environmental Cues in *Drosophila*. *Molecular Neurobiology*, *38*(2), 129-145.
- Endler, J. A. (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton, New Jersey; Princeton University Press.
- Friberg, U. (2006). Male perception of female mating status: its effect on copulation duration, sperm defence and female fitness. *Animal Behaviour*, *72*, 1259-1268.
- Fricke, C., Bretman, A., & Chapman, T. (2008). Adult male nutrition and reproductive success in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, *62*(12), 3170-3177.
- Godin, J. G. J., & Smith, S. A. (1988). A fitness cost of foraging in the guppy. *Nature*, *333*(6168), 69-71.
- Irwin, K. K., & Carter, P. A. (2014). Artificial selection on larval growth curves in *Tribolium*: correlated responses and constraints. *Journal of Evolutionary Biology*, *27*(10), 2069-2079.
- Iwasa, Y., & Pomiankowski, A. (1999). Good parent and good genes models of handicap evolution. *Journal of Theoretical Biology*, *200*(1), 97-109.
- Jaenike, J. (1982). Environmental Modification of Oviposition Behavior in *Drosophila*. *American Naturalist*, *119*(6), 784-802.
- Karino, K., Utagawa, T., & Shinjo, S. (2005). Heritability of the algal-foraging ability: an indirect benefit of female mate preference for males' carotenoid-based coloration in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *59*(1), 1-5.
- Keller, L. F., & Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, *17*(5), 230-241.

- Kotrschal, A., Lievens, E. J. P., Dahlbom, J., Bundsen, A., Semenova, S., Sundvik, M., Kolm, N. (2014). Artificial selection on relative brain size reveals a positive genetic correlation between brain size and proactive personality in the guppy. *Evolution*, 68(4), 1139-1149.
- Kotrschal, A., Rogell, B., Bundsen, A., Svensson, B., Zajitschek, S., Brannstrom, I., Kolm, N. (2013). Artificial Selection on Relative Brain Size in the Guppy Reveals Costs and Benefits of Evolving a Larger Brain. *Current Biology*, 23(2), 168-171.
- Latter, B. D. H. (1966). Selection for a threshold character in *Drosophila* II. Homeostatic behaviour on relaxation of selection. *Genetical Research*, 8, pp 205-218.
- Latter, B. D. H. (1960). Natural selection for an intermediate optimum. *Australian Journal of Biological Science*, 13, 30-35.
- Lemon, W. C. (1991). Fitness consequences of foraging behavior in the zebra finch. *Nature*, 352(6331), 153-155.
- Morris, D. W., & Davidson, D. L. (2000). Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology*, 81(8), 2061-2066.
- Mousseau, T. A., & Roff, D. A. (1987). Natural Selection And The Heritability Of Fitness Components. *Heredity*, 59, 181-197.
- Palenzona, D. L., Rocchetta, G., & Jacuzzi, A. (1972). The Relationship between Fitness and Response to Selection in *Drosophila melanogaster* *Theoretical and Applied Genetics*, 42, 65-68.
- Parsons, P. A. (1974). Male mating speed as a component of Fitness in *Drosophila*. *Behavior Genetics*, 4(4), 395-404.
- Partridge, L., & Fowler, K. (1993). Responses and correlated responses to artificial selection on thorax length in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 47(1), 213-226.
- Poiani, A. (2006). Complexity of seminal fluid: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(3), 289-310.
- Powell, J. R., & Powell, J. R. (1997). Progress and prospects in evolutionary biology: The *Drosophila* model. *Progress and prospects in evolutionary biology: The Drosophila model*, xiv+562p.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal Foraging Theory - A Critical Review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523-575.
- Pyle, D. W. (1976). Effects of artificial selection on reproductive fitness in *Drosophila*. *Nature*, 263(5575), 317-319.

- R Development Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria: <http://www.R-project.org>.
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2000). Diffusion of foraging innovations in the guppy. *Animal Behaviour*, 60, 175-180.
- Reale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291-318.
- Reed, D. H., & Frankham, R. (2003). Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation biology*, 17(1), 230-237.
- Remis, M. J. (1999). Nutritional Aspects of Diet of Gorillas at Bai Hokou, Central African Republic with inter-population and interspecific comparisons. *American Journal of Physical Anthropology*, 231-231.
- Richards, R. A. (1997). Darwin and the inefficacy of artificial selection. *Studies in History and Philosophy of Science*, 28(1), 75-97.
- Richards, R. A. (1998). Darwin, domestic breeding and artificial selection. *Endeavour*, 22(3), 106-109.
- Richmond, R. C., & Gerking, J. L. (1979). Oviposition site preference in *Drosophila*. *Behavior Genetics*, 9(3), 233-241.
- Ritchie, M. E. (1990). Optimal foraging and fitness in Columbian ground-squirrels. *Oecologia*, 82(1), 56-67.
- Robertson, A. (1956). The effect of selection against extreme deviants based on deviations or on homozygosis. *Journal of Genetics*, 57, 236-248.
- Rose, M. R. (1984). Artificial selection on a fitness-component in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 38(3), 516-526.
- Rubin, G. M., & Lewis, E. B. (2000). A brief history of *Drosophila*'s contributions to genome research. *Science*, 287(5461), 2216-2218.
- Singh, B. N., & Chatterjee, S. (1988). Selection for high and low mating propensity in *Drosophila ananassae*. *Behavior Genetics*, 18(3), 357-369.
- Sober, E. (2001). The Two Faces of Fitness. In R. Singh, D. Paul, C. Krimbas, and J. Beatty (Eds.). *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives.*, pp. 309–321.
- Stirling, D. G., Reale, D., & Roff, D. A. (2002). Selection, structure and the heritability of behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 277-289.

- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Taylor, C. E., & Kekic, V. (1988). Sexual selection in a natural-population of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 42(1), 197-199.
- Teder, T., & Tammaru, T. (2005). Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108(2), 321-334.
- Trivers, R. L. (1972). *Parental investment and sexual selection. Sexual selection and the descent of man*. Campbell.
- Trotta, V., Calboli, F. C. F., Ziosi, M., & Cavicchi, S. (2007). Fitness variation in response to artificial selection for reduced cell area, cell number and wing area in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Bmc Evolutionary Biology*, 7.
- Wolfner, M. F. (1997). Tokens of love: Functions and regulation of *Drosophila* male accessory gland products. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 27(3), 179-192.
- Wootton, R. (1998). *Ecology of teleost fishes, 2nd edn.*: Kluwer. Academic Publishers, Dordrecht.
- Xue, L., & Noll, M. (2000). *Drosophila* female sexual behavior induced by sterile males showing copulation complementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(7), 3272-3275.

Anexo 1

Pruebas de comportamiento individual

Resultados de las pruebas de AVONA con relación al tiempo de búsqueda de alimento individual

Hembras F0

	Gl	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Línea	3	4.345	1.447	3.917	0.014
Residuales	48	17.750	0.369		

- Prueba de Tukey

	diff	lwr	upr	p adj
C2-C1	-0.6163891	-1.2397423	0.00696406	0.0536445
R1-C1	0.1400149	-0.5078668	0.78789659	0.9390336
R2-C1	-0.1235636	-0.7583555	0.5112282	0.9543646
R1-C2	0.756404	0.1197258	1.39308231	0.0139769
R2-C2	0.4928255	-0.1305277	1.1161787	0.1664281
R2-R1	-0.2635785	-0.9114602	0.38430317	0.7016386

Hembras F4

	Gl	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Línea	3	0.956	0.318	0.925	0.441
Residuales	40	10.33	0.344		

Machos F0

	Gl	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Línea	3	1.734	0.577	1.211	0.320
Residuales	40	16.706	0.477		

Resultados de las pruebas de AVONA con relación al tiempo sobre la comida

Hembras F4

	GI	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Línea	3	1.498	0.4993	3.415	0.029
Residuales	40	4.386	0.1462		

- Prueba de Tukey

	diff	lwr	upr	p adj
C2-C1	-0.2105243	-0.80324624	0.3821977	0.7696515
R1-C1	0.4092683	-0.08390623	0.9024428	0.0313492
R2-C1	0.1526496	-0.33045901	0.6357583	0.8255979
R1-C2	0.6197925	0.05032366	1.1892614	0.0288457
R2-C2	0.3631739	-0.19760027	0.9239481	0.3114534
R2-R1	-0.2566186	-0.71089762	0.1976604	0.4294538

Machos F0

	GI	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Línea	3	0.172	0.574	0.562	0.643
Residuales	40	3.577	0.102		

Machos F4

	GI	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Línea	3	0.215	0.071	0.579	0.632
Residuales	40	4.946	0.123		

Anexo 2

Difusión de los resultados presentados

La presente investigación se está preparando para su publicación en una revista internacional indexada.

Además, estos resultados han sido presentados en el “Curso Internacional Bases Biológicas” de Tlaxcala; 2015, Jóvenes investigadores de Primavera X; 2015 y Concurso de tesis en la Semana del Biólogo, Escuela de Biología; 2016.

Además, estos resultados fueron enviados para participar en una presentación en formato oral en el prestigioso congreso de la ISBE 2016 (GUEVARA-FIORE P, SEVENELLO-MONTAGNER JM., LUNA-DE LA TORRE P). Testing optimal foraging theory with experimental evolution of *Drosophila melanogaster*.