

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

Optimización de la respuesta a la selección artificial

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Aurora García-Dorado García

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



5310033675

GAI
opt

Autor: AURORA GARCIA-DORADO GARCIA

Titulo de la Tesis:

OPTIMIZACION DE LA RESPUESTA A LA SELECCION ARTIFICIAL

Director: Prof. Dr. CARLOS LOPEZ-FANJUL DE ARGUELLES
Catedrático de Genética.

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Facultad de Biología
Departamento de Genética
Año 1984



R. 27187

A mis padres

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Profesor Carlos López-Fanjul la oportunidad que me ha brindado de trabajar con él estos años, durante los cuales su atención continua ha orientado de modo decisivo el desarrollo de esta tesis y, fundamentalmente, mi formación científica.

A mi compañera la Dra. Araceli Gallego le agradezco su inestimable colaboración y el haber hecho suyos mis problemas, preocupaciones y alegrías.

Al Profesor Bartolomé Jódar le agradezco su ayuda en el diseño del experimento.

Al Profesor Juan Ramón Lacadena sus desvelos por el Departamento de Genética en el cual se ha realizado esta tesis.

A Rafael Diez Barra su paciente colaboración en la elaboración de los programas utilizados en el análisis de datos.

A Francisco Sanchez Refusta y a los Doctores Agustín Roca Martínez y Juan Manuel Pérez Tomé su ayuda en el análisis citogenético realizado.

A la Dra. M^a Dolores Ochando el haberme facilitado la población base utilizada en este experimento.

A Pilar Cañas su ayuda en la mecanografía del manuscrito.

A todos mis compañeros del departamento de Genética que han contribuido con su apoyo y amistad a hacer más agradable el trabajo.

INDICE

INTRODUCCION.....	1
MATERIAL Y METODOS	18
MATERIAL BIOLÓGICO	19
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	21
1. Estructura del experimento de selección.....	21
2. Relajación de la selección.....	22
3. Variabilidad genética al final del experimento	23
4. Diseño relativo al estudio de la línea E ₆	24
4.1. Detección de letales.....	24
4.2. Análisis citológico.....	25
4.3. Cálculo de efectos.....	27
METODOS ESTADÍSTICOS.....	28
1. Estima de la heredabilidad en la población base....	28
2. Análisis de la respuesta a corto plazo.....	29
2.1. Efecto del muestreo inicial.....	29
2.2. Heredabilidad realizada.....	30
2.3. Variabilidad de la respuesta.....	37
3. Comparación de las respuestas obtenidas en los distintos tipos de líneas (verificación de las predicciones).....	41
RESULTADOS.....	44
1. PARAMETROS DE LA POBLACION BASE.....	45
2. EVOLUCION DE LAS LINEAS.....	46
2.1. Evolución de las medias.....	46
2.2. Evolución de las varianzas.....	47

2.3. Evolución de las intensidades de selección.....	48
3. RESPUESTA A CORTO PLAZO.....	49
3.1. Efecto del muestreo inicial.....	49
3.2. Coeficiente de variación de la respuesta.....	49
3.3. Heredabilidad realizada.....	50
4. COMPORTAMIENTO DE LA LINEA E_6	53
5. COMPORTAMIENTO FINAL DE LAS LINEAS.....	56
5.1. Selección divergente.....	56
5.2. Efecto de la relajación.....	57
6. COMPROBACION DE LAS PREDICCIONES DEL MODELO.....	59
6.1. Generación 10.....	59
6.2. Generación 20.....	60
DISCUSION.....	62
BIBLIOGRAFIA.....	77
FIGURAS.....	I
TABLAS.....	XIV

I N T R O D U C C I O N

INTRODUCCION

El modelo infinitesimal postulado por Fisher (1918) propone, en su forma más sencilla, que la variación genética σ_g^2 de un carácter cuantitativo está determinada por la segregación de un número indefinidamente grande de loci aditivos, neutros e in dependientes en efectos y frecuencias. A esta variación se suma otra de origen ambiental que se considera originada por la acción de muchas causas independientes de efectos individuales pequeños y aditivos. Así, pues, la variación fenotípica σ^2 del carácter y sus componentes obedecen a una distribución normal.

En estas condiciones la respuesta R a una generación de selección artificial de un carácter cuantitativo en poblaciones de censo infinito se debe al aumento en frecuencia de los alelos favorables a la dirección de selección seguida, y viene dada por:

$$R = i h^2 \sigma \quad (1), \text{ (Falconer, 1981)}$$

donde i es la media tipificada de los individuos seleccionados y h² es la heredabilidad del carácter en la población considerada.

En el contexto del modelo citado, los cambios de frecuencia génica debidos a la selección serán infinitesimales, por lo que no se producirán modificaciones temporales de la variabilidad genética en tiempo finito (Crow y Kimura, 1970), y, en ausencia de otras

causas que pudieran alterar los valores de los parámetros genéticos del carácter en la población, la ecuación (1) puede aplicarse generación tras generación de selección.

Sin embargo, en cualquier programa de selección, ésta se ejerce sobre una población de censo finito en la que, al seleccionar N individuos, se están muestreando $2N$ alelos de cada uno de los loci que controlan la variación genética del carácter. El efecto acumulativo de este muestreo, con el paso de las generaciones, lleva consigo una reducción progresiva de la variabilidad genética y, en consecuencia, una disminución paralela de la heredabilidad del carácter de modo que, en terminos estrictos, la ecuación (1) sólo es válida para la primera generación de selección, aunque puede utilizarse como una buena aproximación durante algunas más, del orden de $N/2$ o 10, el menor de ambos valores, según Hill (1977). Como resultado de esta pérdida progresiva de heredabilidad, la respuesta por generación declina hasta anularse cuando la variabilidad genética se agota, alcanzandose entonces un límite a la selección. Así, pues, la respuesta acumulada en poblaciones de censo finito describe una curva asintóticamente paralela al eje de tiempos (Griffing, 1960).

Ante esta situación es evidente que, si deseamos atenuar el declive de la respuesta, hemos de prevenir el agotamiento de la variabilidad genética reduciendo el efecto del muestreo, es decir, aumentando el censo efectivo de individuos seleccionados. Partiendo de un número finito y constante T de individuos evaluados por generación, aumentar N significa reducir la intensidad de selección y, en consecuencia, la respuesta inmediata. El problema es, pues, determinar que fracción de la respuesta a corto plazo estamos dis-

puestos a sacrificar para preservar una variabilidad que permita, a su vez, obtener una respuesta total mayor en un plazo más largo. O bien, expresado de un modo más concreto y tratable, decidir en qué plazo de tiempo estamos interesados en hacer máxima la respuesta total obtenida en un programa de selección cuyo coste por generación es fijo. Suponiendo que en todas las generaciones se evalúa el mismo número de individuos, se ha demostrado (Dempster, 1955; Robertson, 1960) que si se quiere optimizar la respuesta total en el límite hay que seleccionar la mejor mitad de individuos evaluados.

Es evidente, por otra parte, que si se desea obtener de inmediato la mayor respuesta posible habrá que ejercer sobre esos T individuos la mayor intensidad de selección que permita el potencial reproductivo de la especie. Para situaciones intermedias en que deseemos optimizar la respuesta en un plazo de t generaciones, la proporción óptima a seleccionar viene dada por un desarrollo de Robertson (1970). En éste se considera un carácter regido por el modelo infinitesimal restringido expuesto al principio de esta introducción y se admite que los cambios de varianza genética ocurridos como consecuencia de la deriva no llevan consigo reducciones considerables de la varianza fenotípica del carácter a lo largo del proceso.

La ecuación (1) que nos da la respuesta en la primera generación de selección, puede también expresarse como:

$$R = i\sigma_G^2 / \sigma$$

En un locus genérico, como resultado del muestreo de los $2N$ alelos que constituyen el núcleo seleccionado, la varianza génica después de la primera generación de selección, y por tanto la gené

tica σ_{G1}^2 , será la de una muestra de tamaño $2N$, es decir, una fracción $(2N-1)/2N$ de la varianza poblacional. Así, pues, el valor esperado de σ_{G1}^2 será:

$$\sigma_{G1}^2 = (1-1/2N)\sigma_G^2$$

(puede encontrarse una deducción distinta en Falconer, 1981)

Igualmente, la varianza genética en la segunda generación será:

$$\sigma_{G2}^2 = (1-1/2N)\sigma_{G1}^2 = (1-1/2N)^2\sigma_G^2$$

y, en la generación t :

$$\sigma_{Gt}^2 = (1-1/2N)^t\sigma_G^2$$

Así, pues, la respuesta obtenida al pasar de la generación j a la $j+1$ será:

$$R_{(j, j+1)} = i\sigma_G^2(1-1/2N)^j/\sigma$$

y la respuesta total esperada en la generación t será la suma de las respuestas obtenidas en cada una de las t generaciones previas:

$$R_t = \sum_{m=0}^{t-1} i\sigma_G^2(1-1/2N)^m/\sigma = (i\sigma_G^2/\sigma) \sum_{m=0}^{t-1} (1-1/2N)^m$$

El sumatorio es el correspondiente a los t primeros términos de una progresión geométrica de razón $(1-1/2N)$, por tanto:

$$R_t = (2Ni\sigma_G^2/\sigma)(1-(1-1/2N)^t) = (2Ni\sigma_G^2/\sigma)(1-e^{-t/2N})$$

aproximación válida para valores de N relativamente grandes.

Dado que en la distribución normal se cumple la relación $i = z/p$, siendo z la ordenada de la función de densidad normal correspondiente a la distribución fenotípica tipificada del carácter

en el punto de truncamiento y p la proporción seleccionada correspondiente, tenemos que: $N_i = Tz$, luego:

$$R_t = (2Tz \sigma_G^2 / \sigma) (1 - e^{-t/2Tp}) \quad (2')$$

Anulando la derivada de esta expresión con respecto a p se obtiene la ecuación que da los valores de p que hacen máxima la respuesta esperada, los cuales resultan ser función únicamente de t/T . Tal función se da gráficamente en el artículo de Robertson (1970) y la ecuación correspondiente puede encontrarse en Jódar y López-Fanjul (1977):

$$2x = (2x + zt/Tp^2) e^{-t/T2p} \quad (3)$$

donde x es la abscisa de la curva normal tipificada en el punto de truncamiento correspondiente a z .

Esta teoría ha sido sometida a contraste experimental por Frankham (1977) utilizando datos procedentes de un experimento anterior (Frankham, Jones y Barker, 1968) realizado con Drosophila melanogaster. En aquel experimento se seleccionaron durante 50 generaciones distintos tipos de líneas, desigualmente repetidos, para aumentar el número de quetas abdominales. Dichos tipos se caracterizaban por distintos valores de T y p : $T_1=400$, ($p_1=0,1$; $p_2=0,2$); $T_2=200$, ($p_1=0,1$; $p_2=0,2$; $p_3=0,4$); $T_3=100$, ($p_2=0,2$; $p_3=0,4$).

En cada una de las generaciones 12, 25, 35 y 50 se comparó la ordenación en magnitud de las respuestas alcanzadas por los diferentes tipos de líneas seleccionadas con un mismo valor de t/T y distinto valor de p , con la predicción teórica extraída de la ecuación (2). Se encontró un buen ajuste para valores de t/T inferiores a 0,2, obteniéndose respuestas mayores en aquellas líneas en las que la proporción seleccionada era más próxima al valor de op-

timización indicado por la teoría. Sin embargo para valores grandes de t/T las proporciones que llevan consigo mayor respuesta manifiestan cierta tendencia a ser superiores a las esperadas.

Al discutir las causas de este comportamiento, el autor señala los considerables indicios de existencia de genes de efecto grande con respecto al carácter seleccionado que presentaba una proporción sustancial de las líneas (letales a frecuencia alta, elevada varianza genética y un importante efecto de relajación). En ciertas condiciones se espera que la presencia de esos genes aumente el valor óptimo de la proporción seleccionada, fundamentalmente si se trata de recesivos con baja frecuencia inicial. Por otra parte, según Robertson (1961), la selección artificial afecta al número de individuos contribuidos por familia al grupo seleccionado aumentando la varianza de la aportación y reduciendo, por tanto, el censo efectivo, tanto más cuanto mayor sea la intensidad de selección impuesta para una heredabilidad dada. Tal efecto ha sido detectado por Jones (1969 a,b), quien en un experimento de selección realizado con D. melanogaster estimó censos efectivos a través de las genealogías de líneas seleccionadas en las mismas condiciones y éstos resultaron ser menores en aquéllas en que se obtuvo mayor respuesta. No obstante, debe tenerse en cuenta que la reducción del tamaño efectivo a que alude Robertson refiere, en principio, a los alelos neutros, sin efecto sobre el carácter. Sin embargo si existen en la población base genes de efecto pequeño y otros de efecto mayor, aquellos se comportarán de hecho como neutros a corto plazo, sufriendo así esta reducción del censo efectivo. Considerando que en esa población los genes de efecto pequeño serán fundamentalmente los responsables de la respuesta a largo plazo, las proporciones que optimizan la respuesta en ese periodo tenderán de nuevo a ser mayores que las teóricas.

El hecho de que, debido a diferencias en fertilidad de los padres, el censo efectivo sea inferior al número real de progenitores, podría también conducir a proporciones óptimas mayores que las predichas. En un intento de rectificar este sesgo se utilizó la corrección de Crow y Morton (1955), consistente en multiplicar por 0,7 el número de padres. No es posible determinar la exactitud de este retoque, de modo que es igualmente posible que haya resultado insuficiente o que, por el contrario, habiendo sido excesivo haya enmascarado el desajuste que por otras causas como las ya citadas, se hubiera producido en el mismo sentido.

En lo que refiere a los genes letales mencionados por Frankham se producirá además un conflicto entre la selección natural y la artificial, de tal manera que la mayor parte de la intensidad de selección artificial aplicada se invertirá en lo sucesivo en mantener el letal, reduciéndose, por tanto la intensidad efectiva sobre el resto del genoma (Madalena y Robertson, 1975). Se ha constatado en múltiples experimentos que la aparición de este tipo de genes es un fenómeno corriente al seleccionar líneas de D. melanogaster para distintos sistemas de quetas (Yoo, 1980 a,b; Gallego, García-Dorado y López-Fanjul, 1982; García-Dorado y López-Fanjul, 1983) y parece bastante probable que en muchos de los casos se trate de mutaciones nuevas, aparecidas durante la selección o, al menos, de genes cuyo efecto ha cambiado a lo largo del proceso a causa de la modificación del fondo genético de la línea. Estos genes provocan, pues, una serie de problemas, además de los provenientes de la magnitud de su efecto, que afectarán en distintos modos al ajuste de las observaciones a las predicciones teóricas.

Ruano, Orozco y López-Fanjul (1975) realizaron otra comproba

ción experimental de la teoría anteriormente expuesta utilizando el carácter puesta de hembras vírgenes en Tribolium castaneum, seleccionando con cinco proporciones distintas (0,05; 0,10; 0,20; 0,33; 0,50) y un mismo número total ($T=200$) de individuos evaluados por generación. Este experimento se repitió dos veces. Los resultados presentan un ajuste cualitativo aceptable con la clasificación predecible de las líneas hasta el final del experimento ($t/T = 0,16$), si bien en las últimas generaciones las respuestas de las líneas seleccionadas con proporciones comprendidas entre 0,05 y 0,33 no fueron significativamente diferentes. Hay que tener en cuenta que en este experimento sólo se seleccionaban las hembras, lo cual reduce a la mitad tanto la intensidad de selección como las diferencias en respuesta esperadas entre los distintos tipos de línea dificultándose, por ello, su detección.

Al tratarse en este caso de selección individual fue posible conocer las genealogías y estimar censos efectivos, no pudiendo detectarse una reducción de éstos atribuible al mecanismo expuesto por Robertson (1961) que, según Frankham, podría ser responsable del desajuste con la teoría que presentaban los resultados que él analizaba.

Tampoco se apreciaron señales de la existencia de genes de efecto grande aunque es cierto que éstas, en concreto el aumento de la varianza, podrían verse enmascaradas por el efecto de escala que presenta el carácter seleccionado.

En la teoría expuesta hasta aquí se considera que el cociente de sexos es la unidad tanto en la población evaluada como en el grupo seleccionado. Sin embargo ésta no es la única, ni siquiera la más frecuente situación en los programas de mejora, pues el coste

de evaluación del carácter y las propiedades biológicas de la especie, condicionan frecuentemente proporciones de sexos distintas de uno.

Jódar y López-Fanjul (1977), basándose en el modelo genético anterior, han considerado una situación más general que tiene en cuenta que en un programa de selección pueden venir impuestos por restricciones prácticas valores del cociente de sexos, en los individuos evaluados \underline{c} y seleccionados \underline{k} , distintos de la unidad.

Si en cada generación se evalúa un número constante M de machos y $F=cM$ de hembras, ($T=M+F$), y se seleccionan \underline{m} machos y $f=km$ hembras, las proporciones seleccionadas serán $p_m=m/M$ en machos y $p_f=f/F=k.p_m/c$ en hembras. El equivalente de la ecuación (2) para esta situación resulta de substituir allí el censo N del núcleo seleccionado por el censo efectivo $N_e = 4mf/(m+f)$.

Además hay que tener en cuenta que la intensidad de selección ejercida es ahora el promedio de la practicada en machos y hembras, dado que la mitad de los genes de cualquier individuo de la generación filial serán de origen paterno y la otra mitad materno. Por tanto:

$$\bar{i} = (z_m/p_m + z_f/p_f)/2$$

siendo z_m y z_f las ordenadas de la distribución tipificada del carácter, considerada normal, en el punto de truncamiento para machos y hembras, respectivamente.

Introduciendo estas expresiones en (2) tenemos que:

$$R_t = U V (1 - e^{-tW/T}) \quad (4)$$

Donde

$$U = 4T \sigma_G^2 / \sigma$$

$$V = (c z_f + k z_m)/(1 + c)(1 + k)$$

$$W = (1 + c)(1 + k)/8 k p_m$$

Nótese que en la ecuación (4), dado que $p_f/p_m = k/c$ y puesto que p_f y p_m determinan z_f y z_m , la respuesta total al cabo de t generaciones sólo depende de cuatro variables independientes, tres de ellas convenientemente escogidas entre las anteriores, y la cuarta t/T , por ejemplo:

$$R_t = f(c, k, p_m, t/T)$$

Al anularse las derivadas parciales de (4) con respecto de las variables no impuestas al programa, del correspondiente sistema de ecuaciones se obtienen los valores de éstas que maximizan R_t , es decir, la respuesta total.

La solución general es que, si sólo t/T viene impuesto, la respuesta máxima se alcanza cuando c y k son la unidad ($p_m = p_f$), y viene dada por la ecuación (3). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Cockerham y Burrows (1980) en relación a la optimización del límite para caracteres con distribución desconocida, la cual se consigue haciendo los dos cocientes de sexos iguales a la unidad y, para cualquier distribución simétrica unimodal del carácter, seleccionando el mejor 50%, tal como Dempster (1955) y Robertson (1960) habían demostrado en el caso de la distribución normal.

En este experimento hemos centrado nuestro interés en el caso concreto en que al programa de selección se le impone el valor de t/T y el del cociente de sexos c entre los individuos evaluados. Al anular las derivadas parciales de la ecuación (4) con respecto a k y p_m se obtiene el sistema de ecuaciones

$$x_m + x_f = (x_m + x_f + 8 V W^2 t/T) e^{-Wt/T}$$

$$c = (z_m - x_m p_m) / (z_f - x_f p_f)$$

Donde x_m y x_f son las abscisas de la función de densidad normal tipificada correspondiente a las ordenadas z_m y z_f , respectivamente.

La solución de este sistema de ecuaciones permite obtener los valores de k y p_m , y por tanto de p_f , que llevan consigo una respuesta total máxima en t generaciones dados los valores impuestos de T y c . En el artículo de Jódar y López-Fanjul (1977) pueden encontrarse soluciones para diversos casos particulares, presentados en forma gráfica. Este tipo de situaciones tiene importancia práctica en mejora animal para muchos caracteres como, por ejemplo, el espesor de la capa de grasa en cerdos adultos que se evalúa en menos machos que hembras porque se sacrifica para su consumo una buena parte de los lechones de este sexo.

XX

El desarrollo teórico antes expuesto presupone ciertas simplificaciones y élllo hace que las conclusiones que de él se extraigan no sean necesariamente exactas aún cuando se aplicase a una situación ideal que se correspondiera con el modelo genético a partir del cual se ha elaborado la teoría. Además las situaciones biológicas reales, que son las que realmente interesan, podrán parecerse más o menos al modelo pero nunca corresponden a éste con exactitud. Por este motivo será necesario diseñar un experimento que se adecúe lo mejor posible al modelo para después interpretar los resultados que se obtengan teniendo en cuenta, tanto las insuficiencias

teóricas, como la distancia entre la situación real del experimento planteado y su idealización tal como se concibe en el modelo. A continuación detallamos las deficiencias de uno y otro tipo que habremos de considerar.

Por una parte la teoría supone que la única reducción de la varianza genética de una línea procede del cambio de las frecuencias génicas, debido a su censo finito, como si éste ocurriese independientemente en cada locus. Sin embargo, aún partiendo del supuesto de que los loci que controlan la variación genética del carácter se encuentren inicialmente en equilibrio en la fase gamética, la selección (Felsenstein, 1965; Bulmer 1971) unida al censo finito de la línea (Hill y Robertson, 1966, 1968; Hill, 1977; Sorensen y Hill 1982) genera cierto desequilibrio de ligamiento entre ellos que reduce σ_E^2 y, por tanto, la heredabilidad y la respuesta.

Además, como ya se ha dicho, se desprecia la reducción de la varianza fenotípica consecuencia de la disminución de su componente genético debido a las razones antes expresadas. Tal reducción podría tener importancia si la heredabilidad fuese alta y la varianza ambiental fuera constante, tal y como supone el modelo. En la práctica esto plantearía una disyuntiva entre escoger un carácter con heredabilidad baja, esperándose entonces respuestas pequeñas y diferencias difícilmente detectables entre las obtenidas en líneas seleccionadas con distintas intensidades, o bien trabajar con un carácter cuya heredabilidad fuese alta en la población base a sabiendas de que con ello empeoramos las posibles consecuencias de esta simplificación de la teoría.

Un aspecto a tener en cuenta es que el modelo cuyo valor se pretende verificar experimentalmente está basado en un desarrollo

determinista. Es decir, la respuesta dada por la ecuación (2) es un valor esperado que corresponde a la respuesta media en las infinitas líneas que, conceptualmente, podrían seleccionarse con las mismas características y, por tanto, la calidad del ajuste entre el valor obtenido y el esperado depende de la varianza de la respuesta en esa población conceptual de líneas de la que sólo disponemos de una muestra. El valor de tal varianza es predecible en las primeras generaciones de selección (Hill, 1977; López-Fanjul y Domínguez, 1982) pero no lo es en modo alguno a largo plazo, por lo que el único camino que queda es estimarlo experimentalmente.

En cuanto a la situación real, la variación genética del carácter originada por mutación durante el proceso de selección que no está considerada en el modelo, puede tener efectos no despreciables en la respuesta a la selección a largo plazo, según ha demostrado Hill (1982, a, b). De hecho, como ya se ha mencionado, existen indicios de que parte de los genes de efecto grande que aparecen con relativa frecuencia en líneas seleccionadas en laboratorio han podido surgir de esta manera (Yoo, 1980 a, b).

Otras desviaciones con respecto al modelo dependen más directamente del carácter y organismo escogidos, siendo necesario en una comprobación experimental hacer la elección de modo que nos sitúe lo más cerca posible de los supuestos teóricos. Nosotros hemos elegido un carácter ampliamente utilizado en experimentos de selección: número total de quetas esternopleurales en D. melanogaster. Se trata de un carácter que no manifiesta una relación directa apreciable con eficacia biológica en poblaciones sin manipular y cuya variación genética es fundamentalmente aditiva y atribuible en su mayor parte a una decena de loci, aproximadamente, segregan-

do con frecuencias intermedias en equilibrio de fase gamética en la población inicial. Una revisión de estas propiedades del carácter puede encontrarse en López-Fanjul (1984).

Con toda la acción de la selección natural puede ser decisiva en lo que respecta al comportamiento de una línea seleccionada porque, aunque el carácter se considere inicialmente periférico, puede, en el curso de la selección, aparecer una relación indirecta entre éste y eficacia. Así ocurre, por ejemplo, en el caso citado de la aparición de letales con un efecto pleiotrópico sobre el carácter seleccionado.

En cuanto a la varianza ambiental de este carácter, se ha observado repetidamente que tiende a aumentar al hacerlo el coeficiente de consanguinidad (Mather, 1953; Reeve, 1960). En general este tipo de fenómeno se interpreta como el reflejo de la depresión consanguínea sufrida por la homeostasis de la característica en estudio (Lerner 1954), si bien Reeve especifica que dicho aumento de la varianza ambiental en este caso es un subproducto de la depresión general de la homeostasis del desarrollo, no debiéndose a una relación causal directa entre el número de quetas esternopleurales y la eficacia. Así, pues, se espera cierto aumento, no predecible en magnitud, de la varianza ambiental con el paso de las generaciones. Además el carácter presenta ciertos problemas de escala probablemente debidos a que los efectos de las distintas causas que controlan su variación no son completamente aditivos. Este factor representa una dificultad más o menos acusada en la mayoría de los caracteres que se utilizan habitualmente y produce, en nuestro caso, una dependencia entre la media y la varianza de las líneas que, no estando considerada en el modelo teórico, oscurece el significado

53 0033675

de los resultados obtenidos y, además, dificulta su tratamiento estadístico.

El número de loci implicados es suficientemente pequeño como para afectar la respuesta observable a largo plazo reduciéndola por debajo de la predecible en el modelo infinitesimal. Además hay que considerar que si bien, como ya se ha dicho, las frecuencias alélicas de estos loci son inicialmente independientes, existe cierto ligamiento entre ellos de tal modo que la supresión del sobrecruzamiento reduce la respuesta en el límite en un 25% de su valor con sobrecruzamiento, aproximadamente (McPhee y Robertson, 1970). De todos modos, éste es el único carácter acerca del cual se dispone de toda esta información, de modo que otros caracteres podrían llevarnos a situaciones igualmente desfavorables que, sin embargo, estaríamos en peores condiciones de interpretar.

En cuanto al diseño del experimento el problema fundamental reside en que, al tratarse de selección masal, no puede conocerse exactamente la estructura genealógica de la población. A causa de diferencias en fecundidad de las hembras y, principalmente, en la capacidad sexual de los machos en el cortejo, la varianza de la contribución de gametos aportados por cada individuo a la generación siguiente es sensiblemente superior a la de la distribución binomial esperada en la población ideal. Como ya se ha dicho este fenómeno viene agravado por la propia selección artificial que contribuye también a aumentar tal varianza. Como consecuencia se produce una reducción en el censo efectivo de la línea cuya magnitud, aunque susceptible de aproximaciones (Robertson, 1961; Crow y Morton, 1955), es desconocida.

Todas estas consideraciones ponen de manifiesto la necesidad

de un comprobación experimental de la teoría encaminada a esclarecer si ésta puede o no tener aplicación en situaciones reales.

Presentaremos a continuación un trabajo específicamente diseñado para aportar una primera verificación en este sentido.

Este experimento consiste en la selección para aumento del número de quetas esternopleurales en Drosophila melanogaster en tres situaciones, caracterizadas cada una de ellas por un valor distinto del cociente de sexos en los individuos evaluados ($c = 1, 4, 10$). En cada una de estas tres situaciones se cuenta con dos tipos de líneas en los que se trata de optimizar la respuesta a la selección en dos momentos diferentes ($t = 10, 20$). El objetivo del trabajo es comprobar la validez de las predicciones extraídas del modelo teórico de Jódar y López-Fanjul (1977).

M A T E R I A L Y M E T O D O S

MATERIAL Y METODOS

MATERIAL BIOLOGICO

La especie utilizada fué el díptero Drosophila melanogaster. Se empleó la población Aula Dei capturada por la profesora M^a Dolores Ochando con un año de anterioridad (1980) en un manzanar de Aula Dei (Zaragoza), con un censo inicial de unos mil individuos y mantenida a continuación en caja de laboratorio con un censo que en ningún momento bajó de los mil individuos. Se seleccionó para aumento del número total de quetas esternopleurales en ambas placas.

El medio utilizado fué el habitual preparado mediante cocción de 12 g de agar natural, 100 g de levadura de panificación, 100 g de azúcar blanca, 5 g de sal y 5 g de ácido propiónico por litro de agua. La temperatura de mantenimiento era de 25 ± 1 °C. Las líneas de nuestro experimento se criaban en botellas de 250 cc e, inmediatamente antes de colocar en ellas los adultos, se ponían dos gotas de suspensión de levadura viva para estimular la puesta. A partir de la generación 13 la fertilidad en las líneas había disminuido considerablemente y, como consecuencia, la levadura viva adicionada resultaba más bien un contaminante del medio que una ayuda, por lo que se eliminó su adición en lo sucesivo.

Los padres de una determinada línea permanecieron en la botella correspondiente 45 horas en la generación cero y tres días y medio las demás generaciones. A continuación estos padres se trasladaban a un tubo de cristal de 2,8 cm de diámetro con 2 cm de altura de medio alimenticio. La descendencia nacida en estos tubos fue utilizada cuando el número de individuos emergidos no fue suficiente para cumplir lo establecido en el diseño del experimento. Dado que la puesta máxima se produce en los primeros días después del apareamiento, la densidad en ambos recipientes era más parecida de este modo que si se hubieran utilizado botellas en ambos casos.

DISEÑO EXPERIMENTAL

1. Estructura del experimento de selección

El experimento consta de seis tipos distintos de líneas seleccionadas (denominadas con letras de la A a la F), con seis líneas (repeticiones) por tipo (numeradas del 1 al 6) y un número total (T) de cien individuos de ambos sexos evaluados por generación y línea. Los seis tipos corresponden a tres valores diferentes del cociente sexual en la población evaluada ($c = 1, 4$ y 10) y, para cada uno de estos valores, dos proporciones seleccionadas diferentes, fijadas como aquéllas que hacen máxima la respuesta al cabo de t generaciones ($t = 10$ y 20) de acuerdo con la teoría de Jódar y López-Fanjul (1977). Las características de cada tipo de línea vienen expresadas en la tabla 1, siendo M y F el número de machos y hembras en la población evaluada, m y f en la fracción seleccionada y p_m y p_f la proporción seleccionada en machos y hembras, respectivamente.

Cualitativamente las predicciones relativas a la respuesta son:

t = 10

A > B C > D E > F

t = 20

B > A D > C F > E

t = 10 y t = 20

A > C > E B > D > F

Se partió de 150 hembras fecundadas tomadas al azar de la caja de población y colocadas en tubos individuales. Estos 150 tubos fueron distribuidos al azar en seis grupos de 25 (1, 2, 3, 4, 5, 6), constituyéndose a partir de cada grupo una repetición de cada uno de los seis tipos de línea (A, B, C, D, E, F) considerados en el diseño experimental. Cada repetición de un tipo se inició con un macho y una hembra virgen tomados de la descendencia de cada una de las 25 hembras del grupo de tubos correspondiente a esa repetición. Todos los individuos (25 machos y 25 hembras) destinados a formar parte de una misma repetición o línea se aparearon masalmente en una sola botella. La descendencia nacida en estas botellas constituyó la generación cero de selección.

2. Relajación de la selección

Con el fin de detectar la posible oposición de la selección natural a la artificial al final del experimento, en la generación 20 se relajó la selección en una duplicación de cada una de las líneas seleccionadas obtenida a partir de diez a 15 parejas tomadas al azar de la línea. La descendencia de estas parejas se traspasó, con alta densidad de adultos, a otras botellas y de la descendencia de cada una de éstas se tomaron al azar 15 parejas que se mantuviere

ron durante 48 horas en botellas nuevas, de modo que en estas últimas la densidad fuese semejante a la habitual en las líneas seleccionadas. De la progenie de estas últimas se evaluaron para el carácter seleccionado 25 hembras y 25 machos y las medias resultantes se compararon con las correspondientes líneas seleccionadas contemporáneas con objeto de apreciar si existía alguna tendencia en las medias de las líneas relajadas a retroceder en sentido contrario a la selección artificial, lo cual probaría la acción de la selección natural empujando la media del carácter hacia su valor original en la población base.

3. Variabilidad genética al final del experimento

Para determinar si al final del proceso continuaba habiendo variabilidad genética para el carácter seleccionado, en la generación 24 se practicó una generación de selección divergente en cada línea, con proporción seleccionada 7/50 en cada sexo y dirección. De la descendencia de cada línea se evaluaron 25 machos y 25 hembras. Para cada línea se calculó la diferencia entre las medias de las líneas seleccionadas para aumento y disminución del número de quetas esternopleurales.

Además en cada línea se calculó el coeficiente de regresión de la media sobre el tiempo en generaciones durante las cuatro últimas en que se practicó selección (19 a 22 inclusive).

4. Diseño relativo al estudio de la línea E₆

La respuesta anormalmente elevada obtenida en la línea E₆ a partir de la generación 11 motivó una serie de análisis destinados a intentar explicar este fenómeno.

4.1. Detección de letales

Para realizar este análisis se utilizó la cepa marcadora Cy, Srr/Xa de la manera indicada en la figura 1. Los cromosomas IICy y IIISrr de esta cepa son portadores de letales recesivos que poseen fenotipos distinguibles en heterocigosis asociados a sendas inversiones que inhiben el sobrecruzamiento. Xa es una translocación II, III letal en homocigosis y distinguible fenotípicamente en heterocigosis.

La prueba se realizó muestreando un total de 15 cromosomas II y 15 cromosomas III de un total de cinco machos seleccionados de la línea E₆ mediante cruzamiento de éstos por hembras de la cepa marcadora. Téngase en cuenta que en esta línea se seleccionaban tres machos y cuatro hembras por generación, por lo que el error de muestreo incurrido en la prueba de detección de letales debe ser pequeño en relación con el que se produce con el paso de una generación a la siguiente.

Cada descendiente de fenotipo Cy Srr del cruzamiento anterior posee un cromosoma II y otro III de E₆. Al retrocruzar cada uno de estos individuos con hembras de la cepa marcadora y escoger en la descendencia los individuos de fenotipo Cy Srr no Xa, habremos obtenido un conjunto de individuos con idéntica constitución genética en estos cromosomas. El apareamiento masal de los individuos

de este conjunto entre sí sólo producirá descendencia silvestre para cada uno de los dos marcadores si el correspondiente cromosoma de la línea puede presentarse en homocigosis, es decir, si no es letal. Los letales así encontrados quedan automáticamente equilibrados con el marcador correspondiente pudiendo conservarse de este modo indefinidamente.

La identidad de los letales detectados se analizó por el mismo procedimiento: cruzando dos a dos las cepas portadoras de letales y observando en la descendencia la aparición de individuos silvestres para el marcador correspondiente, lo cual indicaría que los letales presentes en los cromosomas de ambas cepas parentales eran distintos. En cada caso se observó la ausencia del fenotipo silvestre en 20 descendientes antes de concluir que ambos cromosomas compartían algún letal.

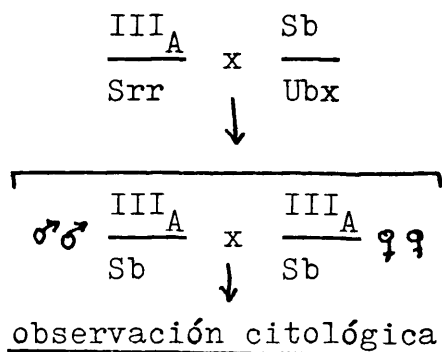
4.2. Análisis citológico

Se estudiaron los cromosomas politénicos de larvas de la línea mediante tinción de las glándulas salivares con orceína acetoláctica, cartografiándose las inversiones encontradas y calculándose las correspondientes frecuencias cromosómicas y fenotípicas.

La presencia de la inversión IIIRC en el cromosoma letal A muestreado en la línea E₆ se comprobó utilizando la cepa marcadora Sb/Ubx. Sb es un marcador fenotípico distinguible en heterocigosis, letal recesivo situado en el cromosoma III e incluido en una inversión que inhibe el sobrecruzamiento en todo el cromosoma.

Se cruzaron individuos de esta cepa marcadora con individuos de la cepa letal A y de la descendencia se escogieron y cruzaron entre sí los individuos portadores de Sb y del letal de la línea

conservado en la cepa (individuos III_A/Sb). Los descendientes de este último cruzamiento se estudiaron citológicamente en estadio de larva para determinar la presencia de la inversión III_ARC en el cromosoma con el letal A. Este análisis viene esquematizado a continuación:



Por otra parte, con el fin de determinar la proximidad entre el letal y la inversión, se cruzaron hembras III_A/Sb procedentes del primer cruzamiento del esquema anterior, con machos de la cepa letal A, (III_A/Srr). La recombinación en el cromosoma III de estas hembras entre el letal A y el marcador Sb produce un gameto letal A-Sb y otro gameto silvestre (además de los gametos no recombinantes). Los gametos silvestres producidos por este sistema representan $1/2$ de la fracción de recombinación C entre A y Sb sobre el número total de gametos producidos por las hembras. La mitad de estos gametos silvestres se unirán a gametos III_A paternos, originando individuos de fenotipo silvestre, los cuales no pueden producirse de otra manera. A su vez los gametos recombinantes A-Sb (que representan $(1/2)C$ del total de gametos maternos) sólo son viables al unirse a un gameto paterno Srr, lo cual sucede con probabilidad $1/2$. Es decir, sólo 3 de cada 4 gametos recombinantes son viables y uno de cada tres viables da lugar a un fenotipo silvestre que pone

de manifiesto que la recombinación ha ocurrido. La fracción de fenotipos silvestres es pues $(1/3)C$. Dado que, según Lindsley y Grell (1972), la inversión III^{RC} inhibe el sobrecruzamiento en todo el brazo derecho del cromosoma III, el valor práctico de C es la fracción de recombinación entre A y el brazo derecho del cromosoma III, por lo que la prueba descrita sólo permite distinguir si el letal A está en el brazo derecho, con lo cual se comportaría como si estuviese en la inversión.

4.3. Cálculo de efectos

El efecto sobre el carácter seleccionado de la asociación "letal A -Inversión III^{RC}" en machos de la línea, así como su frecuencia, se estudió evaluando 25 machos e identificando después la presencia o ausencia del letal en cada macho mediante la observación de la descendencia de un cruzamiento

$$\sigma \frac{III?}{III?} \times \frac{III^A}{Srr} \text{ (cepa letal) } \text{??}$$

La segregación fenotípica esperada es 1 Srr : 1 (+) si el macho no es portador del letal, y 2 Srr : 1(+) si el macho es heterocigoto para el letal. Para distinguir estas dos segregaciones se observan entre 30 y 150 individuos de la descendencia de cada uno de los 45 cruzamientos, hasta que la proporción de Srr fuese significativamente ($\alpha = 0,05$) mayor que $1/2$ y no significativamente distinta de $2/3$, o viceversa.

El efecto de la asociación letal-inversión en el carácter evaluado en machos se calculó como la diferencia entre las medias de los heterocigotos y los homocigotos silvestres.

MÉTODOS ESTADÍSTICOS

1. Estima de la heredabilidad en la población base

La heredabilidad del carácter seleccionado se estimó en la población base por regresión de la media de hijos sobre la media de padres, según el método de Hill (1970), que tiene en cuenta el hecho de que la precisión de la estima de un coeficiente de regresión lineal es directamente proporcional a la suma de cuadrados de la variable independiente. Por ello el método utiliza padres seleccionados en ambas direcciones y los apareamientos se llevan a cabo de forma discriminativa positiva (Reeve 1961), con objeto de aumentar esa suma de cuadrados.

En nuestro caso la proporción seleccionada fue 15/127 para cada sexo y dirección de selección, y de la descendencia de cada uno de los apareamientos se evaluaron cuatro machos y cuatro hembras, lo cual corresponde a un valor esperado del error típico del coeficiente de regresión del orden del 5% del valor de éste.

Del mismo modo se calculó la heredabilidad del carácter en la placa derecha, así como la repetibilidad considerando ambas placas.

2. Análisis de la respuesta a corto plazo

En relación con este apartado y el siguiente (3.) hay que tener en cuenta que la proporción de machos y hembras en los individuos evaluados depende del tipo de línea considerada. Como la media del carácter en las hembras es superior a la de los machos, la media ponderada se vería afectada de distinto modo por esta diferencia en los distintos tipos de línea. El promedio de la media en machos y hembras no presenta este problema pero el escaso número de machos evaluados que caracteriza a algunos tipos de línea aumenta en gran medida el error típico de este promedio. Por ambos motivos para la comparación de las respuesta de las líneas seleccionadas se utilizó únicamente la media del carácter en hembras, ya que de éstas se evalúan 50 o más por generación y repetición.

2.1. Efecto del muestreo inicial

Antes de abordar la comprobación de las predicciones teóricas relativas a la respuesta (apartado 3.), es necesario llevar a cabo un análisis que permita decidir si puede considerarse que las seis líneas de cada tipo son independientes de las otras treinta o si, por el contrario, las respuestas de las líneas de distinto tipo pero de la misma repetición presentan una relación entre sí por el hecho de provenir de un mismo muestreo inicial de 25 hembras de la población base.

Con este objeto se realizó un análisis de varianza factorial de efectos aleatorios en cada una de las generaciones que van de la cero a la cuatro, tomándose como factores principales "tipo de línea" y "repetición". En tal análisis la varianza debida al tipo de línea es atribuible a los distintos esquemas de selección utili

zados, y la varianza entre repeticiones al efecto del muestreo inicial puesto que, como ya se ha dicho, todas las líneas de una misma repetición proceden de una misma muestra de 25 hembras de la población base. La varianza de la interacción se debe a las diferencias entre líneas no explicables ni por efecto del tipo de línea (selección), ni del muestreo inicial (repeticiones), ni del error de muestreo en los individuos evaluados esa generación (varianza interna). Este componente de la varianza será, pues, debido a las causas ambientales de variación que afectan de un modo distinto a cada línea en una generación dada y, fundamentalmente, a la deriva genética que se acumula durante el proceso de selección.

Al utilizar sólo datos de hembras el diseño queda desequilibrado, pues el número de hembras por línea varía de 50 a 91. No obstante, como tal número es constante dentro de un mismo tipo de línea la situación puede analizarse por los métodos convencionales (Snedecor y Cochran, 1976, pg.477).

2.2. Heredabilidad realizada

El aumento observado de la varianza interna de las líneas durante el proceso de selección, aumento que desaparece en la escala logarítmica, así como el hecho de que los valores reales de la intensidad de selección, al menos durante las primeras generaciones, se ajustan mejor a los valores reales en la escala logarítmica que en la real (ver apartado correspondiente en resultados), pone de manifiesto la existencia de un efecto de escala para el carácter estudiado. Dicho efecto ya ha sido descrito por varios autores (Robertson 1966) y se manifiesta como una leve correlación entre la media y desviación típica de las líneas.

La distribución presenta una pequeña asimetría positiva.

La teoría de Hill (1972) acerca de heredabilidades realizadas y la estima de su error típico está desarrollada para una situación en que la distribución del carácter es normal y la varianza interna se mantiene constante durante el periodo de respuesta lineal. Con el fin de comprobar esta teoría evitando en lo posible las perturbaciones que pudiera originar el efecto de escala se utilizaron, en lo que refiere a este punto, los logaritmos decimales de los datos, transformación que ha probado corregir en gran medida ese efecto.

La heredabilidad realizada, bc , se calculó para cada línea como el coeficiente de regresión de la respuesta acumulada R sobre el diferencial de selección acumulado S . Ambas variables se calculan en cada generación como el promedio de sus valores en machos y hembras. A estos efectos se utilizaron los datos correspondientes a las cuatro primeras generaciones, periodo en que la respuesta fue lineal.

La varianza sin corregir de estas estimas de bc se calculó por el método clásico de regresión como:

$$U_{bc} = \frac{(\sum_{j=0}^3 r_j^2 - bc \sum_{j=0}^3 r_j s_j) / 2}{\sum_{j=0}^3 s_j^2}$$

donde el subíndice j refiere a la generación, y r_j , s_j representan los valores de R_j y S_j desviados de sus respectivos promedios.

Se calculó una estima global de bc , a la cual denominamos bg , para cada sistema. Para ello utilizamos en cada generación los

valores de R_j y de S_j promediados para repeticiones, a los cuales llamaremos \bar{R}_j y \bar{S}_j respectivamente.

$$bg = \frac{\sum_{j=0}^3 \bar{r}_j \bar{s}_j}{\sum_{j=0}^3 \bar{s}_j}$$

De nuevo \bar{r}_j , \bar{s}_j representan los valores de \bar{R}_j y \bar{S}_j desviados de sus respectivos promedios para las generaciones.

Se calculó también la varianza sin corregir de este coeficiente de regresión como:

$$U_{bg} = \frac{(\sum_{j=0}^3 \bar{r}_j - bg \sum_{j=0}^3 \bar{r}_j \bar{s}_j) / 2}{\sum_{j=0}^3 \bar{s}_j}$$

La varianza de deriva originada por generación σ_D^2 , se estimó para cada tipo de línea mediante una modificación de la ecuación de Hill (1974) que tiene en cuenta el hecho de que no sólo el número de individuos evaluados y la proporción seleccionada es distinta en ambos sexos, sino que también lo es la varianza del carácter, si bien esta diferencia está en parte corregida por el uso de la transformación logarítmica.

En el método de Hill si el diferencial de selección observado de los padres es \bar{y} el valor medio real de los hijos \bar{z} será

$$\bar{z} = h^2 \bar{y} + \epsilon$$

donde ϵ es una desviación debida al error residual en el ajuste

lineal postulado entre \bar{z} e \bar{y} o, lo que es lo mismo, entre el valor fenotípico medio de los padres y su valor mejorante medio \bar{A} .

En nuestro caso se seleccionan \underline{m} machos y \underline{f} hembras de los M y F evaluados respectivamente, siendo $p_m = m/M$ y $p_f = f/F$.

Por otra parte, $\bar{y} = (\bar{y}_m + \bar{y}_f)/2$, siendo \bar{y}_m e \bar{y}_f los diferenciales de selección medios en machos y hembras.

Así, pues, dado que \bar{y} y ϵ son independientes

$$V_{\bar{z}} = V(\bar{y} h^2) + V_{\epsilon} = h^4 V_{\bar{y}} + (1 - h^2)V_{\bar{A}}$$

$$V_{\bar{y}} = V((\bar{y}_m + \bar{y}_f)/2) = (V_{\bar{y}_m} + V_{\bar{y}_f})/4$$

siendo $V_{\bar{y}_m}$ la varianza de la media de los \underline{m} estadísticos de orden superior de una muestra de tamaño M procedente de una población con varianza V_m , pudiendo calcularse como:

$$V_{\bar{y}_m} = K_{p_m} V_m / m$$

igualmente,

$$V_{\bar{y}_f} = K_{p_f} V_f / f$$

donde V_f y V_m son las varianzas del caracter en machos y hembras respectivamente, y K_{p_m} y K_{p_f} son los factores de proporcionalidad dependientes de la proporción seleccionada dados por Shaeffer et al. (1970). Luego,

$$V_{\bar{y}} = (V_m K_{p_m} f + V_f K_{p_f} m) / 4 m f$$

Por otra parte

$$V_{\bar{A}} = V(\bar{A}_m + \bar{A}_f)/2$$

donde \bar{A}_m y \bar{A}_f son los valores mejorantes medios en machos y hembras.

Como el modelo supone que la varianza aditiva del grupo seleccionado no se reduce tenemos que:

$$V_{\bar{A}} = (V_{A_m}/m + V_{A_f}/f) / 4 = (V_{A_m}f + V_{A_f}m) / 4mf$$

donde V_{A_m} y V_{A_f} son las varianzas aditivas del caracter en machos y hembras respectivamente.

Así pues :

$$V_{\bar{Z}} = h^2(h^2(V_m K_{p_m} f + V_f K_{p_f} m) + (1-h^2)(V_{f,m} + v_{m,f})) / 4fm$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = V_{\bar{Z}} = h^2 (V_m f(h^2 K_{p_m} + 1 - h^2) - V_f m(h^2 K_{p_f} + 1 - h^2)) / 4mf$$

que es la expresión que hemos utilizado, tomando b_g como estima de h^2 ; V_m y V_f se han calculado para cada tipo de línea por separado como la media de cuadrados dentro de líneas (repeticiones) y se ha promediado para las cuatro generaciones incluidas en el análisis.

La varianza de bc en cada sistema se calculó también por el método de Hill (1972) para corregir el efecto de la autocorrelación de las medias de una misma línea:

$$V_{bc} = U_{bc} + \frac{2(3t + 4)}{5 \bar{S} (t + 1)(t + 2)} \hat{\sigma}_D^2$$

siendo $t=3$ (número de generaciones de selección estudiadas) y \bar{S} el diferencial de selección acumulado promediado para esas generaciones.

Con cada repetición se calculó una estima de la varianza ambiental entre líneas V_e según el método de Hill (1972), por el cual:

$$V_e = Ubc \sum_{j=0}^3 s_j^2 - \frac{(t-3)}{15} \hat{\sigma}_D^2$$

También se obtuvo en cada repetición una estima de la varianza entre líneas debida a causas ambientales que afectan de igual modo a todos los individuos de una misma línea y generación, o varianza del ambiente común V_c . Para ello se utilizó la formula de Hill (1972) modificada para tener en cuenta las diferencias en varianza y en número de individuos evaluados entre sexos. Para ello se substituye en la fórmula el término σ^2/M por $(V_m^F - V_f^M)/4MF$ quedando :

$$V_c = V_e - ((1-bg)(V_f^M - V_m^F)) / 4MF$$

Se obtuvo también una predicción (V_{bg}) de la variabilidad de bg según Hill (1972), corregida para la autocorrelación entre las medias de las seis repeticiones de un mismo tipo de línea en distintas generaciones. Dicha autocorrelación se debe a que, en cada generación, la varianza de las medias de seis repeticiones será mayor que la esperable por error del muestreo de M machos y F hembras. Ello se debe a la deriva, siendo el efecto de ésta sobre las medias de seis repeticiones un sexto de la varianza de deriva entre repeticiones. Por este motivo:

$$V_{bg} = U_{bg} + \frac{2(3t + 4)}{5 \bar{S}^2 (t + 1)(t + 2)} \cdot \frac{\hat{\sigma}_D^2}{6}$$

donde \bar{S} es el diferencial de selección acumulado promediado para generaciones y para repeticiones en cada tipo de línea.

Por último, para cada tipo de línea se calculó una estima promedio de bc a partir de los valores de las repeticiones.

La ponderación de los coeficientes de regresión por las sumas de cuadrados corregidos de la variable independiente se utiliza para combinar del modo más eficiente la información procedente de distintas muestras de una única población en lo que refiere a su coeficiente de regresión. En nuestro caso, para cada tipo de línea, las muestras son las seis repeticiones correspondientes. En cada línea el valor de bc calculado es una estima que, a causa de la autocorrelación entre medias dentro de líneas inducida por la deriva genética, es específica de esa línea. Lo que nos interesa es calcular el valor esperado de bc en una línea y, como la importancia de todas las estimas de bc obtenidas en las distintas líneas es la misma, no atribuimos mayor peso a aquellas estimas con menor error típico (con mayor suma de cuadrados de la variable independiente S) sino que promediamos sin ponderar las seis estimas de bc correspondientes a nuestras seis repeticiones.

Así mismo se calculó una estima empírica de la varianza de bc para cada tipo de línea con los seis valores de bc obtenidos en sus seis repeticiones.

Todos estos cálculos se realizaron también en la escala real y los relativos a las correcciones de las varianzas de las estimas de bc y bg en ambas escalas se repitieron utilizando los valores de V_m y V_f de la generación cero.

2.3. Variabilidad de la respuesta

En todo programa de selección no sólo interesa la predicción y optimización de la respuesta sino que, con objeto de dar a tal predicción un sentido práctico, es necesario acompañarla de una estima de su error típico.

La predicción de la variabilidad de la respuesta sólo es posible a corto plazo, durante el periodo de respuesta lineal. En principio este problema puede abordarse de dos modos:

Por una parte pueden utilizarse las fórmulas de Hill para calcular la varianza entre líneas que se genera por efecto de la deriva. Estas formulas, dadas ya en el apartado referente a heredabilidades realizadas, tienen en cuenta que se trata de líneas seleccionadas por lo que, al actuar junto a la deriva una fuerza selectiva sistemática, se espera una varianza de las medias de las líneas inferior a la que se produciría si no estuviéramos seleccionando. No obstante el mismo Hill ha indicado que estas fórmulas están desarrolladas ignorando el desequilibrio de ligamiento que surgirá a lo largo del proceso de selección y que tal desequilibrio actuará aumentando la varianza entre medias pudiendo, en líneas de censo bajo, llegar a compensar el efecto de la selección sobre la varianza de deriva. Así, ignorar el hecho de que se trata de líneas seleccionadas, puede conducir a la obtención de una estima más realista de la varianza genética entre líneas. Con el fin de determinar cuál de los dos sistemas de predicción de esta varianza genética es más eficaz elaboramos ambas predicciones.

El ruido producido en la variación observada entre líneas por el efecto de escala puede obviarse trabajando con el coeficiente

te de variación de las medias de las líneas, el cual fue comparado con los coeficientes de variación predichos por ambos sistemas.

Este procedimiento permite trabajar en la escala real en la cual siempre resulta mas inmediata la valoración práctica de los resultados.

a)
Para cada tipo de línea se calculó empíricamente el coeficiente de variación de las medias de las repeticiones en la escala real en cada una de las cuatro generaciones correspondientes al periodo de respuesta lineal, utilizando la media aritmética de las medias de ambos sexos (x_m, x_f) como estima de la media \underline{x} de cada línea.

b)
Según el método propuesto por Hill (1974), el valor esperado de la varianza de las medias de las líneas en la generación t , $E_1(V_{xt})$, es debida al error con que se estima la media real de la línea en esa generación más la varianza debida a deriva σ_D^2 que se acumula cada generación (véase el apartado correspondiente a heredabilidades realizadas)

$$E_1(V_{xt}) = t \hat{\sigma}_D^2 + V_{(x_m+x_f)/2} = t \hat{\sigma}_D^2 + (V_m^F + V_f^M)/4MF$$

Como es sabido el valor esperado de la media de la línea en la generación t es:

$$E(x_t) = x_0 + t i \bar{bc} \sqrt{(V_f + V_m)/2}$$

Así, pues, puede calcularse el valor esperado del coeficiente de variación de x_t según este método como:

$$E_1(CV_{xt}) = \sqrt{E_1(V_{xt})/E_1(x_t)^2}$$

c) El coeficiente de variación de las medias de líneas se calculó también estimando la varianza genética entre líneas ignorando el efecto de la selección sobre la dispersión (Falconer, 1981); aunque se tuvo en cuenta la diferencia entre machos y hembras en cuanto a la media, varianza y número de individuos entre sexos. Designaremos a esta estima del coeficiente de variación $E_2(CV_{xt})$ y a la correspondiente estima de la varianza genética $E_2(V_{xt})$.

Consideremos en la generación t un locus bialélico autosómico aditivo con frecuencia qt en una línea y cuyo efecto medio de sustitución es a_f en hembras y a_m en machos. El valor genotípico medio de la línea \bar{G}_t es

$$\bar{G}_t = (a_m + a_f)(1 - 2qt)/2$$

La varianza genética entre líneas será

$$V(\bar{G}_t) = (a_m + a_f)^2 V_{(1-2qt)/2} = (a_m + a_f)^2 \sigma_{qt}^2$$

$$V(\bar{G}_t) = pq F_t (a_m + a_f)^2$$

siendo F_t el coeficiente de consanguinidad que, puesto que se utiliza para calcular σ_{qt}^2 , se calcula a partir del censo efectivo de deriva, es decir, ignorando la ausencia de autofecundación. Será:

$$F_t = N_e/2 + (1-1/2N_e)F_{t-1}, \text{ donde } F_0 = 0$$

Como la varianza genética inicial en machos y hembras es respectivamente

$$V_{Gom} = 2a_m^2 pq, \quad V_{Gof} = 2a_f^2 pq$$

entonces,

$$V(\bar{G}_t) = F_t (V_{Gom}/2 + V_{Gof}/2 + \sqrt{V_{Gom}V_{Gof}})$$

Este valor es prácticamente igual al que se hubiera obtenido simplemente aplicando la fórmula de Wright ($V_{\bar{G}_t} = 2 V_{Go} F_t$) utilizando la media aritmética de la varianza genética inicial de los dos sexos.

Como consecuencia:

$$E_2(V_{xt}) = V_{\bar{G}_t} + (V_m^F + V_f^M) / 4FM$$

$$E_2(CV_{xt}) = \sqrt{E_2(V_{xt}) / E(x_t)}$$

3. Comparación de las respuestas obtenidas en los distintos tipos de líneas (verificación de las predicciones)

Por los motivos expuesto al principio del apartado 2, en estas comparaciones se utilizó la media del carácter en hembras.

A causa de la pérdida de líneas que se produjo a lo largo del proceso y a la vista de los resultados del análisis factorial explicado en el apartado 2.1., las comparaciones de respuestas se llevaron a cabo mediante análisis de varianza jerárquicos, tanto en la generación diez como en la 20, en los cuales se consideraba el efecto de líneas o repeticiones jerarquizado al tipo de línea, de manera que la media de cuadrados correspondiente a estos últimos se compara con la media de cuadrados de repeticiones, en la cual vienen incluidos los efectos de muestreo inicial, el de deriva y ambiente específico de cada línea y el del error de muestreo en esa generación. Además, tanto en la generación $t=10$ como en la $t=20$ se estudió, en cada línea, mediante sendos análisis de regresión, la calidad del ajuste lineal entre las respuestas obtenidas R y esperadas $E(R)$. Las respuestas esperadas se calcularon según la formula de Robertson (1970) que da pie al desarrollo de Jódar y López-Fanjul (1977)

$$E(R) = 2 N_e \bar{i} V_A (1 - e^{-t/2N_e}) / \sigma$$

donde

$$N_e = \frac{4mf}{m+f}$$

siendo

\bar{i} el promedio de la intensidad de selección teórica en machos y hembras, σ^2 la estima de la varianza fenotípica del carác-

ter en las hembras de la población base, h^2 la estima de la heredabilidad en la población base, y $V_A = h^2 \sigma^2$

En realidad el valor de V_A/σ , al ser constante para todos los tipos de líneas, no afecta a las pruebas de significación realizadas para comprobar si el coeficiente de regresión es o no significativamente mayor que cero, que es el punto de interés.

Este análisis de regresión presenta problemas básicos porque debido a la deriva genética, la varianza de la respuesta en los distintos tipos de línea será distinta. En concreto, en un tipo de línea en que el censo efectivo sea mínimo se espera que la varianza debida a deriva sea máxima. Además, la misma deriva produce una dispersión de los valores de la respuesta obtenidos que no cabe esperar que siga una distribución normal. Por estos motivos, no cumpliéndose las suposiciones básicas del análisis de regresión, los resultados procedentes de tal análisis pierden fiabilidad en un grado indeterminado.

En esta situación lo ideal es encontrar una prueba libre de suposiciones acerca del tipo de distribución de la variable, que permita comparar la secuencia ordenada de las respuestas alcanzadas por las distintas líneas con el orden esperado a partir de las predicciones teóricas. Utilizamos el método de Jonckheere (Hollander y Wolfe, 1973) en que se prueba la hipótesis nula de igualdad de medias contra una hipótesis alternativa en la que se especifica una secuencia concreta de desigualdades. Las hipótesis correspondientes a las generaciones 10 y 20 son:

para $t=10$

$$H_0 \quad A = B = C = D = E = F$$

$$H_a \quad A \geq B \geq C \geq D \geq E \geq F \quad , \text{ donde al menos una desigualdad es estricta.}$$

para $t=20$

$$H_0 \quad B = A = D = C = F = E$$

$H_a \quad B \succcurlyeq A \succcurlyeq D \succcurlyeq C \succcurlyeq F \succcurlyeq E$, donde al menos una desigualdad es estricta.

El estadístico J de esta prueba resulta de sumar los estadísticos U de Mann-Whitney (Hollander y Wolfe, 1973) correspondientes a todas las comparaciones posibles entre tipos de líneas por parejas, con respecto a la hipótesis alternativa expresada. Este estadístico se distribuye de forma normal cuando el número total de observaciones es relativamente grande. Lo que en realidad se utiliza en el contraste es el estadístico J tipificado, llamado J^* :

$$J^* = \frac{J - ((N^2 - \sum_{j=1}^k n_j^2)/4)}{((N^2(2N-3) - \sum_{j=1}^k n_j(2n_j-3))/72)^{1/2}}$$

donde N es el número total de observaciones (líneas), y n_j es el número de observaciones en la muestra (tipo de línea) j .

Si la distribución de la media de las líneas no fuese simétrica las hipótesis anteriores se referirían a medianas en vez de a medias.

R E S U L T A D O S

RESULTADOS

1. PARAMETROS DE LA POBLACION BASE

En la tabla 2 se presentan las estimas de la media y la desviación típica del caracter en cada sexo en la población base, así como la estima, obtenida por regresión, de la heredabilidad, todas ellas en la escala real y en la logarítmica.

La heredabilidad del número de quetas en la placa esternopleural derecha resultó ser $0,43 \pm 0,06$ y la correlación del caracter considerando ambas placas $0,47 \pm 0,06$. Si la correlación genética entre el número de quetas en ambas placas fuera la unidad, la heredabilidad de la suma de quetas en los dos segmentos debería ser $0,58$, que coincide con el valor obtenido ($0,61 \pm 0,09$). Aceptando, pues, que dicha correlación genética entre ambas placas es uno, la coincidencia entre la heredabilidad en una placa y la repetibilidad en las dos indica la naturaleza aditiva de la variación genética del caracter analizado.

2. EVOLUCION DE LAS LINEAS

2.1. Evolución de las medias

El valor medio del caracter evaluado en las hembras de las líneas seleccionadas se representa frente al tiempo durante las 20 primeras generaciones, para los seis distintos tipos de línea, en las figuras que van de la 2 a la 7. Un resumen de estos datos aparece en la figura 8 en la que se representan los promedios globales por generación correspondientes a cada tipo de línea.

Se observa una respuesta clara en todas las líneas, aunque el comportamiento temporal de sus medias es bastante oscilante. Dicha respuesta es lineal hasta la generación tres, en la cual se había obtenido aproximadamente un tercio de la respuesta total como promedio. A partir de la generación cuatro la respuesta queda bastante reducida.

En estas gráficas, así como en la tabla 3, se aprecia como van perdiéndose líneas de los distintos tipos a lo largo del proceso. Las pérdidas empiezan a cobrar importancia a partir de la generación 10, especialmente en los grupos C y E que están representados por sólo dos líneas en la generación 15 de las que no sobrevive mas que una de cada tipo en la generación 20, lo cual afectará a la precisión correspondiente a la comprobación de las predicciones a largo plazo (generación 20). Además la única línea sobreviviente del tipo E en la generación 20, la E₆, presenta una respuesta anormalmente elevada a partir de la generación 11. El comportamiento de esta línea será específicamente estudiado en el apartado 4.

En la tabla 4 se presentan los coeficientes de regresión de la media sobre las generaciones desde la 19 a la 22 (última generación de selección). Ninguno de ellos es significativamente mayor de cero y 12 de los 16 valores son negativos. Es decir, en las últimas generaciones de selección no sólo no se obtiene respuesta apreciable sino que la media parece retroceder ligeramente hacia la de la población base. Esto podría deberse a algún efecto ambiental, al azar, o quizás al deterioro de la eficacia biológica de las líneas que conlleva un deterioro de la intensidad de selección artificial aplicable en estas generaciones.

2.2. Evolución de las varianzas

La varianza interna de cada tipo de línea se calculó, para cada sexo y generación, mediante análisis de varianza jerárquicos. La evolución de estas varianzas en hembras se presentan en las figuras 10 y 11 en las escalas real y logarítmica, respectivamente.

En la escala real se observa un aumento inicial de la varianza hasta la generación siete aproximadamente, en la cual se alcanzan valores del orden del doble del inicial, seguido de un estacionamiento hasta la 12 y, posteriormente, de un leve declive.

En escala logarítmica la varianza se mantiene constante, como promedio, durante las cinco primeras generaciones, produciéndose después un lento y continuo descenso hasta valores del orden de dos tercios del inicial.

La transformación logarítmica resulta, pues, eficaz en la eliminación del aumento de varianza que acompaña al de la media del carácter durante las primeras generaciones, obteniéndose así resultados acordes con lo esperado bajo el modelo infinitesimal.

2.3. Evolución de las intensidades de selección

En la tabla 5 se presentan las intensidades de selección medias observadas en cada tipo de línea, promediadas a lo largo de pe riodos de cinco generaciones, en la escala real y en la logarítmica. También se presentan los valores esperados de la intensidad \bar{i} corres pondiente a cada tipo de línea. Se observa que, inicialmente, las in tensidades calculadas en escala logarítmica se parecen más a las teóricas que las calculadas en escala real, siendo en general meno res las evaluadas en esta última escala. En ambos casos, la intensi dad disminuye con el paso de las generaciones, seguramente debido a la pérdida progresiva de la eficacia biológica de las líneas, ya que no siempre fue posible disponer del número de machos y de hem bras que se tenía previsto evaluar en cada una de ellas, aunque el número de machos y de hembras seleccionados por línea y generación fué siempre el proyectado en el diseño experimental (tabla 1). Este fenómeno viene ilustrado en las tablas 6 y 7. Se observa que nueve de las 32 líneas que sobreviven en la generación 10 habían presenta do problemas en este respecto a lo largo de su historia. De las 16 que sobreviven en la generación 20, siete habían presentado proble mas si bien, excepción hecha de la línea E₆, la mayoría de éstos se presentan a partir de la generación 17.

Sin duda estas pérdidas repercuten en la reducción experimen tada por la intensidad de selección aplicada que, al final del pro ceso, oscila entre el 4% y el 30% , si bien sólo alcanza valores su periores al 15% en los tipos de línea C y E que son los que tienen un censo efectivo menor y, por tanto, en los que es de esperar una reducción mayor de la eficacia biológica. Recordemos que es justamen te en estos casos en los que al final no sobrevive más que una repe tición de las seis iniciales.

3. RESPUESTA A CORTO PLAZO

3.1. Efecto del muestreo inicial

En la tabla 8 se presentan los resultados de los análisis de varianza factoriales llevados a cabo para cada una de las generaciones que van de la cero a la cuatro. Se puede observar que el efecto del "tipo de línea" es significativo ($\alpha = 0.05$) en las generaciones uno, dos y cuatro, mientras que el efecto de "repeticiones", es decir, la influencia del muestreo inicial en la respuesta a la selección, no resultó significativo en ningún caso. No se aprecian, pues, indicios de un posible efecto del muestreo inicial, al menos en la respuesta a corto plazo. Suponiendo que tal conclusión pudiera ampliarse al comportamiento a largo plazo, este resultado permitiría considerar en adelante las repeticiones como jerarquizadas al tipo de línea, lo cual haría posible ciertos tratamientos estadísticos de los datos a pesar del desequilibrio surgido en el diseño a causa de las pérdidas de líneas.

Las interacciones "tipo de línea-repetición", que representan el efecto de la deriva y de las causas ambientales que, en una generación, afectan del mismo modo a todos los individuos de una línea, son siempre altamente significativas ($\alpha = 0,01$).

3.2. Coeficiente de variación de la respuesta

En la figura 12 se presenta la evolución de los coeficientes de variación de las medias de las repeticiones pertenecientes a un mismo tipo de línea para cada uno de éstos durante el periodo de

respuesta lineal. Además se presentan los correspondientes valores esperados teniendo o no en cuenta el efecto de la selección sobre la dispersión de las medias originada por deriva: Se aprecia un ajuste aceptable para los tipos B, C, D y F. Da la impresión de que, según avanza el proceso, la estima que considera únicamente el efecto de deriva e ignora el de selección, nos proporciona una predicción algo mejor por ser más elevada. No obstante las diferencias entre las dos predicciones no son importantes dada la escasa calidad del ajuste con los valores observados, los cuales, por otra parte, no son muy precisos por estar basados en estimas de la varianza de la respuesta calculadas con sólo cinco grados de libertad.

3.3. Heredabilidad realizada

En la tabla 9 se presentan las 36 estimas de la heredabilidad realizada (\overline{bc}) correspondientes a las cuatro primeras generaciones de selección, así como sus seis medias \overline{bc} , una por cada tipo de línea, y sus correspondientes errores típicos calculados empíricamente, $ET(\overline{bc})$; También se presentan las estimas globales bg y sus errores típicos estimados como la raíz cuadrada de la estima de la varianza de bg corregida por el método de Hill (1972). Todas estas estimas han sido calculadas en la escala logarítmica. Los valores de \overline{bc} y bg en cada tipo de línea son prácticamente iguales. El promedio, $\overline{\overline{bc}}$, de los seis valores de \overline{bc} y el de los seis valores de bg (\overline{bg}) coinciden (0,53) y son muy parecidos a la estima de la heredabilidad en la escala logarítmica en la población base ($\hat{h}^2=0,54$). Esta semejanza es mayor que la que se aprecia en la escala real, en la cual se obtiene $\overline{\overline{bc}}=0,52$, $\overline{bg}=0,53$, $\hat{h}^2=0,61$.

Las varianzas corregidas (V_{bc}) y sin corregir (U_{bc}) de las 36

estimas de \underline{bc} se presentan en la tabla 10, así como sus promedios \overline{Vbc} y \overline{Ubc} y una estima empírica Vb para cada tipo de línea basada en los seis valores de \underline{bc} correspondientes a sus respectivas repeticiones. Tanto los valores de Vbc como los de Ubc presentan una alta variabilidad dentro de cada tipo de línea. Por su parte Vb está basada en sólo cinco grados de libertad. Con excepción de las líneas del tipo F, \overline{Vbc} , aunque algo más próxima que \overline{Ubc} al valor empírico Vb , es mayor que éste. Esto ocurre a pesar de que cabe esperar que los posibles efectos de escala hayan sido eliminados por el uso de la transformación logarítmica. El desconocimiento de la distribución de probabilidad de estos estimadores impide realizar pruebas de significación a este respecto.

En la tabla 11 se presentan los valores de Vbg calculados en las dos escalas. En ambos casos se repitieron los cálculos utilizando como estima de la varianza fenotípica del carácter la de la generación cero en vez de la estimada a partir del conjunto de los datos del periodo de respuesta lineal. Los valores calculados en escala logarítmica son algo menores que los correspondientes a la escala real. Además, en escala logarítmica, se reducen las diferencias entre las estimas de Vbg calculadas utilizando la varianza fenotípica promediada sobre las generaciones o la inicial. Esta reducción se debe a la eficacia de la transformación logarítmica en la eliminación del efecto de escala. Hill (1972) sugiere el uso de la varianza promediada sobre las generaciones con el fin de obtener una estima de la misma más precisa, en la suposición de que tal varianza permaneciera constante durante el periodo lineal. Al utilizar el logaritmo decimal del carácter nos encontramos más cerca de esta situación.

En la tabla 12 se presentan las 36 estimas de la varianza ambiental entre réplicas (V_e), la componente de ésta debida al ambiente común (V_c) y sus valores medios para cada tipo de línea en escala logarítmica. En esta tabla figuran también las estimas de la varianza de deriva (σ_D^2) originada por generación para cada tipo de línea. Se observa que son valores muy variables de magnitud relativamente pequeña, si bien hay que tener en cuenta que σ_D^2 es acumulativa, al menos durante el periodo de respuesta líneas.

4. COMPORTAMIENTO DE LA LINEA E₆

A partir de la generación 11, la línea E₆ presentó una respuesta superior a la esperada y a la del resto de las repeticiones del mismo tipo y, al cabo de algunas generaciones más, a la de cualquier otra línea. Esta respuesta se prolongó con oscilaciones hasta el final del experimento. Tal fenómeno vino acompañado por un aumento progresivo de la varianza del carácter la cual, si bien presentaba oscilaciones importantes en sus valores de una generación a la siguiente, llegó a cifras superiores a su valor en la generación 10 en más del 200%. También el coeficiente de variación aumentó, éste en un 50% aproximadamente.

Por todo ello se procedió a un análisis detallado de la línea cuyos resultados se exponen a continuación. Por una parte, en la generación 20, se detectó la presencia de un letal en el cromosoma III con frecuencia $1/2$ en los machos seleccionados. Por otra, el análisis citológico realizado en 23 larvas de esta línea reveló la existencia de tres inversiones:

1) 2L^c en el cromosoma II, (22D(2) - 34A), que incluye la 2L(26A(1) - 30(8)). Su frecuencia en la línea se estimó en $0,30 \pm 0,07$, y se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg, obteniéndose un valor de $\chi^2_{(1)} = 0,12$, tan bajo que en la situación de equilibrio al menos el 90% de las veces se espera obtener un valor de χ^2 mayor que aquél.

2) La inversión terminal 3R^c del cromosoma III (92D(2-3) - 100F(2)), que según Lindley y Grell (1972) inhibe el sobrecruzamiento en todo el brazo derecho. Esta inversión está a frecuencia

0,28 \pm 0,05 en la línea en la generación 27, presentándose siempre en heterocigosis.

3) La inversión 2R^C en el cromosoma II observada una sola vez (frecuencia = 1/46).

Mediante las pruebas realizadas a tal efecto y descritas en el apartado correspondiente de material y métodos, se demostró que el letal se comportaba, a efectos prácticos, como si estuviese incluido en la inversión 3R^C, es decir, estaba situado en el brazo derecho del cromosoma.

El efecto del complejo letal—inversión sobre el carácter evaluado se estimó en machos en la generación 32, en 1,25 \pm 0,74 quetas, no resultando significativamente mayor que cero. Por otra parte, si bien en la generación 22 la línea respondió sensiblemente a la relajación, 15 generaciones más tarde no respondía en absoluto al mismo estímulo. Simultáneamente se demostró mediante otra prueba de letales en el cromosoma III basada en 10 machos sin seleccionar de la línea, que el letal continuaba segregando a frecuencia elevada (0,45 \pm 0,05). Un letal con tal frecuencia debe necesariamente ser protegido por alguna fuerza. Esta fuerza, en la generación 22, debió ser la selección artificial sobre el complejo letal—inversión, el cual habría de tener entonces un efecto sobre el carácter. Después de esas 15 generaciones no puede pensarse en la misma explicación, pues en tal caso, al suspenderse la selección artificial la frecuencia del letal disminuiría, produciéndose una reducción en la media de la línea. Habremos de pensar, pues, que en este periodo la fuerza que mantiene el letal en la línea con tan alta frecuencia debe ser otra. Lo más inmediato es apelar a un sistema de letales equilibrados, posibilidad facilitada por la presencia de la inver-

sión que inhibe el sobrecruzamiento. En las pruebas realizadas en la generación 37, sin embargo, no aparece ningún letal mas que el ya conocido desde la primera prueba de letales. No obstante, existen indicios de que los cromosomas III que no llevan dicho letal podrían ser semiletal, puesto que los individuos homocigotos para el cromosoma no letal aparecen con frecuencia aproximadamente igual a la mitad de la esperada en el caso en que su eficacia biológica fuese igual a la del heterocigoto. Además, aunque este punto no ha sido cuantificado, estos homocigotos presentan también una fertilidad menor. De hecho, tras la prueba de letales, este cromosoma quedó equilibrado con el cromosoma letal de la cepa marcadora, de tal modo que tras más de cinco generaciones de cultivo masal su frecuencia era $0,537 \pm 0,006$ que, supuesta próxima a la frecuencia de equilibrio, corresponde a un coeficiente de selección de 0,86 en contra del homocigoto con respecto al heterocigoto. Puede, pues, hablarse de un cromosoma semiletal. Esta situación podría explicar simultaneamente la alta frecuencia del letal y la ausencia de respuesta a la relajación. Puesto que no se detectó efecto significativo del letal en las pruebas correspondientes, quizás sería necesario suponer que en esas 15 generaciones se acumularon cambios en el cromosoma no letal que no sólo produjeron una reducción de su eficacia biológica sino, también, un incremento positivo en su efecto sobre el carácter seleccionado, que neutralizara la ventaja del letal en este respecto.

5. COMPORTAMIENTO FINAL DE LAS LINEAS

5.1. Selección divergente

Los resultados correspondientes a la selección divergente se presentan en la tabla 13. Sólo se produce una respuesta apreciable a la selección divergente en las líneas de los tipos D y F, cuyo censo efectivo es relativamente elevado y en las que la selección no es muy intensa. La significación de este resultado no se comprueba línea a línea porque existen indicios de importantes causas de ambiente común generando diferencias entre medias. De hecho esta es, posiblemente, la única explicación de aquellos casos en los que se observa una importante respuesta negativa a la selección divergente, como por ejemplo en la línea C₄. Esta elevada varianza entre réplicas debida a causas ambientales, que podría hacernos concluir la existencia de una respuesta significativa a la selección divergente, puede ser un subproducto del aumento de la varianza ambiental en general. Este último, al menos en parte, puede considerarse producido indirectamente por la depresión consanguínea de la homeostasis del desarrollo en nuestras líneas.

Los resultados globales de la respuesta a la selección divergente se han contrastado mediante una prueba t para observaciones emparejadas que no resultó significativa ($\bar{D} = 1,02 \pm 0,65$ con 13 grados de libertad). Si bien la validez de una comprobación global de este tipo es cuestionable, puede hacerse notar que la proporción de líneas en que se observa una respuesta positiva a la selección divergente no es significativamente mayor que 1/2. Todo esto indica que, en términos generales, la variabilidad presente en las líneas

al final del proceso era despreciable, aunque quizás habría que excluir de esta afirmación a las líneas correspondientes a los tipos D y F.

5.2. Efecto de relajación

Las líneas seleccionadas hasta la generación 20 se sometieron a tres generaciones de relajación y, transcurridas éstas, se evaluaron para el carácter seleccionado. Las diferencias entre las medias de las líneas relajadas y las correspondientes líneas seleccionadas que se mantuvieron sincrónicamente con aquellas (generación 22) se presentan en la tabla 14. Sólo siete líneas de 15 respondieron a la relajación positivamente en modo apreciable. De ellas sólo la D₃ y la D₆ responderían a la selección divergente y son, por tanto, las únicas (junto con la E₆ en que no se había practicado selección divergente) en las que podemos documentar con entera consistencia la presencia de una variabilidad apreciable para el carácter seleccionado, en la cual se manifieste un antagonismo entre los intereses de la selección natural y la artificial. Por los motivos expuestos en el apartado anterior no realizamos pruebas de significación línea a línea. Aplicada una t para los datos emparejados correspondientes al conjunto de las líneas el efecto de relajación no resultó ser significativamente ($\alpha=0,05$) mayor que cero ($\bar{d} = 0,64 \pm 0,90$ con 13 grados de libertad, excluyendo la línea E₆).

De nuevo la proporción de líneas en que se produce una respuesta positiva a la relajación no resulta significativamente mayor que 0,5. Así pues no se manifiesta una tendencia global de las medias de las líneas a retroceder hacia su valor inicial en ausencia de selección artificial, aún considerando los casos en que parece

persistir variabilidad genética para el carácter según los indicios expuestos en el apartado anterior.

6. COMPROBACIÓN DE LAS PREDICCIONES DEL MODELO

6.1. Generación 10

En la tabla 15 se presenta el análisis de varianza jerárquico realizado en la generación 10. Se observa que el efecto del tipo de línea no es significativo. No obstante, la mayoría de las predicciones teóricas relativas a la respuesta se cumplen cualitativamente en lo que refiere al orden de magnitud de las medias de los distintos tipos de línea, de manera que sólo una de ellas ($E > C$) deja de cumplirse:

<u>Predicciones</u>			<u>Situación real</u>		
A > B	C > D	E > F	A > B	C > D	E > F
A > C > E			A > E > C		
B > D > F			B > D > F		

La significación estadística de este comportamiento puede ponerse de manifiesto mediante un análisis de regresión lineal de las respuestas obtenidas (figura 8) sobre las esperadas (figura 9) a partir de la ecuación de Robertson (1970). Este coeficiente de regresión es $b = 0,894 \pm 0,458$ (g.l. = 30) que, según la correspondiente prueba t , resultó ser significativamente mayor que cero, aunque el valor de t calculado está muy cerca del límite de significación, y no significativamente distinto de uno ($\alpha = 0,05$).

Debido a los problemas teóricos mencionados en el apartado de material y métodos, son más fiables los resultados de la prueba no paramétrica allí descrita relativa a la secuencia de las líneas ordenadas atendiendo a la respuesta alcanzada en la generación 10.

El valor obtenido del estadístico de Jonckheere es significativo a un nivel del 2,5%, lo que nos lleva a rechazar la hipótesis nula y concluir que la secuencia observada en la generación 10 se parece a la predicha más de lo esperable por azar.

6.2. Generación 20

Con respecto a las respuestas obtenidas en la generación 20, el análisis de varianza correspondiente se presenta en la tabla 15. Se han excluido de este análisis las líneas de los tipos C y E por contar sólo con una repetición cada uno. De nuevo el efecto del tipo de línea no es significativo pero las medias de los distintos tipos de línea cumplen todas las predicciones cualitativas que no incluyen al tipo E, a saber:

$$B > A \quad D > C$$

$$A > C$$

$$B > D > F$$

Téngase en cuenta una vez más, que la única línea del tipo E que sobrevive en la generación 20 es la E_6 la cual, en contra de todas las predicciones, presenta la mayor respuesta total observada en este experimento.

De nuevo la significación estadística de este ajuste a las predicciones cualitativas se pone de manifiesto al comprobarse que el coeficiente de regresión lineal de la respuesta obtenida en la generación 20 (figura 8) sobre la esperada (figura 9) es $b = 1,047 \pm 0,46$ (g.l. = 14) siendo, por tanto, significativamente mayor que cero, aunque de nuevo el valor obtenido esté muy próximo al límite de significación, y no significativamente distinto de uno ($\alpha = 0,05$).

De este análisis se ha excluido la línea E_6 y, por tanto, el tipo E.

La utilización de la regresión presenta aquí los mismos problemas que en la generación 10. Por este motivo se realizó también en la generación 20 la prueba no paramétrica ya mencionada, concluyéndose que, con un nivel de significación del 2,5%, puede afirmarse que la secuencia obtenida de líneas se parece a la predecible mas de lo esperable por azar. Es decir, existe una tendencia real de las medias de las líneas a ordenarse según las predicciones.

DISCUSSION

DISCUSION

Este experimento ha sido diseñado con el propósito de verificar la validez de la predicción de la respuesta a la selección artificial a medio (10 generaciones) y largo (20 generaciones) plazo con distintos cocientes de sexos en las poblaciones evaluada (c) y seleccionada (k) (Jódar y López-Fanjul, 1977).

Se ha encontrado un ajuste significativo aceptable entre los resultados obtenidos y las predicciones cualitativas referentes a la magnitud relativa de la respuesta de los distintos tipos de línea.

Tanto en la generación 10 como en la 20 pueden hacerse dos comparaciones de especial interés: 1) entre las respuestas alcanzadas por tipos de líneas que tienen el mismo valor de \underline{c} pero que han sido seleccionadas para optimizar la respuesta en momentos distintos ($t=10$ ó $t=20$); 2) entre las respuestas alcanzadas por los tipos de líneas en los que se intentaba optimizar la respuesta en un mismo plazo de tiempo pero con distintos valores de \underline{c} .

Es posible, además, una tercera comparación, que se refiere a la ordenación por magnitud de las respuestas obtenidas por el conjunto formado por todos los tipos de líneas en cada uno de esos dos momentos, pero ésta tiene un menor interés en nuestro experimento aunque, evidentemente, en ella vienen incluidas las dos primeras comparaciones a que nos hemos referido.

En la generación 10, haciendo excepción del tipo E, la secuencia general de medias globales coincide exactamente con la predicción

ción. En cuanto a la generación 20 no se produce tal concordancia pero, excluyendo la línea E_6 (y por tanto el tipo E), se cumplen todas las predicciones interesantes a priori. Hay no obstante que notar que el tipo C está representado en este momento por una sola repetición.

El ajuste encontrado es, pues, más satisfactorio que el obtenido en los experimentos realizados por Frankham (1977) y por Ruano, Orozco, y López-Fanjul (1975), orientados igualmente ambos a contrastar la validez de la teoría para el caso concreto en que los cocientes de sexos sean la unidad ($c=k=1$). Recuérdese que los últimos autores no consiguen probar que tal acuerdo, aun cuando fue observado, resultara significativo al final del experimento ($t/T = 0.16$). Por otra parte, los datos de Frankham indican discrepancias cualitativas importantes entre el orden esperado y el obtenido para valores de t/T mayores que 0,2.

El valor máximo de t/T en nuestro experimento es justamente 0,2 , pero en los casos en que el cociente de sexos es distinto de la unidad este valor se corresponde con un censo efectivo (N_e) menor que el de las líneas equivalentes del experimento de Frankham. Mayor sería aun esta diferencia entre los censos si aplicásemos la transformación que utilizó Frankham para corregir el posible efecto de la varianza real del tamaño familiar (Crow y Morton, 1955), consistente en multiplicar por 0,7 el censo efectivo esperado. Teniendo en cuenta que en los casos tratados por Frankham cada valor de t/T determina un valor de t/N_e , nuestro ajuste se produce en situaciones similares a aquellas en las que Frankham encontraba desajustes. No obstante hay que tener en cuenta que las discrepancias detectadas por este autor consisten principalmente en una tendencia a

que las intensidades de selección efectivamente óptimas para valores de t/T mayores que 0,2 , fueran mayores que las previstas por la teoría. Si ocurriese lo mismo en nuestro experimento ello llevaría consigo la aparición de discrepancias entre las observaciones y las predicciones formuladas para la generación 20, de tal manera que se incrementaría la magnitud de las diferencias cualitativas en que se centraba a priori nuestro interés ($B > A$, $D > C$, $F > E$, $A > C > E$, $B > D > F$), pudiendo alterarse la posición relativa de los distintos tipos de línea en la secuencia general. Este efecto parece apreciarse en los tipos A y B por una parte, y C y D por otra (figuras 8 y 9). En segundo lugar, la secuencia general observada de las medias de los distintos tipos de líneas ($B > D > A > F > C$) presentan dos alteraciones con respecto a la predicción ($B > A > D > C > F$) y, puesto que las intensidades de selección teóricas de las líneas D (1,45) son inferiores a las de las A (1,70), y las de las líneas E (1,30) a las de las F (1,70), los desajustes observados son del mismo signo que los mencionados por Frankham.

Para explicar este fenómeno, este autor apela a la existencia de genes mayores. En concreto la presencia de recesivos con baja frecuencia en la población base tendría un efecto de ese tipo. No obstante, excepción hecha de casos muy especiales como el de los letales, la literatura publicada no ofrece pruebas en este sentido.

* * *

Trataremos, a continuación, del efecto que distintos factores no considerados en el modelo han podido tener en la consecución de los resultados obtenidos. Como veremos, la acción de estos factores ha generado el suficiente ruido experimental como para impedir cual

quier intento de predicción cuantitativa, aún cuando no invalidan las predicciones cualitativas a que nos hemos referido anteriormente. Esta discusión se basa en la observación de una serie de hechos:

1) La varianza empírica (V_b) de la heredabilidad realizada ha sido mayor que su valor predicho, incluso después de corregir esa predicción (V_{bc}), tanto para el efecto de la autocorrelación entre las medias de una línea en distintas generaciones (Hill, 1972), como para el efecto de escala utilizando logaritmos (Tabla 10). Otra expresión del mismo fenómeno es la ligera tendencia de los coeficientes de variación de la respuesta a corto plazo a aumentar más rápidamente que cualquiera de las dos predicciones calculadas para ellos (figura 12). Estas dos observaciones son síntoma de una dispersión genética entre las líneas mayor que la predecible teóricamente.

2) La varianza interna de las líneas disminuye de un modo apreciable si se calcula en escala logarítmica, aunque en escala real no se aprecia tal fenómeno, enmascarado probablemente por la correlación positiva existente entre media y varianza.

3) La respuesta total obtenida es, en general, menor que la esperada según la ecuación de Robertson (figuras 8 y 9).

Una posible causa de estos hechos sería que el censo efectivo fuese en realidad inferior a su valor estimado a partir del número de padres y de madres seleccionados. Es sabido (Crow y Morton, 1955) que, en los cultivos masales de D. melanogaster, el censo efectivo se ve reducido por las diferencias en viabilidad y fertilidad entre individuos, las cuales producen un aumento de la varianza de la contribución de descendientes a la nueva generación. En nuestras líneas, que se reproducen masalmente, no se dispone de genealogías, por lo que es imposible valorar la magnitud de este fenómeno. Por

otra parte, la selección artificial contribuye también a aumentar la varianza de la aportación de descendientes (Robertson 1961), lo cual haría que el censo efectivo real fuese todavía menor aun cuando, otra vez, esa disminución no pueda ser evaluada. La exactitud de la corrección propuesta por Crow y Morton para calcular el censo efectivo de un cultivo masal no puede ser verificada en nuestro experimento con independencia de las predicciones que constituyen su objeto principal, y su utilización podría convertirse en una manipulación a posteriori e incluso conducir al enmascaramiento de otros fenómenos. En cualquier caso, esa postulada reducción del censo efectivo, aun cuando no fuera cuantificable, podría explicar tanto el aumento de la varianza entre líneas como su disminución dentro de líneas, recortando también la magnitud total de la respuesta esperable.

En segundo lugar, el desequilibrio de ligamiento que haya podido generarse por deriva y selección habrá contribuido a disminuir la magnitud de la varianza genética de las líneas y, por ello, la varianza fenotípica y la respuesta serán menores. Además, ese desequilibrio contribuirá igualmente a acentuar la divergencia genética entre líneas. A este respecto, el que McPhee y Robertson (1970) hayan observado una reducción de la respuesta del orden del 25% cuando se inhibe el sobrecruzamiento, sugiere que el desequilibrio de ligamiento puede llegar a limitar considerablemente la respuesta esperable.

En tercer lugar, si el número de genes que determinan la variabilidad genética del carácter es pequeño, la respuesta total podría verse reducida, como ocurrió en el experimento de Gallego y López-Fanjul (1983). Sin embargo, a diferencia de ese caso, nosotros

observamos una gran variabilidad entre líneas al final del experimento, lo cual pone de manifiesto que la probabilidad de fijación de los alelos favorables está bien por debajo de la unidad, es decir, que la importancia de la deriva frente a la fuerza selectiva sistemática es considerable. Esto ha de deberse en parte a que los censos efectivos son pequeños. En estas circunstancias es de esperar que el número de loci no sea el fundamental factor determinante de la respuesta total alcanzada que, de hecho, podría haber sido mucho mayor en una línea hipotética que hubiese utilizado toda la variación genética inicialmente presente en la población base.

Cada uno de los dos primeros factores expuestos, o distintas combinaciones de los tres podrían explicar los hechos citados. A su vez estos tres fenómenos no son independientes entre sí. Por ejemplo, el censo efectivo incide en el desequilibrio de ligamiento y en la importancia del número de loci implicados con respecto a la probabilidad de fijación del alelo favorable. No obstante, las diferencias entre los censos efectivos o las intensidades de selección teóricos de los distintos tipos de líneas son relativamente pequeñas, de tal modo que no es de esperar que sistemas en los que tanto las fuerzas de deriva como las de selección tienen magnitudes parecidas, manifiesten una sensibilidad muy diferente con respecto a las posibles causas de discrepancia citadas anteriormente. Así, por ejemplo, cabe pensar que los censos efectivos oscilan dentro de un rango tal que la importancia que el número de loci implicados tiene con respecto a la respuesta alcanzada por los distintos tipos de línea es similar en todos ellos, o bien que las reducciones en varianza debidas al desequilibrio de ligamiento son del mismo orden en los distintos tipos de línea, no provocando, por tanto, alteracioo

nes en la validez de las predicciones relativas a la ordenación de la secuencia general, aunque disminuyan la calidad de aquellas predicciones concretas que pudieran hacerse con respecto al comportamiento de una determinada línea.

* * *

Hay otras tres causa más que pueden, en principio, afectar la interpretación de nuestros resultados:

En primer lugar consideraremos el efecto de los cambios en la varianza fenotípica interna de la línea como factor que no ha sido tenido en cuenta en el desarrollo teórico, ya que, en nuestro caso, esta varianza fenotípica se reduce en escala logarítmica y aumenta en la real. Considerando que las formulas de predicción de la respuesta tienen en cuenta la reducción en varianza genética, el hecho de que no consideren la consiguiente disminución de la varianza fenotípica ha de conducir, si ésta última es apreciable, a subestimas de la heredabilidad utilizable en las distintas generaciones y, por tanto, proporcionará estimas de la respuesta sesgadas por defecto. Así, pues, en escala logarítmica esperaríamos obtener respuestas mayores que las predichas. Suponiendo que el efecto de escala afecte análogamente a la varianza fenotípica y genética, el aumento observado de la varianza fenotípica interna en escala real iría acompañado de un aumento proporcional de la varianza genotípica y, por tanto, la reducción de la heredabilidad sería la misma que en la escala logarítmica. En consecuencia, en la escala real la predicción habría de estar también sesgada por defecto. Por todo lo anterior, los cambios en varianza fenotípica no pueden explicar la reducida respuesta total observada. Por otra parte el propio uso de la esca

la real ha de estar ocultando en cierta medida esta reducción de la respuesta total.

En cuanto a la aparición de mutaciones durante el proceso, es posible que en un experimento de duración mayor contribuyeran a aumentar las diferencias en respuesta a largo plazo por encima de la predicción teórica, puesto que la tasa adicional de respuesta por generación que se obtiene de este tipo de variación, al igual que el límite de la respuesta si no se considera la mutación, depende del producto del censo efectivo por la intensidad de selección (Hill, 1982). No obstante, según el mismo autor, esa tasa de respuesta por generación no sólo es en sí muy pequeña, sino que únicamente se produce al cabo de muchas generaciones de selección. Más concretamente señala que, hasta pasadas unas 20 generaciones, la varianza debida a esta fuente no alcanza una magnitud que pueda proporcionar un aumento detectable de la respuesta por encima de la esperada sin mutación. Así, pues, no cabe pensar en la mutación como factor relevante en nuestro experimento de una manera general, aun cuando pudiera serlo en particular, como en el caso de la línea E₆.

Otra posible fuente de perturbaciones no considerada hasta ahora es la acción de la selección natural. Esta puede influir en nuestros resultados por dos caminos diferentes (Latter y Robertson, 1962).

a) A través de una oposición a los intereses de la selección artificial que se produce cuando existe una correlación negativa entre carácter y eficacia biológica en la población. Esta correlación puede ser debida a una relación causal directa entre el carácter y la eficacia o a alguna otra manifestación pleiotrópica indirecta. Tal oposición no parece haber tenido, en general, un papel determinante de

la respuesta alcanzada por las líneas, pues no se observa una tendencia consistente de sus medias a retornar hacia su valor inicial en aquéllas en las que parece persistir variabilidad genética para ello al final del experimento.

b) A través del deterioro en eficacia biológica que se produce en la línea por simple depresión consanguínea. A este respecto hay que tener en cuenta que las intensidades de selección elevadas, que requieren para su aplicación una alta fertilidad, conllevan censos efectivos pequeños que provocan a su vez aumentos importantes de la consanguinidad y, por tanto, deprimen aquella fertilidad. Es decir, a mayor fertilidad requerida más se reduce ésta. Por ello es posible que diferencias relativamente pequeñas en intensidad impliquen diferencias notables en las posibilidades de llevar a cabo con rigor el diseño experimental. Este fenómeno, ajeno en principio al modelo, a la teoría y al carácter, es un problema real que actúa diferencialmente en los distintos tipos de línea, de modo que a una mayor intensidad de selección en el diseño corresponde un mayor deterioro en el tiempo de la fertilidad y, por tanto, de la intensidad real ejercida y de la respuesta alcanzable a largo plazo.

En nuestro experimento se desecharon las líneas en las que persistentemente no se conseguían los individuos necesarios para cumplir con las condiciones impuestas en el diseño. Esto determinó que en aquellos tipos de línea en que la selección era más intensa y el censo efectivo más reducido sobrevivieran menos repeticiones al final del experimento. A pesar de esta selección entre líneas realizada a favor de las que mejor se ajustaban a las normas del diseño, se observa que, para cada valor de c, la reducción máxima de la intensidad se presentó en el tipo de línea en el que la in-

tensidad teórica es mayor. Esta circunstancia puede también haber contribuido a exagerar las correspondientes diferencias en respuesta a largo plazo entre esos tipos de línea.

Así, pues, pese al ajuste satisfactorio encontrado entre las fundamentales predicciones cualitativas a priori y las observaciones, existen motivos para sospechar que el deterioro de la eficacia biológica y, como consecuencia, el de la intensidad de selección, puede haber tenido un efecto diferencial en los distintos tipos de línea conducente a reducir la respuesta relativa a largo plazo de las líneas seleccionadas más intensamente. Este deterioro de la eficacia no será atribuible al cambio en la media del carácter sino, simplemente al nivel de consanguinidad alcanzado. En este sentido apuntan también las observaciones de Ruano, Orozco y López-Fanjul (1974) ; quienes trabajando también con un carácter periférico (Jódar y López-Fanjul, 1977) encuentran una reducción de la eficacia que depende de la consanguinidad y no de la respuesta alcanzada.

* * *

Discusión aparte merece el comportamiento de la línea E₆ que manifiesta una respuesta mucho mayor que cualquier otra línea cuando la predicción indicaba que debiera haber sido precisamente al reves. La presencia del complejo letal-inversión ha de estar relacionada con este fenómeno, pues sólo un efecto importante sobre el carácter en el sentido requerido por la selección puede explicar el aumento en frecuencia de una asociación de este tipo.

Respecto del origen de este complejo hemos de considerar que si hubiese estado presente en la línea, y su efecto en dosis sencii-

lla fuese grande desde un principio, habría sido detectado con anterioridad. Hemos de pensar, pues, que apareció poco antes de que se manifestasen en la línea los síntomas claros de su presencia (aumento rápido de la media y la varianza interna), lo cual ocurrió hacia la generación 10. Si este efecto se debe a algún cambio en el fondo genético de la línea provocado por selección o si se trata de una mutación, no ha podido ser determinado. Asimismo ignoramos si el efecto corresponde al letal o, mas probablemente, a algún otro gen que a causa de la inversión resulta inseparable de él. Otra cuestión distinta es si la inversión IIR^c pudiera proceder de la población base, pues está catalogada como cosmopolita común en poblaciones naturales. Por lo mismo cabe pensar que el contenido de la inversión puede ser muy distinto en diferentes cromosomas y que esa variabilidad hubiera podido reordenarse por recombinación si se hubieran encontrado varios portadores de la inversión en la muestra inicial. En definitiva, el hecho de que la inversión estuviese o no presente desde un principio, no afecta la probabilidad de que el letal y/o el gen con efecto hayan aparecido después. El papel de aquella pudiera limitarse a convertir en inseparables a éstos.

Otro fenómeno interesante es la posterior estabilización del complejo letal- inversión. Como se expuso en el capítulo de resultados correspondiente, nuestra hipótesis es la aparición de un cromosoma semiletal alternativo, posiblemente por acumulación de distintos genes deletéreos, y con un efecto sobre el carácter parecido al del complejo letal-inversión. Ambos cromosomas podrán formar un sistema equilibrado pues, a causa de la inversión, no hay posibilidad de recombinación entre ellos. De hecho, en la prueba de letales realizada en la generación 37, los cromosomas semiletales detecta-

dos quedaron de nuevo equilibrados con el cromosoma letal marcador, alcanzando una frecuencia de $0,537 \pm 0,006$ al cabo de más de cinco generaciones de cultivo masal, frecuencia que supuesta próxima a la de equilibrio corresponde a un coeficiente de selección en contra del homocigoto semiletal de 0,86 (frente a la del heterocigoto). Considerando que en las pruebas realizadas en la generación 32 no consigue detectarse un efecto significativo del letal sobre el carácter, pensamos que el cromosoma semiletal puede haberse seleccionado por tener un efecto semejante, de modo que la media de los escasos homocigotos semiletales fuese parecida a la de los heterocigotos. Esta suposición está en concordancia con la observación de que una vez que el complejo letal inversión manifestó su efecto en la línea (generación 10) aumentara aun de modo notable el valor máximo observado del carácter en cada una de las generaciones que van de la 10 a la 20 (48, 53, 60, 64, 57, 65, 65, 63, 63, 73, 70), manteniéndose en lo sucesivo con oscilaciones. Este aumento del umbral superior de la distribución del carácter ha de explicarse por otros cambios en el resto del genomio, probablemente relacionados con la formación del cromosoma semiletal. Esto podría deberse a la recombinación de variabilidad preexistente o a alguna(s) mutación(es). Este sistema podría aun tardar algunas generaciones en estabilizarse, pues en la generación 22 la línea manifiesta todavía respuesta a la relajación de la selección. Una vez estabilizado el sistema letal-semiletal podría explicarse la alta frecuencia observada para el letal en la generación 37 sin necesidad de acudir a la selección artificial, la cual ya no parece estar actuando pues, en tal caso, al suspenderse su acción habría de producirse algún efecto de relajación que no ha sido detectado. La existencia en una línea de tan re

ducido censo efectivo de la cantidad de variabilidad genética necesaria para que tengan lugar éstos procesos hace pensar en la posible presencia de algún elemento de inestabilidad genética en ella, si bien éste habría de operar en fragmentos concretos del genomio, pues no se detectaron anomalías morfológicas en los individuos de la línea.

* * *

Volviendo a los resultados generales, éstos parecen indicar que la teoría puede ser de valor práctico, si no en la predicción de la respuesta a largo plazo en casos concretos, si en la optimización de esquemas selectivos. A este respecto, la depresión consanguínea de la fertilidad y subsecuente reducción de la intensidad de selección practicable representa el principal factor perturbador en la ejecución del diseño, perturbación que es tanto mayor cuanto mayor sea la intensidad de selección pretendida.

En cuanto a las posibilidades de aplicación práctica son muchas las situaciones en que, por ser mayor el potencial reproductivo de los machos, la proporción requerida de éstos en la población seleccionada es menor que la de hembras. Este hecho, unido a los límites prácticos impuestos a los costes de evaluación y, en ocasiones, al posible beneficio económico obtenible por la comercialización de algunos individuos antes de la evaluación, condicionar directamente cocientes de sexos que pueden ser distintos de la unidad en la población evaluada. Así, por ejemplo, la comercialización de lechones en ganado porcino reportaría un beneficio, pero reduciría la proporción de machos que podrían ser evaluados para peso de adulto. En otras ocasiones el cociente de sexos c en la población eva-

luada puede venir determinado por la decisión de evaluar todas las hembras disponibles, pues estas son el factor limitante en la presión de selección practicable y en la multiplicación de la población. En tal caso pueden no quedar recursos suficientes para la evaluación de un número igual de machos. De todos modos los esquemas reales de selección dependen de multitud de factores y son frecuentemente más complejos que la situación tratada por la teoría que aquí hemos intentado verificar.

En lo que refiere al deterioro de la intensidad de selección en los programas reales de mejora, es de esperar que éste sea más grave que el detectado en nuestro experimento pues nosotros, no solo hemos trabajado con una especie caracterizada por una elevada fertilidad, sino que además hemos practicado cierta selección entre líneas para eliminar las que peor se ceñían al diseño. Por este motivo será necesario dar prioridad al mantenimiento de censos efectivos que garanticen que la presión de selección no se deteriore en el tiempo, aun a costa de aplicar intensidades de selección menores que las indicadas por la teoría.

De todos modos el ajuste encontrado para el caso particular tratado por nosotros apoya la validez global del modelo. Así, pues, éste puede aun servir de base para determinar las estrategias selectivas óptimas en casos en que se considere el censo efectivo como una de las restricciones prácticas prioritarias en el programa.

* * *

B I B L I O G R A F I A

BIBLIOGRAFIA

Bulmer, M.G. 1971.

The effect of selection on genetic variability.
The American Naturalist 105 : 201-210.

Cockerham, C. y Burrows, P. 1980.

Selection limits and strategies.
Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 77 (1):546-549.

Crow, J. F. y Morton, N. E. 1955.

Measurement of gene frequency drift in small populations.
Evolution 9:202-214.

Crow, J. F. y Kimura, M. 1970.

An Introduction to Population Genetics Theory.
Harper & Row, Publishers, New York.

Dempster, E. R. 1955.

Genetics models in relation to animal breeding problems.
Biometrics 11: 535-536.

Falconer, D.S. 1981.

Introduction to Quantitative Genetics.
Longman, London.

Felsestein, J. 1965.

The effect of linkage on directional selection.
Genetics 52(2): 349-363.

Fisher, R.A. 1918.

The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance.
Trans. Roy. Soc. Edinburg 52: 399-433.

Frankham, R., Jones, L.P. y Barker, J.S.F. 1968,a.

The effect of population size and selection intensity in selection for a quantitative character in Drosophila.

I. Short-term response to selection.

Gen. Res. Camb. 12: 237-248.

Frankham, R. 1977.

Optimum selection intensities in artificial selection programmes: an experimental evaluation.

Gen. Res. Camb. 30: 115-119.

Gallego, A., García-Dorado, A. y López-Fanjul, C. 1982.

A new allele (H^{st}) at the Hairless locus with an effect on strenopleural bristle number.

D.I.S. (Drosophila Information service) 58.

Gallego, A. y López-Fanjul, C. 1983.

The number of loci affecting a quantitative trait in Drosophila melanogaster revealed by artificial selection.

Gen. Res. Camb. 42:137-149.

García-Dorado, A. y López-Fanjul, C. 1983.

Acumulation of lethals in highly selected lines of Drosophila melanogaster.

Theor. Appl. Genet. 65: 221-223

Griffing, B. 1960.

Theoretical consequences of truncation selection based on the individual phenotype.

Aust. J. Biol. Sci. 13: 309-343.

Hill, W.G. y Robertson, A. 1966.

The effect of linkage on the limits to artificial selection.

Gen. Res. Camb. 8: 269-294.

- Hill, W.G. y Robertson, A. 1968.
Linkage disequilibrium in finite populations.
Theor. Appl. Genet. 38: 226-231.
- Hill, W.G. 1970.
Design of experiments to estimate the heritability by
regresion of offspring on selected parents.
Biometrics 62(3): 566-571.
- Hill, W.G. 1972.
Estimation of realised heritabilities from selection
experiments. II. Selection in one direction.
Biometrics 28:767-780.
- Hill, W.G. 1974.
Variability of response to selection in genetic experiments.
Biometrics 30: 363-366.
- Hill, W.G. 1977.
Variation in response to selection.
Proceedings of the International Conference on Quantitative
Genetics. Iowa State University Press. Ames, Iowa. 343-365.
- Hill, W.G. 1982,a.
Rates of change in quantitative traits from fixation of new
mutations.
Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 79: 142-145.
- Hill, W.G. 1982,b.
Prediction of response to artificial selection from new
mutations.
Gen. Res. Camb. 40(3): 255-278.
- Hollander, M. y Wolfe, D.A. 1973.
Nonparametric Statistical Methods.
John Wiley & Sons, New York.

Jódar, B. y López-Fanjul, C. 1977.

Optimum proportion selected with unequal sex numbers.
Theor. Appl. Genet. 50: 57-61.

Jones, L.P. 1969,a.

Effects of artificial selection on rates of inbreeding in
populations of Drosophila melanogaster. I. Effect in early
generations.
Aust. J. biol. Sci. 22:143-155.

Jones, L.P. 1969,b.

Effects of artificial selection on rates of inbreeding in
populations of Drosophila melanogaster. II. Effect of
previous selection on rates of inbreeding.
Aust. J. biol. Sci. 22:157-169.

Latter, B.D.H. y Robertson, A. 1962.

The effects of inbreeding and artificial selection on
reproductive fitness.
Gen. Res. Camb. 3:24-50.

Lerner, I.M. 1954.

Genetic Homeostasis.
Oliver & Boyd, London.

Lindsley, D.L. y Grell E.H. 1972.

Genetic Variations of Drosophila melanogaster
Carnegie Institution of Washington.

López-Fanjul, C. y Jódar, B. 1977.

The genetic properties of egg laying of virgin females of
Tribolium castaneum.
Heredity 39(2): 251-258.

López-Fanjul, C. y Dominguez, M.L. 1982.

Étude expérimentale de la variabilité de la response à la sélection chez Drosophila melanogaster.
Ann. Génét. Sél. anim. 14(2): 213-224.

López-Fanjul, C. 1984.

Las propiedades genéticas de los caracteres cuantitativos.
En el Centenario de Mendel; La Genética Ayer y Hoy:295-234.
Coordinado por Lacadena, J.R.
Alhambra, Madrid.

Madalena, F.E. y Robertson, A. 1975.

Population structure in artificial selection: Studies with Drosophila melanogaster.
Gen. Res. Camb. 24:113-126.

Mather, K. 1953.

The genetical structure of populations.
Simposia of the Society for Experimental Biology.
VII. Evolution: 66-95.

McPhee, C.P. y Robertson, A. 1970.

The effect of suppressing crossing-over in the response to selection in Drosophila melanogaster.
Gen. Res. Camb. 16: 1-16.

Reeve, E.C.R. 1960.

Some genetic tests on asymmetry of sternopleural chaeta number in Drosophila.
Gen. Res. Camb. 1:151-172.

Reeve, E.C.R. 1961.

A note on non-random mating in progeny tests.
Gen. Res. Camb. 2: 195-203.

Robertson, A. 1960.

A theory of limits in artificial selection.
Proc. Roy. Soc. Ser. B, London.153: 234-249.

Robertson, A. 1961.

Inbreeding in artificial selection programmes.
Gen. Res. Camb. 2:189-194.

Robertson, A. 1966.

Artificial selection in plants and animals.
Proc. Roy. Soc. Ser. B, 164:341-349.

Robertson, A. 1970.

Some optimum problems in individual selection.
Theor. Pop. Biol. 1(1): 120-127.

Ruano, R. Orozco, F. y López-Fanjul, C. 1975.

The effect of different selection intensities on selection
response in egg laying of Tribolium castaneum.
Gen. Res. Camb. 25: 17-27.

Snedecor, G.W. y Cochran, W.G. 1967.

Statistical Methods.
The Iowa State University press, Ames, Iowa, 6th. edition.

Sorensen, D. A. y Hill, W.G. 1982.

Effect of short-term directional selection on genetic
variability: Experiments with Drosophila melanogaster.
Heredity 48(1):27-33.

Yoo, B.H. 1980,a.

Long-term selection for a quantitative charater in large
replicate populations of Drosophila melanogaster.
II. Lethals and visible mutations with large effect.
Gen. Res. Camb. 35: 19-31.

Yoo, B.H. 1980,b.

Long-term selection for a quantitative character in large replicate populations of Drosophila melanogaster.

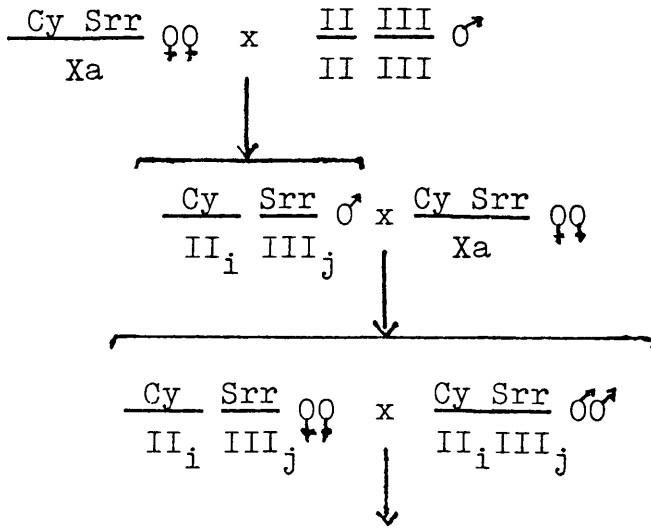
V. The inbreeding effect of selection.

Aust. J. biol. Sci. 33: 713-723.

FIGURAS

Figura 1

Esquema de cruzamiento para la detección de letales.



gametos maternos \ gametos paternos	Cy Srr	Cy III _j	II _i Srr	II _i III _j
Cy Srr	-	-	-	Cy Srr
Cy III _j	-	-	Cy Srr	Cy +
II _i Srr	-	Cy Srr	-	+ Srr
II _i III _j	Cy Srr	Cy +	+ Srr	+ +

Los fenotipos + Srr y los + + sólo aparecen si II_i no es letal.

Los fenotipos Cy + y los + + sólo aparecen si III_j no es letal.

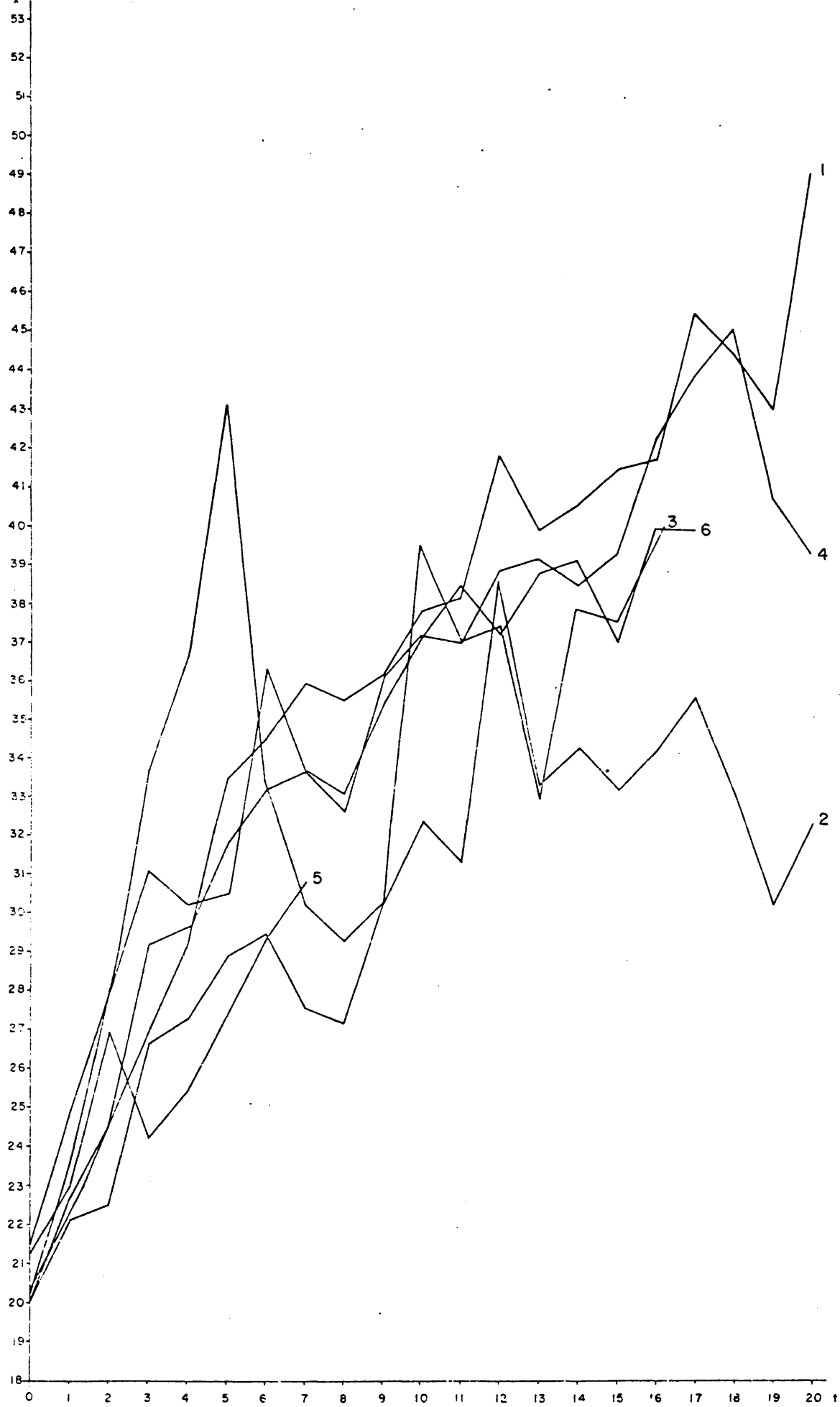


Fig. 2.- Número medio de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de las repeticiones del tipo A ($c=1$, $t=10$).

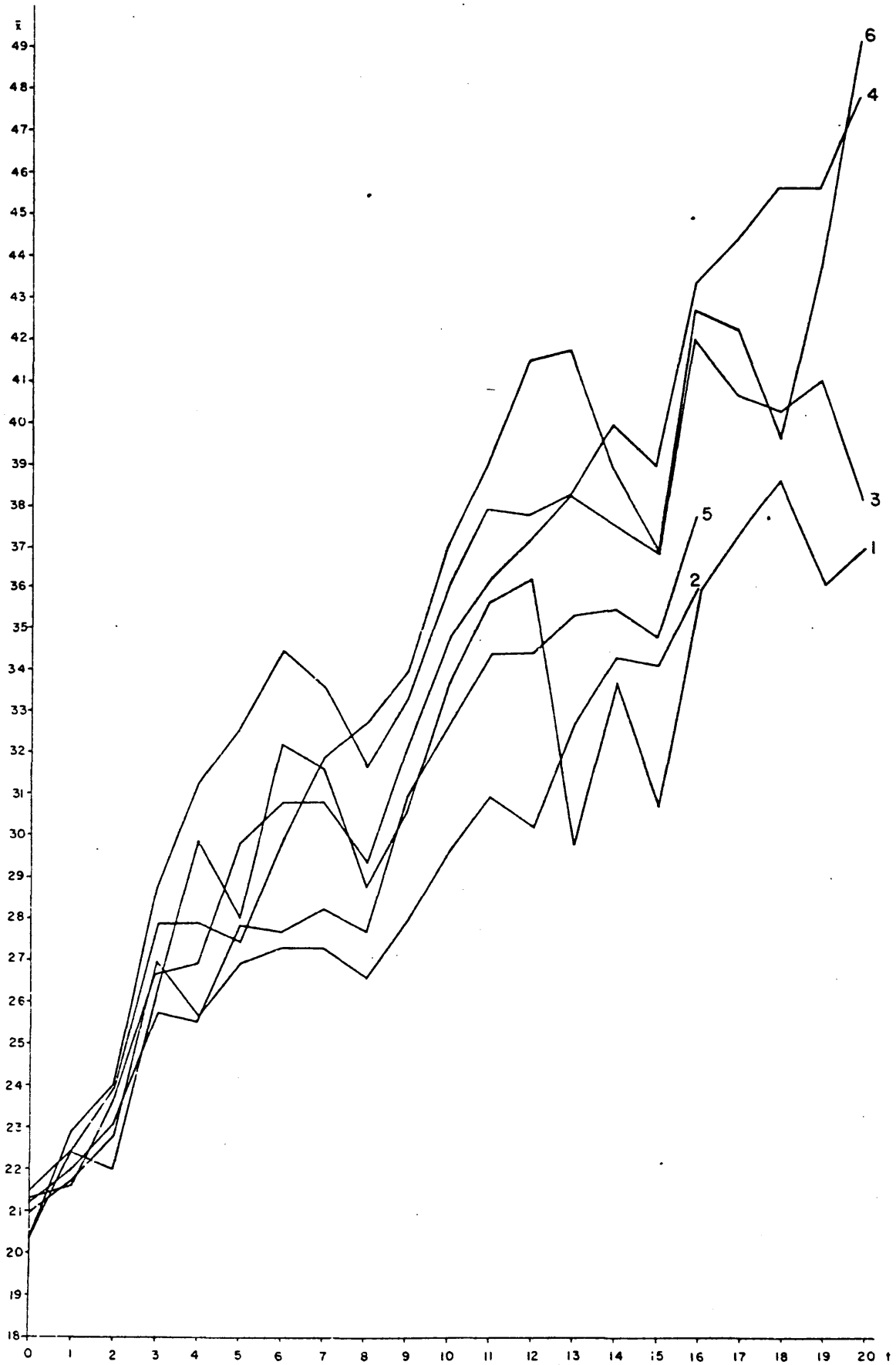


Fig. 3.- Número medio de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de las repeticiones del tipo B ($c=1$, $t=20$).

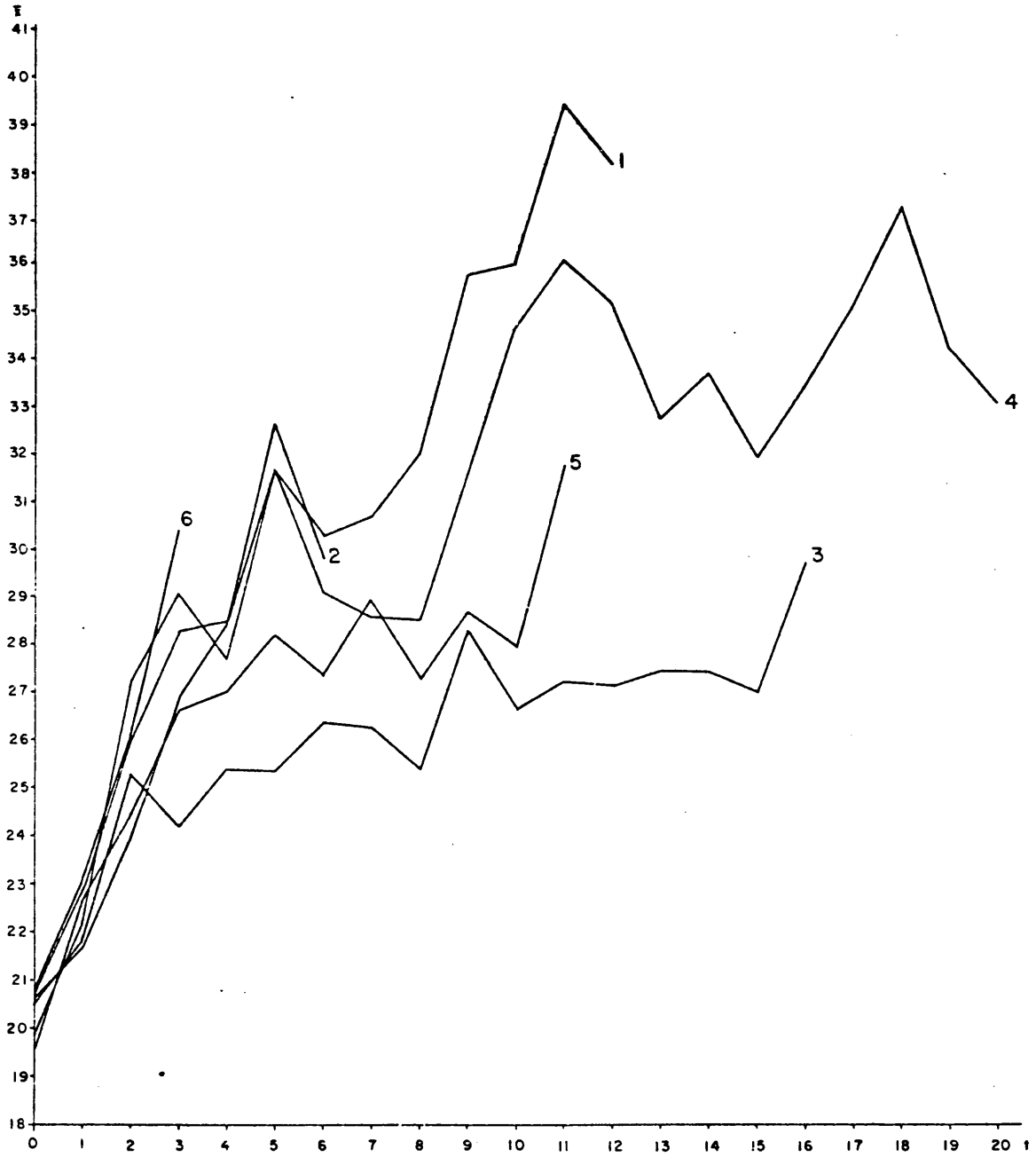


Fig. 4.-Número medio de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de las repeticiones del tipo C ($c=4$, $t=10$).

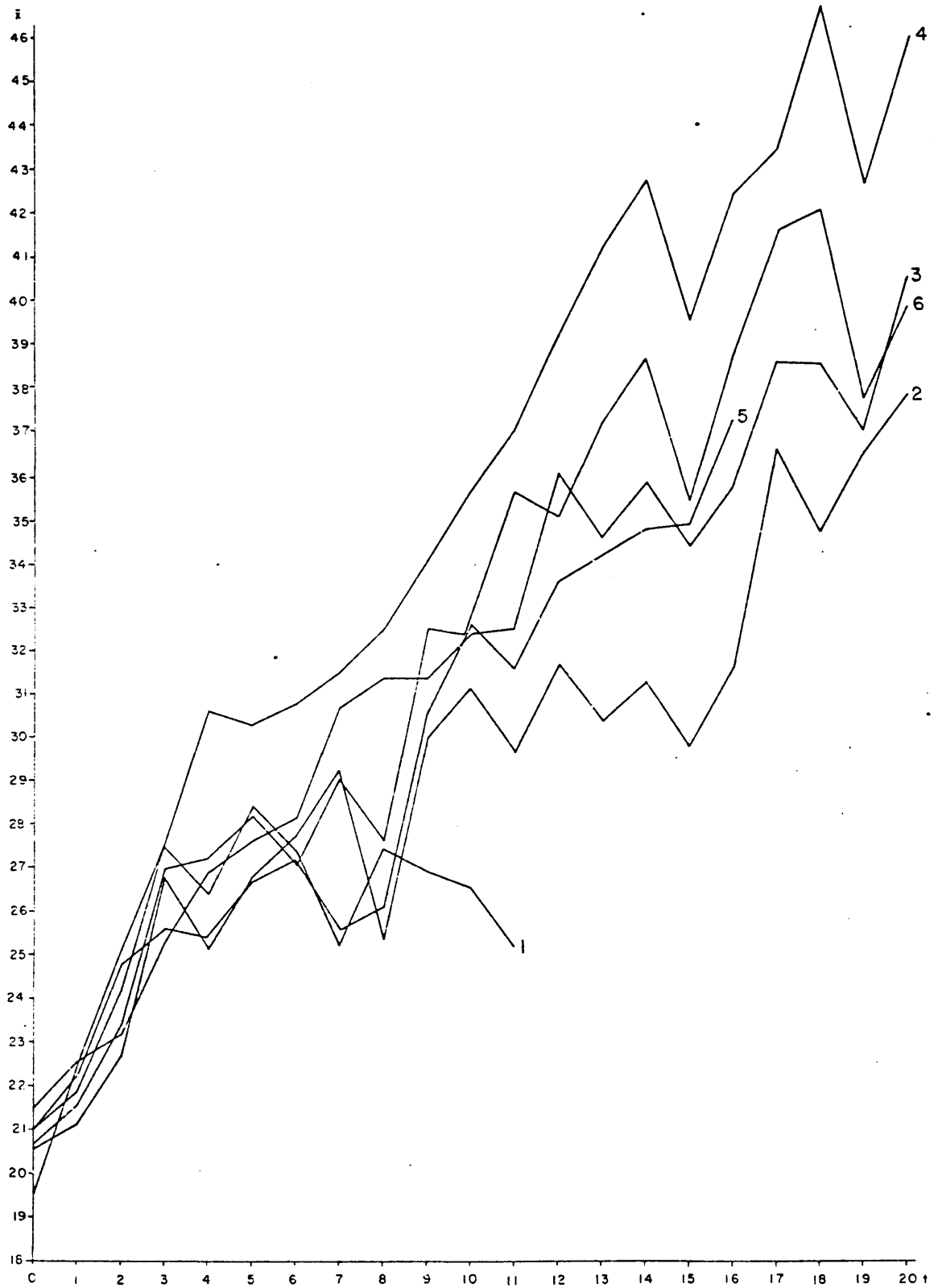


Fig. 5.- Número medio de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de las repeticiones del tipo D ($c=4$, $t=20$).

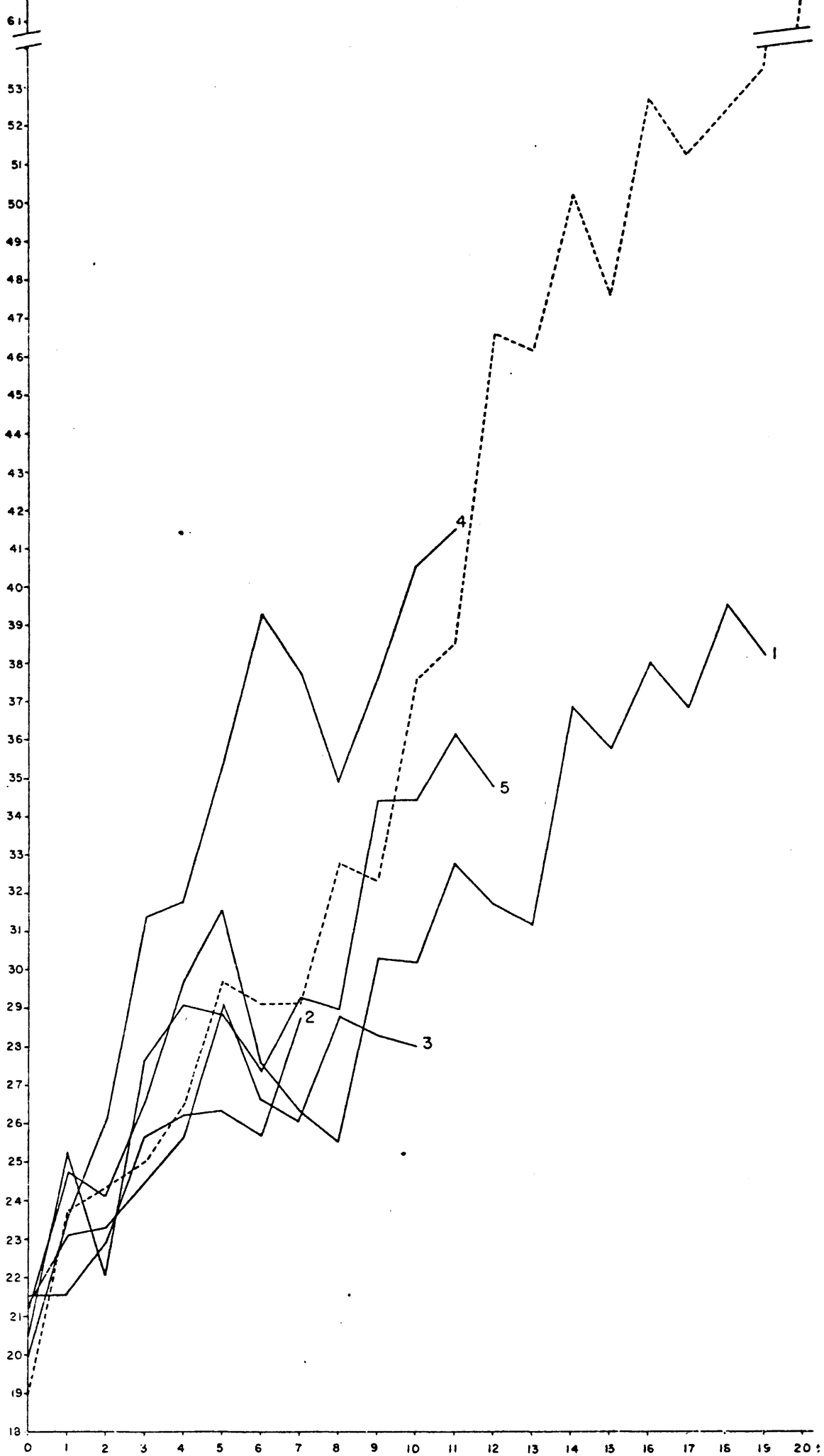


Fig. 6.- Número medio de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de las repeticiones del tipo E (c=10, t=10).

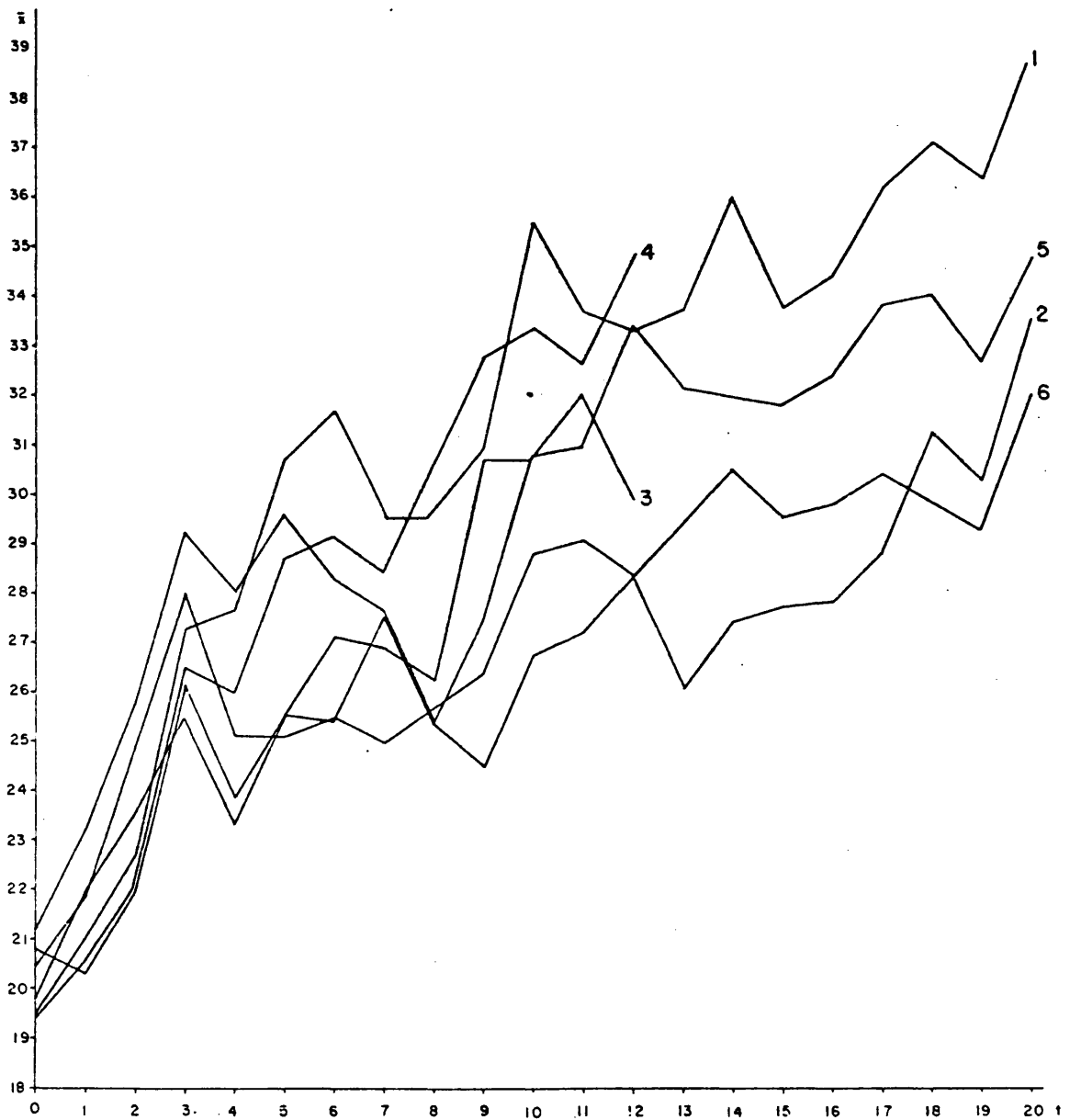


Fig. 7.- Número medio de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de las repeticiones del tipo F (c=10, t=20).

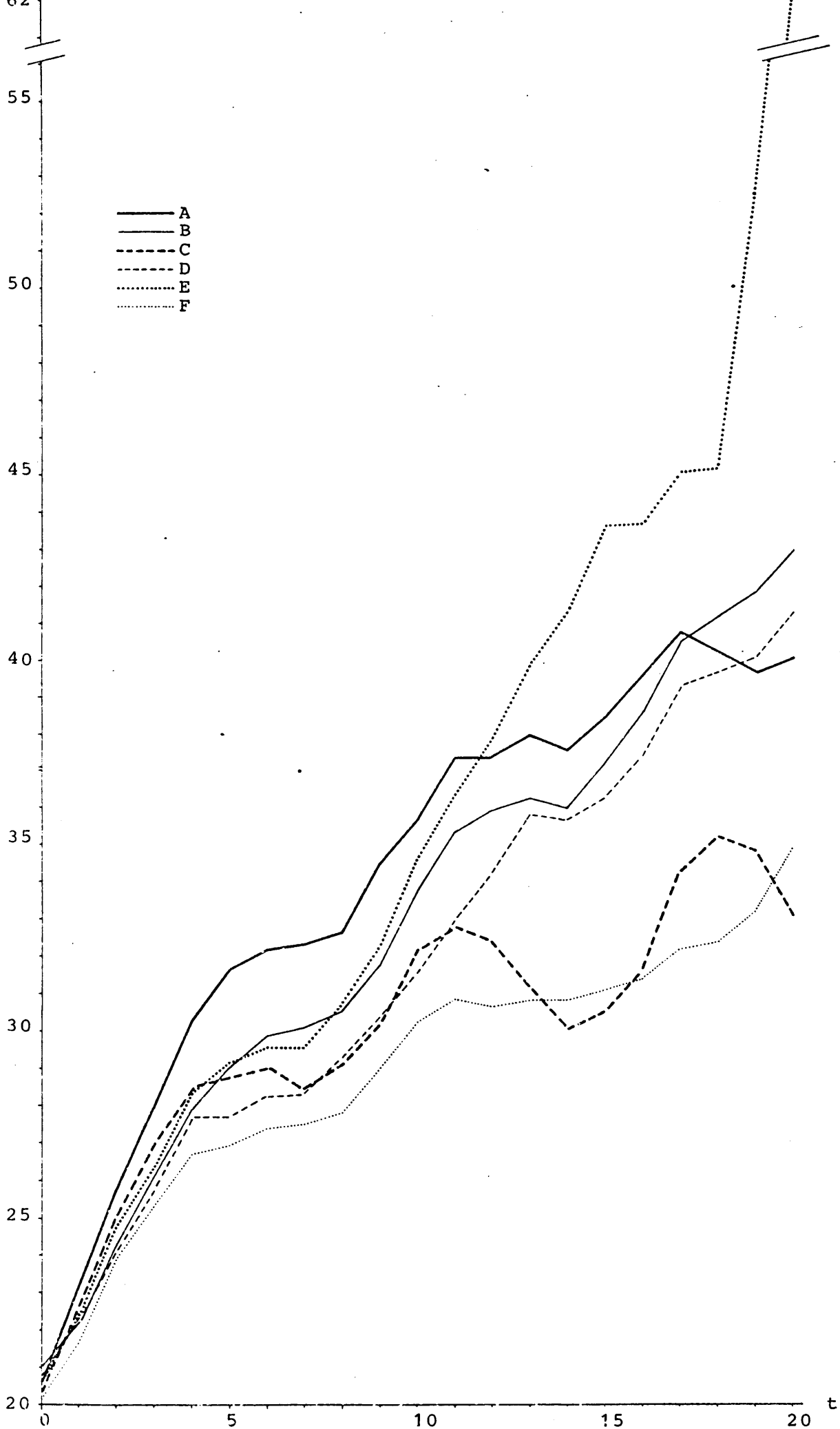


Fig. 8.-Número medio global de quetas esternopleurales en hembras (\bar{x}) de los distintos tipos de líneas (media móvil de tres puntos).

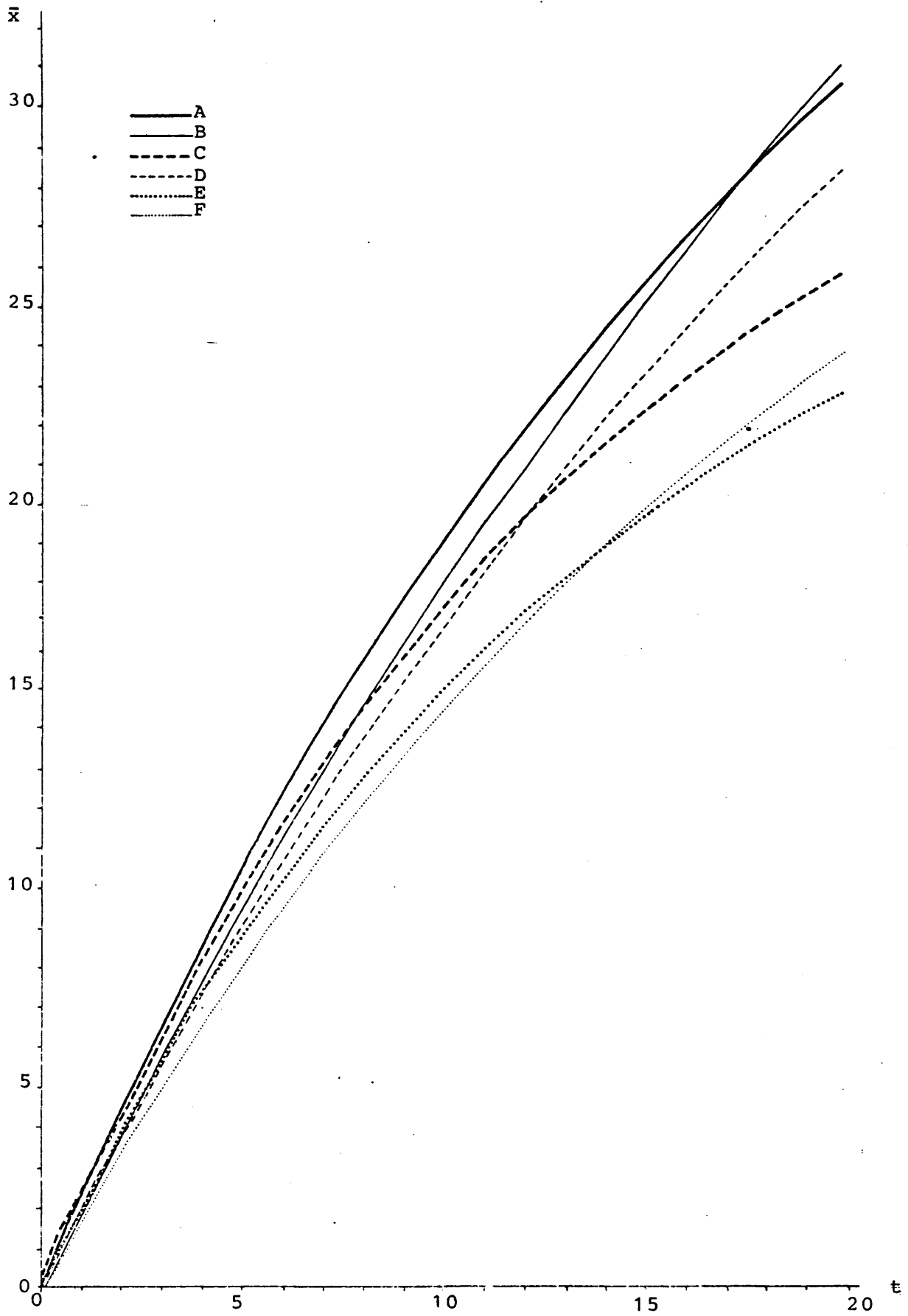


Fig. 9.- Predicción de la respuesta medida en hembras para cada tipo de línea.



Fig. 10.- Varianza interna del número de guetas esternopleurales en hembras (V_f) de los distintos tipos de líneas (escala real).

- A ———
- B ———
- C - - - -
- D - - - -
- E (dotted)
- F (dotted)

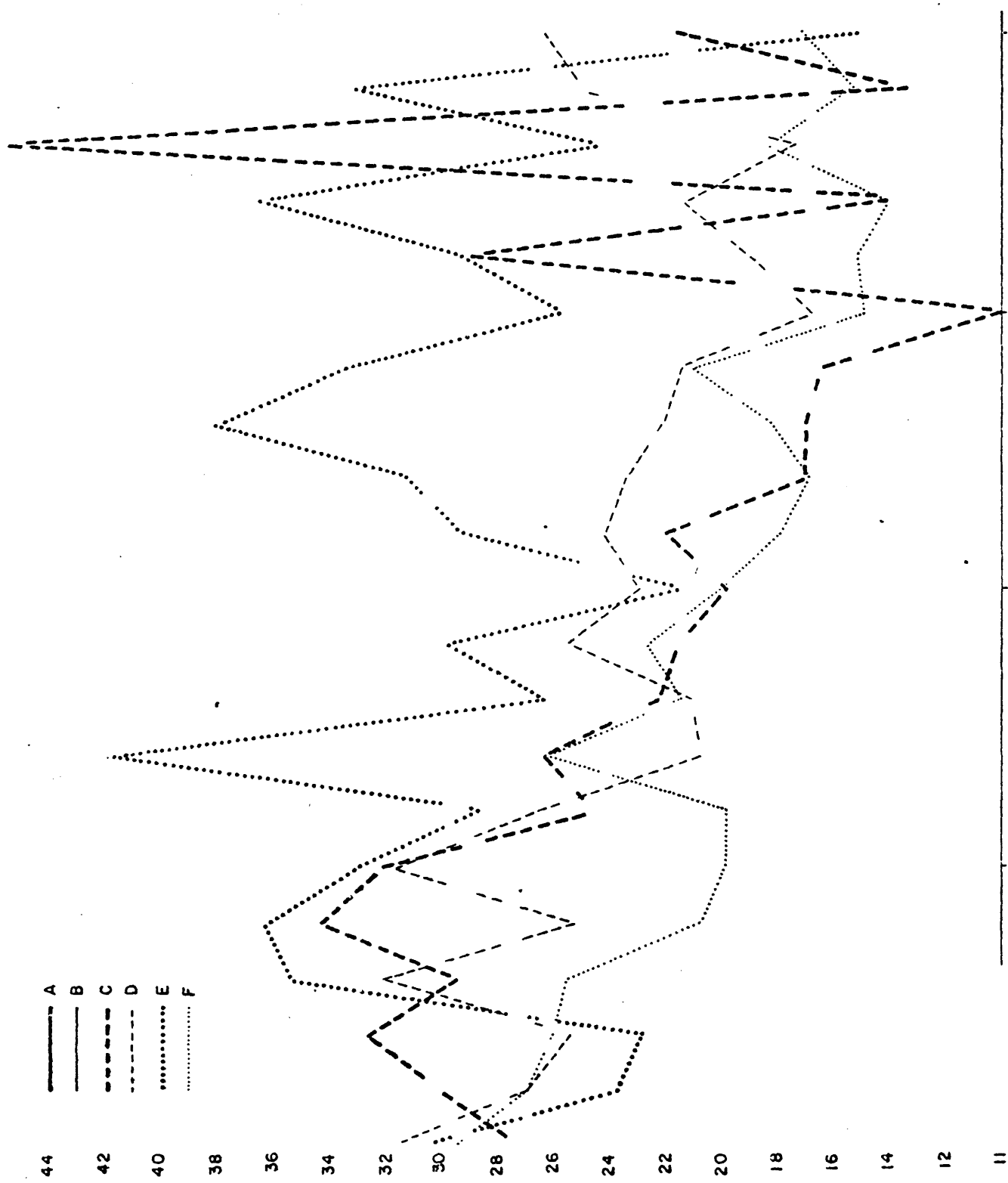


Fig. 11.- Varianza interna del número de quetas esternopleurales en hembras (V_f) de los distintos tipos de líneas (escala logarítmica $\times 10^4$).

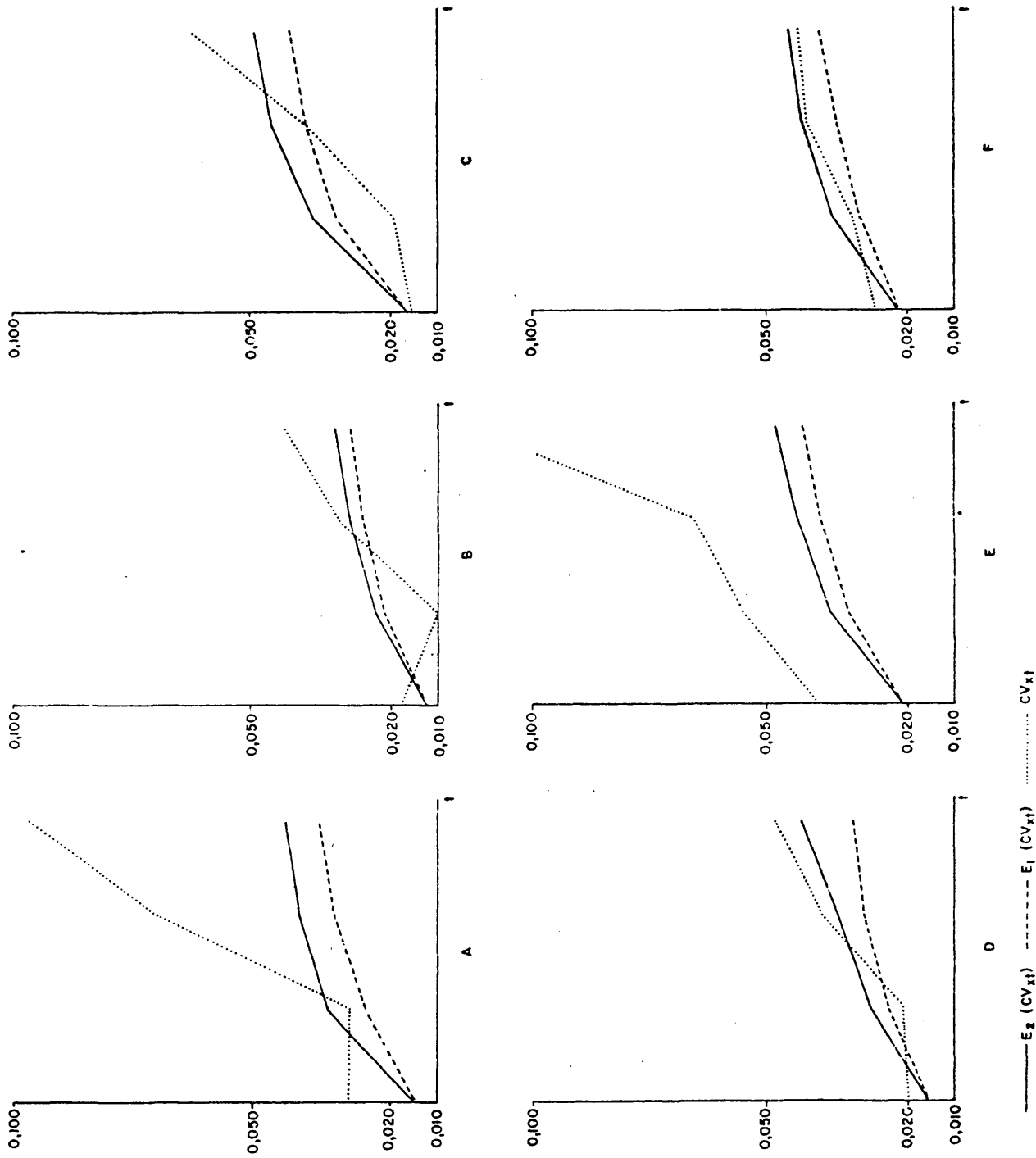


Fig. 12.- Coeficiente de variación del número de quetas esternopleurales entre las distintas repeticiones de cada tipo de línea y su valor esperado con ($E_1(CV_{xt})$) y sin selección ($E_2(CV_{xt})$).

T A B L A S

TABLA 1

Diseño experimental

Tipo de línea

	A	B	C	D	E	F
T	100	100	100	100	100	100
c	1	1	4	4	10	10
t	10	20	10	20	10	20
M	50	50	20	20	9	9
F	50	50	80	80	91	91
*m	5	8	3	6	3	4
*f	5	8	4	7	4	7
*Ne	10,0	16,0	11,9	12,9	6,9	10,2

(* valores determinados por la teoría)

T = número total de individuos evaluados

c = F/M

t = generación en la cual se desea optimizar la respuesta

M = número de machos evaluados

F = número de hembras evaluadas

m = número de machos seleccionados

f = número de hembras seleccionadas

Ne = censo efectivo

Tabla 2

Parámetros de la población base

<u>Escala</u>	<u>Media ± E.T.</u>		<u>Desviación típica</u>		<u>$h^2 \pm E.T. (h^2)$</u>
	<u>Machos</u>	<u>Hembras</u>	<u>Machos</u>	<u>Hembras</u>	
Real	18,46 ± 0,16	20,35 ± 0,20	1,89	2,28	0,61 ± 0,09
Logarítmica	$1,264 \pm 4 \times 10^{-3}$	$1,306 \pm 4 \times 10^{-3}$	0,044	0,048	0,54 ± 0,06

Tabla 3

Número de líneas seleccionadas de cada tipo (A a F)

Generación	Tipo de línea					
	A	B	C	D	E	F
0	6	6	6	6	6	6
5	6	6	5	6	6	6
10	5	6	4	6	5	6
15	5	6	2	5	2	4
20	3	4	1	4	1	4

Tabla 4

Coefficiente de regresión (b) de la media en hembras sobre el número de la generación (19 a 22) para cada línea y su error típico (E.T. (b)).

	línea															
	<u>A2</u>	<u>A4</u>	<u>B1</u>	<u>B3</u>	<u>B4</u>	<u>B6</u>	<u>C4</u>	<u>D2</u>	<u>D3</u>	<u>D4</u>	<u>D6</u>	<u>E6</u>	<u>F1</u>	<u>F2</u>	<u>F5</u>	<u>F6</u>
b	1,23	-0,66	-3,38	0,52	-0,58	-1,89	0,98	-2,66	-0,26	-1,89	-0,19	-0,15	-0,02	-1,08	-0,46	-0,05
E.T. (b)	0,88	1,33	0,98	0,87	0,91	1,75	1,04	1,05	1,02	1,30	0,58	2,41	0,75	1,07	0,79	0,73

Tabla 5

Intensidad de selección promediada en distintos períodos en escala Real (R) y logarítmica (L)
para los distintos tipos de línea.

tipo de línea

Generaciones	A		B		C		D		E		F	
	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L
0-5	1,80	1,69	1,59	1,51	1,87	1,75	1,51	1,44	1,62	1,51	1,39	1,32
6-10	1,69	1,58	1,55	1,47	1,87	1,76	1,43	1,36	1,57	1,47	1,37	1,31
11-15	1,71	1,60	1,49	1,43	1,67	1,58	1,46	1,39	1,53	1,44	1,34	1,28
15-20	1,53	1,44	1,34	1,29	1,49	1,40	1,39	1,33	1,13	1,07	1,33	1,27
Valores esperados	1,70		1,50		1,70		1,45		1,50		1,30	

Tabla 6

Número de descendientes hembras (F) y machos (M) en aquellas líneas y generaciones (1 a 9) en que alguno de estos fue menor que el 75% de lo previsto en el diseño experimental.

línea

Generación	C ₃		C ₅		D ₁		D ₂		E ₃		E ₅		E ₆		F ₃		F ₄			
	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M		
1																				
2	32	20																		
3																				
4											46	9								
5											68	9								
6																				
7			53	20			50	20					31	9						
8					36	20			51	9								31	9	
9							40	20	29	9	27	9			59	9				
N° previsto	80	20	80	20	80	20	80	20	91	9	91	9	91	9	91	9	91	9	91	9

Tabla 7

Número de descendientes hembras (F) y machos (M) en aquellas líneas y generaciones (10 a 19) en que alguno de éstos fue menor que el 75% de lo previsto en el diseño experimental.

línea

Generaciones	A ₁		A ₂		A ₄		B ₃		B ₄		D ₂		E ₆	
	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M
10														
11														
12													57	9
13														
14													59	9
15													43	9
16													39	9
17	31	28	23	16									59	9
18					30	39								
19	20	15			14	19	8	9	24	15	48	20	8	9
N° previsto	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	80	20	91	9

Tabla 8

Análisis de Varianza correspondientes a las cuatro primeras generaciones de selección.

<u>Generación 0</u>				
<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	5	164,7	32,9	0,8
Repetición	5	161,1	32,2	0,8
Interacción	25	1034,1	41,4	6,2 *
Residuo	2627	17373,9	6,6	
<u>Generación 1</u>				
<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	5	1378,4	275,7	5,5 **
Repetición	5	465,5	93,1	1,9
Interacción	25	1261,0	50,1	6,7 **
Residuo	2575	19492,6	7,6	
<u>Generación 2</u>				
<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	5	1982,8	396,6	3,1 *
Repetición	5	955,6	191,1	1,5
Interacción	25	3185,7	127,4	15,2 **
Residuo	2573	21522,5	8,4	
<u>Generación 3</u>				
<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	5	829,6	165,9	0,6
Repetición	5	1818,7	363,7	1,4
Interacción	25	6620,5	264,8	22,0 **
Residuo	2557	30717,9	12,0	
<u>Generación 4</u>				
<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	5	4175,4	835,1	2,7 *
Repetición	5	3331,4	666,3	2,2
Interacción	25	7638,5	305,5	25,7 **
Residuo	2470	29373,1	11,9	

* $p < 0,05$

** $p < 0,01$

Tabla 9

Coeficiente de regresión (bc) de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado estimado en escala logarítmica en cada línea. El mismo coeficiente de regresión promediado para cada tipo de línea (\overline{bc}) acompañado de la estima empírica de su error típico ($ET(\overline{bc})$). Coeficiente de regresión global para cada tipo de línea (bg) acompañado de la estima corregida (Hill, 1972) de su error típico ($ET.(bg)$).

Repetición	Tipo de línea					
	A	B	C	D	E	F
1	0,50	0,41	0,71	0,62	0,44	0,63
2	0,46	0,49	0,48	0,49	0,36	0,79
3	0,61	0,47	0,38	0,43	0,35	0,56
4	0,63	0,54	0,54	0,61	0,85	0,61
5	0,29	0,34	0,39	0,37	0,46	0,57
6	0,59	0,49	0,67	0,57	0,49	0,75
$\overline{bc}+ET(\overline{bc})$	0,51±0,05	0,46±0,03	0,53±0,06	0,52±0,04	0,49±0,05	0,65±0,04
$bg+ET(bg)$	0,52±0,04	0,46±0,07	0,52±0,03	0,53±0,05	0,50±0,08	0,65±0,10

Tabla 10

Varianza del coeficiente de regresión (Ubc) de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado, valor corregido (Vbc) de esta varianza (Hill, 1972) y su estima empírica (Vb) en escala logarítmica ($\times 10^{-4}$).

Repetición	Tipo de línea											
	A		B		C		D		E		F	
	Ubc	Vbc	Ubc	Vbc	Ubc	Vbc	Ubc	Vbc	Ubc	Vbc	Ubc	Vbc
1	50	83	134	159	25	69	71	109	50	103	156	223
2	100	129	88	113	51	49	72	109	211	264	195	262
3	23	56	32	57	93	137	46	83	175	228	122	189
4	3	37	24	50	43	87	20	57	185	238	167	234
5	201	235	17	42	10	54	83	120	505	558	261	328
6	22	56	113	138	20	63	71	108	272	352	53	120
Promedio	65	99	68	93	33	76	60	79	233	286	159	226
Vb	163		148		195		106		336		94	

Tabla 11

Varianza corregida (Hill, 1972) de la heredabilidad global estimada para cada tipo de línea en escala real y logarítmica.

		Tipo de línea					
		A	B	C	D	E	F
Escala real	Vbg	18	52	10	35	71	99
	Vbg (*)	16	51	7	33	70	96
Escala logarítmica	Vbg	20	44	10	30	68	93
	Vbg (*)	20	44	9	30	69	93

(*) Valores calculados utilizando la varianza fenotípica estimada en la generación cero, sin promediarla sobre el período de respuesta lineal.

Tabla 12

Varianza entre repeticiones debida a causas ambientales (V_e).
 Componente de esa varianza debido a causas específicas de
 cada línea y generación (V_c). Varianza de deriva por genera-
 ción para cada tipo de línea ($\hat{\sigma}_D^2$), (escala logaritmica x 10^4)

Repetición	Tipo de línea											
	A		B		C		D		E		F	
	V_e	V_c	V_e	V_c	V_e	V_c	V_e	V_c	V_e	V_c	V_e	V_c
1	1,5	1,4	3,3	3,1	0,2	0,0	1,1	1,0	1,0	0,7	3,8	3,6
2	2,6	2,5	2,0	1,9	-0,3	-0,5	1,5	1,3	5,4	5,1	1,4	1,2
3	1,0	0,9	0,6	0,5	2,4	2,2	0,7	0,5	4,3	4,0	2,3	2,0
4	-0,3	-0,4	0,7	0,5	1,3	1,2	0,3	0,2	5,2	4,9	3,2	2,9
5	6,0	5,9	0,2	0,1	0,0	-0,2	2,2	2,0	13,6	13,3	6,4	6,1
6	0,5	0,3	3,3	3,1	0,2	0,0	1,7	1,5	7,8	7,5	0,6	0,4
Promedio	1,9	1,8	1,7	1,5	0,6	0,4	1,2	1,1	6,2	7,0	3,0	2,7
$\hat{\sigma}_D^2$	1,0		0,5		1,3		0,7		1,2		1,1	

Tabla 13

Efecto (D) en hembras de una generación de selección divergente para número de quetas.
 [D=media de la línea seleccionada para aumento (\bar{X}_a) - media de la línea seleccionada para disminución (\bar{X}_d)] .

línea

	2A	4A	1B	3B	4B	6B	4C	2D	3D	4D	6D	2F	5F	6F
\bar{X}_a	31,9	39,6	29,9	38,3	35,5	40,4	32,2	32,9	40,6	47,2	42,7	32,7	36,3	31,1
$\pm E T(\bar{X}_a)$	$\pm 0,7$	$\pm 0,9$	$\pm 0,7$	$\pm 0,7$	$\pm 0,7$	$\pm 0,7$	$\pm 0,4$	$\pm 0,5$	$\pm 0,8$	$\pm 0,7$	$\pm 0,7$	$\pm 0,6$	$\pm 0,6$	$\pm 0,6$
\bar{X}_d	32,8	39,8	30,1	39,9	35,1	39,6	37,1	33,4	37,0	44,8	41,0	30,3	31,4	30,5
$\pm E T(\bar{X}_d)$	$\pm 0,7$	$\pm 0,6$	$\pm 0,6$	$\pm 1,0$	$\pm 0,7$	$\pm 0,6$	$\pm 0,6$	$\pm 0,7$	$\pm 0,9$	$\pm 0,7$	$\pm 0,7$	$\pm 0,6$	$\pm 0,4$	$\pm 0,5$
D	-0,9	-0,2	-0,2	-1,6	0,4	0,8	-4,9	-0,5	3,6	2,4	1,7	2,7	4,9	0,6

Tabla 14

Efecto (d) de la relajación en hembras. [d=media de la línea seleccionada (\bar{X}_s)- media de la línea relajada (\bar{X}_r)].

línea

	A ₂	A ₄	B ₃	B ₄	B ₆	C ₄	D ₂	D ₃	D ₄	D ₆	E ₆	F ₁	F ₂	F ₅	F ₆
\bar{X}_s	33,4	40,0	41,7	44,8	39,7	37,6	30,7	37,4	38,4	38,0	53,8	37,3	27,8	31,2	30,1
+ET(\bar{X}_s)	+0,4	+0,5	+0,8	+0,4	+0,5	+0,7	+0,3	+0,6	+0,5	+0,7	+1,2	+0,8	+0,6	+0,4	+0,5
\bar{X}_r	33,2	35,2	35,9	45,2	42,0	35,0	30,7	33,2	45,8	33,4	46,1	34,4	31,0	31,0	29,5
+ET(\bar{X}_r)	+1,0	+0,7	+1,0	+0,6	+1,1	+0,6	+0,6	+0,7	+0,6	+1,0	+0,8	+0,5	+0,5	+0,5	+0,5
d	0,2	4,8	5,8	-0,4	-2,3	2,6	0,0	4,2	-7,4	4,6	7,7	2,9	-3,2	0,2	0,6

Tabla 15

Análisis de varianza jerárquico de la respuesta en hembras en la generación 10 y 20.

Generación 10

<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	5	7873	1574,6	1,7
Repetición	26	23910	919,6	79,8 **
Residuo	2198	25326	11,5	

Generación 20

<u>Fuentes de Variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>M.C.</u>	<u>F</u>
Tipo de línea	3	7708	2569,6	1,8
Repetición	11	15435	1403,2	73,5 **
Residuo	811	15521	19,1	

* $p < 0,05$

** $p < 0,01$

FE DE ERRATAS

<u>Página</u>	<u>Línea</u>	<u>Donde dice</u>	<u>Debe decir</u>
25	20	fenotípicas	genotípicas
30	23	reales	teóricas
51	8	mayor	menor
65	15	E	F
65	16	F	C

En la página 25, apartado 4.2. el segundo párrafo queda substituido por:

La presencia de la inversión IIIRC en el cromosoma letal A muestreado en la línea E₆ se comprobó utilizando la cepa marcadora Sb/Ubx. Sb es un marcador fenotípico, letal recesivo, distinguible en heterocigosis, situado en un cromosoma III con ordenación común y que ocupa una posición muy próxima (89 B(4-5)) al extremo interior de la inversión IIIRC. Ubx es otro marcador fenotípico distinguible en heterocigosis, letal recesivo situado en el cromosoma III, incluido en una inversión que inhibe el sobrecruzamiento en todo el cromosoma.