

18.219

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



* 5 3 0 9 5 6 7 0 7 7 *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

UTILIZACION DE LA VARIABILIDAD GENETICA NO ADITIVA
EN CARACTERES PROXIMOS A EFICACIA BIOLÓGICA

MEMORIA

QUE PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA

MARIA DE LAS NIEVES GARCIA HERNANDEZ

V^o B^o

DEL DIRECTOR

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized initial 'A' followed by a long horizontal stroke and a smaller signature.

EL DOCTORANDO

A handwritten signature in black ink, featuring a large, circular flourish at the top and a cursive signature below.

MADRID, 1992

*Dedico cariñosamente este trabajo
a mis padres, a Luisín, a Nando y al abuelo.*

Para Carlos por su infinita comprensión.

INDICE

Agradecimientos	IV
-----------------------	----

INTRODUCCION

I.- Base genética de los componentes principales de eficacia biológica	1
II.- Efecto de la perturbación del equilibrio de la población sobre los componentes principales de eficacia biológica	5
1.- Efecto de la consanguinidad	5
2.- Efecto de la selección artificial	8
3.- Repercusiones evolutivas	11
III.- Objetivos del experimento	14

MATERIAL Y METODOS

I.- Material biológico	15
1.- Población base	15
2.- Condiciones de mantenimiento	15
3.- Caracteres evaluados	16
A.- Viabilidad huevo-pupa	16
B.- Eficacia en el apareamiento	16
C.- Fecundidad	17
II.- Diseño experimental	19
1.- Experimento de consanguinidad	19
2.- Experimento de selección	21
A.- Estructura de las líneas	21
B.- Obtención de las líneas	21

C.- Selección para aumento de la viabilidad	22
D.- Selección para disminución de la viabilidad .	24
E.- Relajación de la selección	25
F.- Evaluación de la eficacia en el apareamiento de las líneas	25
G.- Evaluación de la fecundidad de las líneas ...	26
III.- Métodos de análisis	27
1.- Estima de parámetros genéticos en el experimento de consanguinidad	27
2.- Experimento de selección	29
A.- Comparación de las respuestas para aumento obtenidas bajo distintas estructuras poblacionales	30
B.- Análisis de la divergencia	31
C.- Valoración de la eficacia en el apareamiento	32
D.- Valoración de la fecundidad	33

RESULTADOS

I.- Experimento de consanguinidad	34
II.- Experimento de selección	47
1.- Respuesta a la selección para aumento de la viabilidad	47
2.- Selección divergente	49
3.- Relajación	50
4.- Eficacia en el apareamiento (CI) y fecundidad	51
A.- Líneas seleccionadas para viabilidad	51
B.- Líneas relajadas para viabilidad	52

DISCUSION

I.- Experimento de consanguinidad	64
II.- Experimento de selección	69
1.- Respuesta a la selección para aumento de la viabilidad	69
2.- Selección divergente	71
3.- Relajación	72
4.- Relación entre distintos componentes de eficacia biológica	73
RESUMEN	76
BIBLIOGRAFIA	79
ANEXO	

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. Aurora García-Dorado García, por ofrecerme la posibilidad de realizar esta tesis doctoral y haber colaborado estrechamente conmigo durante todas las fases de su desarrollo.

Al Catedrático Dr. Carlos López-Fanjul de Argüelles, por despertar mi interés en este campo de la biología y por su continua atención y valiosísimos comentarios acerca de este trabajo.

A la Dra. Araceli Gallego Cobos, por iniciarme en el mundo de la informática, y sin cuya aportación el análisis de los resultados de este experimento habría sido imposible.

A los Doctores Miguel Angel Toro Ibáñez y Armando Caballero Rua, por su especial interés en la discusión de los resultados de esta tesis.

A todos los que de una u otra manera me han ayudado en esta tarea, y en especial a todos mis compañeros de laboratorio: M^a Angeles, Armando, Resu, Angela, Carlos, Montse, Jesus, Natalia, Juan Carlos, Victoria, Virginia y Jorge, que a lo largo de estos años me han ofrecido apoyo constante, sin olvidar a Ana García, Juan García Casco, Angela Villaverde y Miguel Pérez Enciso cuyas sugerencias, informáticas en unos casos y experimentales en otros, siempre fueron de gran valor.

INTRODUCCION

I. - BASE GENETICA DE LOS COMPONENTES PRINCIPALES DE EFICACIA BIOLÓGICA

La selección natural actúa directamente sobre el carácter eficacia biológica e indirectamente sobre otros caracteres correlacionados genéticamente con ella (Robertson, 1967, 1968). Puesto que la eficacia biológica es difícil de medir, el estudio de las propiedades genéticas de sus componentes principales (aquellos que están positiva e intensamente correlacionados con ella), más fácil de realizar, puede servir de guía para el conocimiento de las propiedades genéticas de la eficacia biológica total (Robertson, 1955).

Según el teorema de Fisher la tasa de aumento de eficacia biológica (E.B.) de una población en un momento determinado es igual a la varianza genética aditiva de la E.B. en ese momento (Kimura, 1958). Por tanto una población sólo puede estar en equilibrio si no posee varianza aditiva para E.B. y en consecuencia, la varianza genética de la E.B. de una población en equilibrio será fundamentalmente no aditiva.

La variación genética de un componente de E.B. puede ser atribuida a dos conjuntos diferentes de loci:

- Loci con alelos recesivos deletéreos incondicionales mantenidos a baja frecuencia inicial (q_0) por equilibrio mutación-selección. Estos loci generarán principalmente varianza no aditiva y contribuirán positivamente a la correlación genética entre los componentes de E.B. (Simmons y Crow, 1977).

- Loci con alelos con efectos antagónicos sobre los componentes de E.B., que pueden estar segregando a frecuencias intermedias. Pueden generar varianza aditiva para el componente de eficacia sin producir varianza aditiva para la eficacia misma. Su contribución a la correlación genética entre los componentes de E.B. será negativa (Dickerson, 1955; Robertson, 1955; Rose, 1982).

Considerando conjuntamente ambas fuentes de variación se deduce que los componentes de E.B. mostrarán generalmente variación genética no aditiva y depresión consanguínea. No obstante su varianza genética aditiva no tiene porqué ser pequeña. La existencia de varianza aditiva significativa para componentes de E.B. es compatible con una escasa o nula varianza aditiva de la E.B. total si existe correlación negativa entre los componentes (Rose, 1982).

Existen algunos estudios experimentales acerca de los componentes de E.B. en *Drosophila*. Roff y Mousseau (1987) y Charlesworth (1987) en sus revisiones respectivas apuntan que, en general, los componentes de E.B. muestran heredabilidades más bajas que los caracteres morfológicos. Sin embargo en algunos casos se ha detectado importante varianza aditiva. Además las estimas de correlaciones genéticas entre los componentes de E.B. eran de signo variable y, aunque los datos son limitados, existe una tendencia a que la correlación sea positiva cuando ambos caracteres muestran heredabilidades bajas y negativa cuando al menos uno de ellos muestra heredabilidad alta. Todo ello apoya las predicciones formuladas anteriormente.

La arquitectura genética de los caracteres relacionados con E.B. ha sido también estudiada en diversas ocasiones por análisis de efectos cromosómicos en *Drosophila melanogaster*. Se ha demostrado la existencia de marcados efectos dominantes en los cromosomas X, 2 y 3 extraídos de cuatro líneas altamente consanguíneas, así como interacciones significativas dominante x dominante, para viabilidad huevo-larva (Kearsey y Kojima, 1967). Dichas interacciones fueron también puestas de manifiesto a través de técnicas de manipulación de segmentos del cromosoma X (Chapco, 1979). No obstante los efectos del segundo y tercer cromosomas muestreados de una población natural fueron predominantemente aditivos para viabilidad larva-adulto, aunque se detectaron interacciones significativas aditiva x aditiva (Ferrari, 1987).

En cuanto a la viabilidad huevo-pupa se ha encontrado una disminución de 6,7% en la media de dicho carácter por cada 10% de aumento en el coeficiente de consanguinidad (expresado como porcentaje de la media cuando dicho coeficiente es nulo), que pone en evidencia la presencia de acción génica no aditiva para el carácter en la población considerada (Mackay, 1985). El efecto del segundo y tercer cromosomas y la interacción entre ellos en poblaciones recolectadas recientemente se ha estimado comparando individuos homocigotos y heterocigotos para cromosomas enteros. Se obtuvo un indicio, apenas significativo, de la existencia de interacciones intracromosómicas (Temin y col., 1969). En cuanto a las interacciones entre los cromosomas 2 y

3, un pequeño sinergismo positivo fue detectado por Kosuda (1971) y otro mayor, aunque apenas significativo y negativo, fue encontrado por Seager y Ayala (1982).

En resumen no se puede dudar de la existencia de dominancia direccional para viabilidad huevo-pupa. Sin embargo de la variabilidad de los resultados obtenidos, puede concluirse que la contribución de la epistasia a la varianza genética del carácter no debe ser importante.

II.- EFECTO DE LA PERTURBACION DEL EQUILIBRIO DE LA POBLACION SOBRE LOS COMPONENTES PRINCIPALES DE E.B.

1.- EFECTO DE LA CONSANGUINIDAD

Paralelamente a los cambios en la media que puede producir la consanguinidad generada por el proceso de subdivisión de una población en líneas de censo más o menos reducido, la varianza genética inicial del carácter en la población considerada sufre una redistribución en dos componentes principales: varianza genética intralínea (V_w) y varianza genética interlíneas (V_B). La evolución de la media del carácter y de cada una de estas varianzas con el grado de consanguinidad, dependerá del tipo de acción génica de los loci que determinan el carácter. Este problema se ha abordado teóricamente desde tres modelos fundamentales:

* Modelo aditivo (Wright, 1951)

Bajo un modelo de acción génica exclusivamente aditivo, Wright dedujo en 1951 que la consanguinidad, además de conducir a la uniformidad genética dentro de las líneas y a la diferenciación genética entre ellas, no produce cambios en la media del carácter. La evolución de los componentes intra e interlíneas de la varianza genética en estas condiciones viene dada por:

$$V_w = V_0(1-F_G)$$

$$V_B = 2F_G V_0$$

donde V_0 representa la varianza genética de la población con apareamiento al azar (coeficiente de consanguinidad en la generación G: $F_G=0$).

* Modelo con dominancia: alelos recesivos a baja frecuencia inicial (Robertson, 1952)

Las conclusiones de Robertson se refieren a genes con alelos totalmente recesivos. En este caso, V_w aumenta en las primeras generaciones de consanguinidad si la frecuencia inicial del alelo recesivo (q_0) es baja, alcanzando su valor máximo cuando F_G toma valores alrededor de 0,50. A partir de entonces V_w disminuye hasta anularse cuando $F_G=1$. La componente aditiva de la varianza genética intralínea (V_{AW}), experimenta un comportamiento paralelo al de V_w .

Por su parte, V_B aumenta linealmente en F_G^3 ($V_B \approx 2,4F_G^3\sqrt{V_0}$, en la escala de Robertson). Dicho aumento es por tanto pequeño para valores bajos de F_G . No obstante, es importante en relación a la casi nula varianza aditiva inicial V_0 generada por estos loci.

Bajo este modelo, el cambio en media es lineal en F_G , siendo la dirección del cambio hacia el valor de los alelos más recesivos (Wright, 1951).

* Modelo con epistasia aditiva x aditiva (Goodnight, 1987, 1988)

En el modelo de Goodnight (1987), referido a efectos aditivos y epistasia aditiva x aditiva, bajo el cual la media no cambia con la consanguinidad (Crow y Kimura, 1970), la fracción aditiva x aditiva de la varianza genética del carácter en la población inicial (σ_{AA}^2) contribuye a la V_B producida por consanguinidad. Considerando cuellos de botella

de dos individuos, gran parte de dicha contribución se produce tras el primer cuello de botella y puede llegar al cuádruple de su valor inicial al aumentar F_G tras cuellos de botella sucesivos.

Además, el aumento máximo en V_{AW} originado por σ_{AA}^2 corresponde al caso de libre recombinación tras un cuello de botella de dos individuos, y supone el 75% del valor de σ_{AA}^2 .

Existen numerosas evidencias experimentales del fenómeno general de depresión consanguínea de los componentes de E.B.. Latter y Robertson (1962) y Sharp (1984) detectan depresión para el carácter eficacia en el apareamiento en *Drosophila melanogaster*, López-Fanjul y Villaverde (1989) para el carácter viabilidad huevo-pupa y Ehiobu, Goddard y Taylor (1989) para viabilidad larva-adulto. Bryant, McCommas y Combs (1986) también encuentran depresión consanguínea para el carácter viabilidad huevo-pupa en *Musca domestica*.

El aumento de V_{AW} ha sido constatado experimentalmente en caracteres morfométricos asociados o no con el tamaño corporal de *Musca domestica* como consecuencia de cuellos de botella de distinto censo (Bryant, McCommas y Combs, 1986). En varias ocasiones, se ha observado un aumento paralelo de V_B significativamente superior al esperado bajo el modelo aditivo (Bryant, Combs y McCommas, 1986). También se ha demostrado el incremento de V_W tras un cuello de botella sufrido por una población de laboratorio de *Drosophila*

silvestris, consecuencia del cual surgió un haplotipo recombinante nuevo, posteriormente favorecido por la selección natural (Carson y Wisotzkey, 1989; Carson, 1990), y después de tres generaciones de apareamiento hermano x hermana ($F_G=0,50$) en líneas de una población de gallinas White-Leghorn en las que se evaluó la producción media de huevos a las 40 semanas de edad (Abplanalp, 1988).

Los resultados de López-Fanjul y Villaverde (1989) referentes a viabilidad huevo-pupa en *Drosophila melanogaster* ilustran el comportamiento de los componentes aludidos de la varianza genética. La estima de V_{AW} pasó de $19,8 \pm 11,8$ en 16 líneas no consanguíneas a $98,1 \pm 36,7$ en 16 líneas $F_G=0,25$. La componente interlíneas de la varianza (V_p) aumentó de 2,7 ($F_G=0$) a 42,7 ($F_G=0,25$), incremento muy superior al esperado bajo acción génica exclusivamente aditiva, y consistente con un modelo de genes con alelos recesivos a frecuencia inicial baja (Robertson, 1952).

2.- EFECTO DE LA SELECCION ARTIFICIAL

La importancia de la estructura de las poblaciones en los programas de selección artificial fue discutida ya por Wright en 1922 (Wright, 1977), quien consiguió aumentar la respuesta a la selección para aumento de la expresión de distintos componentes de E.B. en cobayas utilizando la varianza genética interlíneas que se generaba con la consanguinidad al dividir una población en líneas pequeñas. Este autor propuso entonces que ciclos repetidos de selección dentro y entre líneas, con posterior cruce de las líneas

seleccionadas para obtener un nuevo conjunto de líneas, sería más efectivo que la selección dentro de una gran población, siempre y cuando se trate de caracteres en los que se espera una magnitud de varianza genética no aditiva considerable (como suele ocurrir en los componentes principales de eficacia biológica). Esta idea fue confirmada en un estudio de simulación por ordenador en el que fue incluida la epistasia aditiva x aditiva (Enfield y Anklesaria, 1986).

Para loci con acción génica aditiva, Robertson (1960) explicó que si se seleccionan hasta el límite m líneas con una proporción $p = N/M$ individuos, y a continuación se cruzan dichas líneas reseleccionándose el cruce con proporción mN/mM (estructura de un solo ciclo), la respuesta máxima alcanzada a la selección es la misma que si se selecciona desde el principio una sola línea L con una proporción mN/mM . Maruyama (1970) demostró por simulación que también se alcanzaba el mismo límite independientemente del momento en que se realizara el cruzamiento entre líneas (no es necesario esperar a la fijación en cada línea). Sin embargo, resultados de simulación (Hill y Madalena, 1969; Madalena y Hill, 1972) demuestran que si, además de practicarse la selección intralíneas, se seleccionan las mejores n líneas de las m , el cruce resultante puede sobrepasar temporalmente en respuesta a la línea L durante un escaso número de generaciones, pero la selección interlíneas siempre lleva a un límite más bajo que el alcanzado por la línea L . Estos autores concluyeron que la subdivisión y el esquema de cruzamiento (estructuras de un solo ciclo o de ciclos repetidos), son beneficiosos

para eliminar alelos recesivos deletéreos a baja frecuencia inicial. Slatkin (1981) confirmó analíticamente que se obtiene mayor respuesta a la selección en una población subdividida cuando existen recesivos favorables a frecuencia inicial baja (mutantes ventajosos).

Existen varios trabajos de selección artificial que intentan verificar las predicciones anteriores, pero la variación genética que presentaban los caracteres estudiados era esencialmente de tipo aditivo (López-Fanjul, 1989). Así, Goodwill (1974) y Katz y Enfield (1977) (selección para aumento del peso de pupa a los 21 días en *Tribolium castaneum*, cuya depresión consanguínea es mínima (Goodwill, 1975)) y Rathie y Nicholas (1980) (selección para aumento del número de quetas abdominales en *Drosophila melanogaster*) compararon la respuesta a la selección obtenida bajo una estructura de ciclos de subdivisión con o sin selección interlíneas con la respuesta de una línea sin subdividir. Durante un breve periodo de tiempo en los primeros estadios de la selección, las mejores líneas de la población subdividida superan a la línea grande tal y como apuntaban los resultados de simulación (Madalena y Hill, 1972). Sin embargo, la respuesta a largo plazo es superior en la línea grande (Katz y Enfield, 1977), como cabe esperar bajo acción génica aditiva.

Por el contrario, Madalena y Robertson (1975),

seleccionando para disminución del número de quetas esternopleurales en *Drosophila melanogaster* encontraron que las estructuras de ciclos repetidos con selección interlíneas excedieron en respuesta a la línea grande, lo que fue explicado por la presencia de recesivos favorables a frecuencia baja en la población base, pese a que en este experimento la presencia de letales recesivos con efecto favorable sobre el carácter complica en parte la interpretación de los resultados. También Katz y Young (1975) detectan una ventaja a largo plazo de los esquemas de subdivisión al seleccionar para aumento de peso de adulto en *Drosophila melanogaster* permitiendo una tasa de migración limitada entre las líneas de las poblaciones subdivididas. Recientemente Wade y Goodnight (1991) han conseguido aumentar la respuesta en productividad en *Tribolium castaneum* (carácter próximo a E.B. del que se espera una cantidad importante de variación genética no aditiva) al imponer selección interlíneas con migración de las líneas de alta a baja productividad.

3.- REPERCUSIONES EVOLUTIVAS

En presencia de varianza genética no aditiva la eficacia biológica, considerada como función de la constitución genética de la población (expresada por ejemplo en términos de las frecuencias génicas en una serie de loci), define una superficie curva (topografía adaptativa) que puede presentar múltiples máximos relativos (picos).

Según Wright (Wright, 1977), el cambio genético en una

población infinita sometida a selección natural es el que conduce a un aumento máximo en eficacia biológica media. Así, en una población de censo infinito la situación adaptativa final depende exclusivamente del punto de la topografía adaptativa del que parte. Desde este punto la población ascenderá por la topografía siguiendo la línea de máxima pendiente posible hasta el pico adaptativo correspondiente (no necesariamente el más alto) del cual no podrá ya escapar. Este mismo autor (1931, 1977) propuso un modelo evolutivo general, llamado del "equilibrio dinámico" (shifting balance), que considera conjuntamente las acciones de la selección natural, migración y deriva sobre la variación genética generada por mutación. Indicó entonces que, siempre y cuando la magnitud de la varianza genética no aditiva de la eficacia sea considerable, el cambio evolutivo más rápido y adaptativo tiene lugar en poblaciones subdivididas en líneas de censo efectivo finito (deriva), entre las cuales existe intercambio de material genético (migración) y la selección natural actúa intra e interlíneas. En particular, si existe epistasia del tipo denominado de "múltiples máximos" (multiple peak), dicha estructura de población confiere un componente errático (atribuible a la deriva) a la trayectoria de las subpoblaciones, y permite explorar de manera mas eficiente la superficie adaptativa en busca de los picos mas adaptados.

Por tanto, el estudio de la naturaleza de la variabilidad genética de los componentes de eficacia es imprescindible para comprender la relevancia práctica del

modelo de equilibrio dinámico en la evolución de las poblaciones.

III. - OBJETIVOS DEL EXPERIMENTO

El objetivo fundamental de este trabajo es profundizar en el conocimiento de la base genética de un componente de eficacia biológica como es el carácter viabilidad huevo-pupa en *Drosophila melanogaster*. Para ello se utilizan dos herramientas: la consanguinidad y la selección (utilizando un esquema de ciclos repetidos con subdivisión y cruzamiento). Dicho planteamiento permitirá a su vez comprobar la eficacia de los métodos de selección con subdivisión en este tipo de caracteres, para los que no son de esperar cantidades importantes de varianza aditiva, la cual habrá sido erosionada por la selección natural, pero que podrían disponer de cantidades considerables de varianza no aditiva (Falconer, 1990) no directamente utilizable por selección en poblaciones sin subdividir. Respecto de dicha varianza no aditiva, el aumento de variación genética aditiva con el grado de endogamia y el paralelo incremento temporal de variación genética interlíneas, se espera que concedan ventaja a la selección intra e interpoblacional en poblaciones subdivididas en líneas de censo reducido sobre la selección en poblaciones únicas de censo elevado.

Además, el diseño experimental permite analizar la relación de la viabilidad huevo-pupa con otros componentes de eficacia biológica a través de la correspondiente respuesta correlacionada a la selección.

MATERIAL Y METODOS

I.- MATERIAL BIOLÓGICO

1.- POBLACION BASE

Para realizar este experimento se ha utilizado el díptero *Drosophila melanogaster*.

La población estudiada fue capturada en la localidad de Villanueva de los Infantes (Ciudad Real) en septiembre de 1986 (partiendo de 250 individuos de cada sexo aproximadamente) y mantenida desde entonces en el laboratorio, en 25 botellas de 250 ml con intercambio regular cíclico de individuos. Al comienzo del experimento habían transcurrido aproximadamente 28 meses (unas 40 generaciones) desde la captura.

2.- CONDICIONES DE MANTENIMIENTO

Los individuos se mantenían en una cámara a temperatura constante de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ e iluminación permanente. De esta manera el ciclo biológico se completa en aproximadamente 10 días. La manipulación se realizó a temperatura ambiente y utilizando como anestésico eter etílico.

El medio de cultivo estándar consistía en una mezcla de 100 g de azúcar, 100 g de levadura viva de panadería, 12 g de agar y 2,5 g de sal por litro de agua. Dicha mezcla se sometía a cocción durante una hora. Transcurrido este tiempo, se dejaba enfriar hasta 60°C y entonces se añadían 5 cc de ácido propiónico como fungicida.

3.- CARACTERES EVALUADOS

A.- VIABILIDAD HUEVO-PUPA

Este caracter se define como el número de pupas emergidas de una muestra de 30 huevos puestos por una hembra de siete días de edad. El procedimiento seguido para su evaluación fue el siguiente:

Las hembras vírgenes de cuatro días eran apareadas individualmente en tubos de vidrio ($\varnothing=2\text{cm}$) con machos de su misma edad. Dos días más tarde la pareja era trasvasada a un nuevo tubo de las mismas dimensiones que el anterior, pero con base desmontable y medio de cultivo fresco estándar al cual se añadía colorante McCormick para alimentos (12 gotas de colorante rojo y otras tantas de azul por cada medio litro). El colorante y la base desmontable facilitan el posterior conteo de los huevos. Después de permitir la puesta durante 24 horas las parejas se eliminaban y se procedía al conteo de 30 huevos. Un pequeño fragmento de medio con los 30 huevos era transferido a un tercer tubo de vidrio ($\varnothing=3\text{cm}$) con medio fresco estándar. Después de un período de incubación de nueve días se contaba el número de pupas en estos tubos.

B.- EFICACIA EN EL APAREAMIENTO

Se trataba de medir la capacidad competitiva en el apareamiento de los machos de una determinada línea, comparándola con la de otros pertenecientes a una cepa homocigota para el marcador recesivo "sepia" (ojos marrones) (Caballero, Toro y López-Fanjul, 1991), mediante el procedimiento descrito por Sharp (1982). Para ello se ponían

en una botella de 250 ml 25 machos silvestres de la línea con 25 machos sepia de la misma edad, para competir por el apareamiento con 50 hembras sepia. Dichas hembras eran añadidas a la botella en dos momentos: 25 al principio y el resto dos horas más tarde (cuando probablemente todas las hembras de la primera tanda habían sido ya inseminadas). Cinco horas después del comienzo del experimento, las 50 hembras eran separadas en tubos individuales para poder deducir, a partir del fenotipo de su progenie, el genotipo del macho con quien aparearon. Todos los individuos que intervenían en la prueba eran vírgenes y tenían siete días de edad aproximadamente.

Esta prueba se repitió en dos muestras independientes por línea y cada una de éstas fue evaluada dos veces (dos días consecutivos). Por tanto, por cada línea se utilizaron 50 machos y 200 hembras sepia para obtener las cuatro medidas indicativas de la proporción de hembras inseminadas por machos silvestres. A partir de dichas proporciones se obtuvo un índice de competitividad que será definido más adelante (apartado III de material y métodos).

C.- FECUNDIDAD

Fue evaluada en cada línea como el número medio de huevos puestos por hembra al octavo día de edad. El procedimiento de evaluación de este carácter es semejante al utilizado por Rose (1984) y Engels y Preston (1979). Se tomaban 96 machos y 96 hembras de la línea y, tras permanecer cuatro días vírgenes, eran apareados al azar e

individualmente en tubos de vidrio ($\varnothing = 2\text{cm}$). Tres días más tarde cada pareja era trasladada a uno de los 24 pocillos independientes ($\varnothing=1.7\text{cm}$) de que consta una placa de cultivo celular de material plástico. Para prolongar la anestesia las placas se introducían en hielo hasta que cada una de las 24 parejas era situada en su pocillo. Después de 24 horas se contaba el número de huevos puestos por cada una de las 96 hembras.

II. - DISEÑO EXPERIMENTAL

1. - EXPERIMENTO DE CONSANGUINIDAD

A partir de la población base se generaron 64 líneas divididas en cuatro grupos de 16 líneas cada uno. Dichas líneas se obtuvieron de modo que el coeficiente de consanguinidad inicial en cada grupo (generación 0) fuese $F_0=0$, $F_0=0,25$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,73$, respectivamente. Cada línea constaba de 20 parejas obtenidas de la siguiente manera:

- Líneas no consanguíneas ($F_0=0$): Una generación antes de la evaluación inicial se tomaban cinco machos y cinco hembras al azar de la población base. Dichos individuos, tras mantenerse cuatro días vírgenes, eran apareados individualmente y al azar. Cada pareja contribuía cuatro hijos de cada sexo.
- Líneas $F_0=0,25$: Dos generaciones antes de la evaluación inicial se tomaban al azar un macho y una hembra de la población base y se apareaban en su quinto día de vida. Contribuían cinco hijos de cada sexo a la generación siguiente (G_{-1}). A continuación se formaban cinco cruzamientos hermano x hermana, cada uno de los cuales aportaba cuatro hijos de cada sexo para constituir las 20 parejas con $F_0=0,25$.
- Líneas $F_0=0,50$: Partimos de una pareja tomada al azar de la población base cuatro generaciones antes de la evaluación inicial. La línea se obtenía siguiendo el esquema anterior tras tres generaciones consecutivas de apareamientos hermano x hermana.
- Líneas $F_0=0,73$: Idéntico a los dos grupos anteriores pero tomando una pareja al azar de la población base siete

generaciones antes de la evaluación inicial, seguida de seis generaciones consecutivas de apareamientos hermano x hermana.

Los coeficientes de consanguinidad F_G en las ocho primeras generaciones (Falconer, 1990) y el esquema de obtención de las líneas son:

F_{-7}	0	(1 pareja)		
F_{-6}	0			
F_{-5}	0,250			
F_{-4}	0,375	0	(1 pareja)	
F_{-3}	0,500	0		
F_{-2}	0,593	0,250	0	(1 pareja)
F_{-1}	0,670	0,375	0	0———(5 parejas)
F_0	0,730	0,500	0,250	0———(20 parejas)

La obtención de los cuatro grupos se hizo secuencialmente para garantizar su contemporaneidad en el momento de la evaluación.

Con el fin de asegurar la disponibilidad de líneas a pesar de las pérdidas esperables por el aumento de la consanguinidad, en las generaciones -7, -4 y -2 se establecieron 120, 80 y 56 líneas (para alcanzar $F_0=0,73$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,25$, respectivamente), aunque sólo se utilizaron 16 líneas de cada tipo.

Una vez obtenidas las líneas se procedió a la evaluación del carácter viabilidad huevo-pupa. A continuación se llevó a cabo una generación de selección artificial para aumento de la expresión del carácter, seleccionando las cinco mejores hembras de las 20 de que consta cada línea ($p=5/20$).

Cada hembra seleccionada aportó cuatro hijos de cada sexo a la generación siguiente, evaluándose de nuevo el carácter en 20 hembras. Se evitó en todo momento el apareamiento entre hermanos. Para ello cada uno de los cuatro hijos de cada una de las cinco parejas, era apareado con una hembra hija de una pareja diferente de las cuatro restantes.

2.- EXPERIMENTO DE SELECCION

A.- ESTRUCTURA DE LAS LINEAS

Se trata de comparar los resultados de la selección artificial a largo plazo para aumento de la expresión del carácter viabilidad huevo-pupa en las tres estructuras poblacionales siguientes:

- 1.- Población subdividida en seis líneas inicialmente no consanguíneas ($F_0=0$), cada una de ellas formada por 20 parejas (población S_0).
- 2.- Población subdividida en seis líneas con consanguinidad inicial $F_0=0,25$, cada una de ellas formada por 20 parejas (población S_c).
- 3.- Población única no consanguínea ($F_0=0$) formada por 120 parejas (población U).

B.- OBTENCION DE LAS LINEAS

- Población S_0 : Una generación antes del comienzo de esta fase del experimento (G_{-1}) se tomaron al azar 48 individuos vírgenes de cada sexo de la población base. Cuatro días después se aparearon al azar individualmente. Con las 48 parejas se formaron seis grupos, compuestos cada uno de ellos

por ocho parejas tomadas al azar. De ellas sólo cinco formarían definitivamente parte de la línea, tomándose las tres restantes en precaución de posibles pérdidas. Cada una de las cinco parejas utilizadas aportaba cuatro hijos de cada sexo a la siguiente generación. Así resultaban seis líneas formadas cada una por 20 parejas.

- Población S_c: Dos generaciones antes del comienzo del experimento de selección se tomaron al azar 20 machos y 20 hembras vírgenes de la población base. Cuatro días después se aparearon al azar individualmente. De estas 20 parejas sólo seis darían origen, cada una de ellas por separado, a las seis líneas seleccionadas (el resto se ponía en precaución de posibles pérdidas). Cada pareja contribuía cinco hijos de cada sexo a la G₋₁. Cuatro días después estos hermanos eran cruzados individualmente aportando cada pareja cuatro machos y cuatro hembras a la generación siguiente. Así se obtuvieron en la G₀ las seis líneas con F₀=0,25, formadas por 20 parejas cada una.

- Población U: Se tomaron al azar 120 individuos vírgenes de cada sexo de la población base la misma generación de comienzo del experimento.

C.- SELECCION PARA AUMENTO DE LA VIABILIDAD

En cada generación, todas las líneas seleccionadas que formaban parte de las distintas estructuras poblacionales fueron evaluadas contemporáneamente.

La selección se comenzó en la generación 0 y continuó durante 21 generaciones en la población S₀ y durante 27 en

las poblaciones S_c y U.

1.- Poblaciones subdivididas. (S_0 y S_c)

La selección se llevó a cabo intralínea cada generación e interlíneas cada 4-5 generaciones:

a) Selección intralínea.

En cada una de las líneas se seleccionaban las cinco mejores hembras de las 20 evaluadas ($p=5/20$). Cada apareamiento aportaba cuatro individuos de cada sexo a la generación siguiente para contar de nuevo con 20 parejas y así sucesivamente.

b) Selección interlíneas.

Transcurridas 4-5 generaciones de selección intralínea, se seleccionaban las dos mejores líneas de las seis de que constaba cada uno de los tratamientos, de acuerdo con su media en las dos últimas generaciones. Cada línea seleccionada aportaba a la generación siguiente 60 individuos vírgenes de cada sexo (12 machos y 12 hembras por hembra seleccionada). Tras cuatro días dichos individuos fueron apareados recíprocamente y al azar. Cada una de las seis nuevas líneas se formaba con diez parejas tomadas aleatoriamente de cada uno de los apareamientos recíprocos, comenzándose a continuación un nuevo ciclo de selección intralínea.

2.- Población U.

Se seleccionaban las mejores 30 hembras de las 120 evaluadas ($p=30/120$, idéntica a la de las poblaciones subdivididas) durante 27 generaciones de selección para aumento de la expresión del carácter, aportando cada hembra

seleccionada ocho individuos (la mitad de cada sexo) a la generación siguiente. En la generación 22, a partir de 120 machos y 120 hembras vírgenes aportados por las 30 hembras seleccionadas de la línea U original y mediante una generación de apareamiento hermano x hermana, se obtuvo una línea denominada U_c que se seleccionó hasta la generación 27 por el mismo procedimiento que la línea U.

Excepto en la generación 23 de selección en las líneas S_c y en la línea U_c , en las que todos los apareamientos tuvieron lugar entre hermanos, se evitaron éstos siguiendo el esquema de apareamiento indicado en el apartado II.1. de material y métodos.

D.- SELECCION PARA DISMINUCION DE LA VIABILIDAD

Este tipo de selección será representado con el signo "-".

En la generación 15, de cada línea del experimento se derivó otra línea a partir de las cinco peores hembras en las líneas S_0 y en las líneas S_c , y de las 30 peores en la línea U. En las nuevas líneas se seleccionó para reducción de la expresión del carácter durante tres generaciones en las líneas S_0^- , durante siete en las líneas S_c^- y durante seis en la línea U^- . El esquema es idéntico al seguido en la selección intralínea para aumento. Hubo casos en que alguna hembra seleccionada no pudo aportar los cuatro hijos de cada sexo requeridos y, entonces, los necesarios fueron tomados de la descendencia de la hembra seleccionada inmediatamente

anterior a ella en valor fenotípico.

E.- RELAJACION DE LA SELECCION

En la generación 15 de selección para aumento, de entre el conjunto de hembras que no fueron seleccionadas ni para aumento ni para disminución de la expresión del carácter (10 por línea en las líneas S_c y 60 en la línea U) se tomaron aproximadamente 50 hijos de cada sexo que fueron introducidos en una botella. Tras mantener las líneas en estas condiciones durante 11 generaciones, se evaluó su viabilidad de la misma manera que se hacía en las líneas seleccionadas, esto es, a partir de 20 hembras en las líneas S_c y de 120 en la línea U.

F.- EVALUACION DE LA EFICACIA EN EL APAREAMIENTO DE LAS LINEAS

Este caracter fué evaluado en los siguientes casos:

- 1.- Líneas S_0 en la generación 20.
- 2.- Líneas S_c y S_c^- en la generación 19.
- 3.- Líneas U y U^- en la generación 20.
- 4.- Líneas S_c relajadas y Línea U relajada, tras 11 generaciones de relajación.

Así en cada estructura, la eficacia en el apareamiento de las líneas seleccionadas para aumento y para disminución se evalúa de forma contemporánea para evitar que el ambiente interfiera en la interpretación de los resultados.

Los 50 machos silvestres necesarios para la evaluación del caracter en cada línea fueron obtenidos al azar del conjunto de todos los machos de la línea en la generación de

evaluación.

G.- EVALUACION DE LA FECUNDIDAD DE LAS LINEAS

La evaluación de este carácter se realizó en las mismas líneas en que se hizo la de eficacia en el apareamiento. Las líneas S_0 , la línea U y la U^- se evaluaron en la generación 21, las líneas S_c y S_c^- en la generación 22 y las relajadas tras 11 generaciones de relajación. De nuevo las evaluaciones de las líneas seleccionadas para aumento y para disminución fue contemporánea en cada estructura poblacional.

Los 96 individuos de cada sexo por línea necesarios para la evaluación del carácter, fueron obtenidos al azar del conjunto de todos los de la línea en la generación de evaluación.

III.- METODOS DE ANALISIS1.- ESTIMA DE PARAMETROS GENETICOS EN EL EXPERIMENTO DE CONSANGUINIDAD

En cada una de las 16 líneas de cada grupo ($F_0=0$, $F_0=0,25$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,73$) se calculó la media en la G_0 (\bar{X}_0), en la G_1 (\bar{X}_1) y la de los individuos seleccionados en la G_0 (\bar{X}_s).

A partir de estos datos se obtuvo para cada línea:

- Diferencial de selección $S = (\bar{X}_s - \bar{X}_0)$

- Respuesta a la selección $R = (\bar{X}_1 - \bar{X}_0)$

Estos datos se presentan en la escala de medida.

La heredabilidad realizada se calculó en cada línea separadamente, a partir de los datos en la escala transformada $\left(\arcsen \sqrt{\% \text{ pupas emergidas}}\right)$, como el cociente entre la respuesta y el diferencial de selección ($h^2=R/S$).

En cada grupo de líneas se calcularon los promedios de los parámetros anteriores. Los correspondientes errores típicos fueron estimados en cada caso a partir de la varianza observada de las estimas del parámetro en las 16 líneas de que consta cada grupo.

En general:

$$E.T.(\bar{\hat{\theta}}) = \sqrt{\frac{\sigma_{n-1}^2}{n}}$$

siendo $\bar{\hat{\theta}}$ = valor medio de una estima

σ_{n-1}^2 = varianza de la estima en las repeticiones de un grupo

n = número de repeticiones por grupo(16)

La varianza fenotípica (V_p) del carácter se estimó en

cada línea a partir de los datos transformados en la generación 0, y la varianza aditiva (V_{AW}) de cada línea a partir de la h^2 y de la V_P de esa línea como $V_{AW} = h^2 V_P$. Asimismo se calcularon en cada grupo de líneas sus valores promedios y la varianza de las varianzas fenotípicas de las líneas (V_V). La significación de los valores promedios de S, R, h^2 y V_{AW} se contrastó mediante pruebas t de Student. Por el mismo método se comprobó la significación de la depresión consanguínea ($\bar{X}_{0(F_0)} - \bar{X}_{0(F_0=0)}$).

Los componentes intra (V_W) e interlíneas (V_B) de la varianza fenotípica se calcularon en cada grupo mediante un análisis de varianza jerárquico simple según el modelo:

$$X_{ij} = \mu + L_i + \varepsilon_{j(i)}$$

μ = media general.

L_i = efecto debido a la línea i-ésima.

ε_{ij} = efecto debido al individuo j-ésimo dentro de la línea i-ésima

El diseño fue ligeramente desequilibrado porque, en ocasiones, alguna de las hembras o no ponía o los huevos no llegaban al estado larvario. En ambos casos las observaciones correspondientes no fueron tenidas en cuenta en el análisis, puesto que estas situaciones no podían distinguirse de aquellas en las que no se había producido fecundación.

Los errores típicos de V_W y V_B se estimaron como:

$$E.T. \left(V_w \right) = \sqrt{\frac{2 \text{ MCE}^2}{N-n}}$$

$$E.T. \left(V_B \right) = \sqrt{\frac{1}{k^2} \left[\frac{2 \text{ MCB}^2}{n-1} + \frac{2 \text{ MCE}^2}{N-n} \right]}$$

donde MCE = media de cuadrados del error
 MCB = media de cuadrados del modelo
 N = número total de observaciones
 n = número de líneas (16)
 k = número de observaciones por línea

(Snedecor y Cochran, 1971)

2.- EXPERIMENTO DE SELECCION

Durante todas las generaciones de selección, tanto para aumento como para disminución de la viabilidad, se calculó en cada línea su media \bar{X}_G (en la escala de medida) y su varianza fenotípica $V_{P(G)}$ (a partir de los datos transformados). Los mismos cálculos se llevaron a cabo en cada línea relajada. A partir de estos datos se estimaron en cada estructura poblacional la viabilidad y varianza fenotípica medias en cada generación.

La heredabilidad realizada se estimó para cada línea en el primer ciclo de selección intralínea (generaciones 0 a 4) como la regresión de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado (en base a los datos en la escala transformada). A las estimas promedio correspondientes a las dos poblaciones subdivididas se les asocia el error típico empírico calculado a partir de las 6 estimas de línea. Al valor estimado para la población U se le asigna el error típico usual de un coeficiente de regresión lineal.

A.- COMPARACION DE LAS RESPUESTAS PARA AUMENTO OBTENIDAS BAJO
DISTINTAS ESTRUCTURAS POBLACIONALES

1.- Análisis de varianza

Para comparar los resultados de la selección obtenidos en las poblaciones subdivididas S_0 y S_c , se analizaron los datos transformados de las tres últimas generaciones de cada ciclo de selección intralínea y los de las seis últimas en el tramo final, según el modelo:

$$X_{ijk} = \mu + A_i + B_{j(1)} + C_k + AC_{ik} + BC_{j(1)k} + \varepsilon_{1(ijk)}$$

donde

A_i = Efecto medio de las estructuras poblacionales
(factor fijo).

$B_{j(1)}$ = Efecto medio de las líneas (factor aleatorio).

C_k = Generación (factor fijo).

Se trata de un conjunto de datos ligeramente desequilibrado ya que, al igual que en la primera fase, no se consideraron los correspondientes a parejas estériles.

2.- Método no paramétrico de Kruskal-Wallis

Este método se usa para comparar las respuestas obtenidas bajo las tres estructuras poblacionales analizadas (S_0 , S_c y U) en los mismos tramos que en el caso anterior. Este procedimiento se utilizó porque la línea U carecía de replicación y porque se espera que la varianza entre líneas sea menor en la línea U, donde no puede estimarse por falta de replicación. Se aplicó el análisis en cada una de las tres últimas generaciones de un mismo tramo o de las seis últimas

en el tramo final, utilizando como variable la media de cada línea. El estadístico utilizado fue:

$$H = \frac{12}{N(N+1)} \sum_{i=1}^k \frac{R_i^2}{n_i} - 3(N+1)$$

donde $i = 1, 2, 3$ representa las estructuras poblacionales

N = número total de observaciones

R_i = suma de rangos de las medias de las líneas de cada estructura

n_i = número de líneas por estructura

k = número de estructuras poblacionales (3)

(Milton y Tsokos, 1983)

Una vez realizado el análisis en cada generación del tramo, se sumaron los estadísticos correspondientes a cada una de ellas para comparar el valor resultante con el de una distribución χ^2 cuyos grados de libertad son la suma de los de cada generación del tramo ($k-1$).

B.- ANALISIS DE LA DIVERGENCIA

Para comparar los resultados de la selección para aumento y disminución de la expresión del carácter en cada una de las poblaciones subdivididas (S_0 y S_c), se utilizó la prueba de Wilcoxon de rangos con signo para muestras emparejadas. Se realizó este análisis no paramétrico porque la distribución de la divergencia en las líneas pertenecientes al mismo tratamiento no parecía ser normal.

Para englobar en el estudio las tres últimas generaciones de selección divergente, una vez obtenidos los estadísticos $W(-)$ (Milton y Tsokos, 1983) en cada generación,

se calculó uno global Z cuya distribución es asintóticamente normal (0,1) bajo la hipótesis nula.

$$Z = \frac{\sum_t W_{(-)t} - tn(n+1)/4}{\sqrt{tn(n+1)(2n+1)/24}}$$

t = número de generaciones englobadas
n = número de líneas

C.- VALORACION DE LA EFICACIA EN EL APAREAMIENTO

La eficacia en el apareamiento de los machos silvestres frente a los "sepia" se cuantificó a través de un índice de competitividad CI (Latter y Robertson, 1962; Sharp, 1982), que viene dado por $CI = \frac{Q}{P}$ siendo Q y P el número de hembras inseminadas por machos silvestres o sepia, respectivamente.

En cada una de las cuatro muestras de la línea U se obtuvo el CI y en cada una de las cuatro muestras de las líneas S_0 y S_c se calculó el valor $q = \frac{Q}{Q+P}$ (proporción de hembras inseminadas por machos silvestres). A partir de un valor promedio \bar{q} se calculó el índice de competitividad para cada línea de las poblaciones subdivididas

$$CI = \frac{\bar{q}}{1-\bar{q}}$$

Estos índices eran promediados para todas las líneas de cada estructura poblacional y dirección de selección o relajación, y su error típico se calculaba empíricamente. Tanto en las líneas S_c como en la línea U se realizaron comparaciones (utilizando pruebas t) entre los valores promedio de eficacia obtenidos seleccionando para aumento, para disminución y relajando la selección. En la línea U, dichos valores se refieren al valor medio de la única línea, obtenido a partir de sus cuatro réplicas.

D.- VALORACION DE LA FECUNDIDAD

A partir de las puestas individuales se obtuvo la fecundidad media de cada línea, y los promedios correspondientes a cada estructura poblacional y dirección de selección o relajación, con sus correspondientes errores típicos. Solamente se utilizaron aquellos datos pertenecientes a hembras fértiles (una o más larvas).

Las comparaciones entre los valores promedio de fecundidad se realizaron mediante pruebas t. En el caso de la línea U se refieren al valor medio de la única línea, basado en 96 observaciones.

RESULTADOS

I. - EXPERIMENTO DE CONSANGUINIDAD

Las tablas 1a y 1b muestran, para cada línea, su viabilidad media en las generaciones 0 (\bar{X}_0) y 1 (\bar{X}_1), el diferencial de selección aplicado (S) y la respuesta obtenida (R) tras una generación de selección para aumento de la viabilidad. Se muestra también la estima de estos parámetros promediada sobre las 16 líneas de cada grupo, con su correspondiente error típico.

Los valores de \bar{X}_0 con sus errores típicos aparecen representados en la gráfica 1. En ella se aprecia una depresión consanguínea significativa, lineal en F con una tasa de aproximadamente 1,30 pupas por cada 10% de aumento del coeficiente de consanguinidad (5,41% de la viabilidad media de las líneas inicialmente no consanguíneas), hasta que éste alcanza el valor 0,5. A continuación, la media crece ligera aunque no significativamente.

El diferencial de selección aplicado fué practicamente el mismo en los 4 grupos, oscilando este valor entre 5.42 ± 0.36 y 7.21 ± 0.42 . La intensidad de selección empírica aplicada en cada línea fue calculada como $i = S/\sigma_p$ (donde $\sigma_p = \sqrt{V_p}$), ambos datos en la escala de medida (V_p en anexo 1). El valor promedio de i fue significativamente distinto de cero y semejante en los cuatro tipos de líneas ($0,93 \pm 0,04$, $1,01 \pm 0,04$, $1,04 \pm 0,03$ y $0,99 \pm 0,05$ para las líneas $F_0=0$, $F_0=0,25$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,73$, respectivamente) y siempre significativamente menor del valor esperado cuando se selecciona el 25% de los individuos de una muestra pequeña ($i=1,214$) ($P<0,01$) (Becker, 1975), lo que puede atribuirse a

que la distribución fenotípica del carácter seleccionado presenta en la generación 0 una asimetría media de $-1,14 \pm 0,12$, $-0,93 \pm 0,22$, $-1,22 \pm 0,64$ y $-0,48 \pm 0,84$ en las líneas $F_0=0$, $F_0=0,25$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,73$, respectivamente (López-Fanjul, Gallego y Villaverde, 1991).

En cuanto a la respuesta obtenida fue positiva en todos los casos y significativa en las líneas $F_0=0$, $F_0=0,25$ y $F_0=0,50$. Las respuestas en las líneas $F_0=0,25$ y $F_0=0,50$ fueron semejantes entre sí y significativamente mayores (del orden del doble) que la obtenida en las líneas $F_0=0$. No obstante, la respuesta no consigue compensar la depresión previa.

Se observa que las líneas con mayor media inicial (\bar{X}_0) tienden a generar menor respuesta que las líneas con valores bajos de \bar{X}_0 . La correlación entre \bar{X}_0 y la respuesta (y su error típico bajo la suposición de que $\rho=0$) resultó ser claramente negativa en todos los casos ($-0,68 \pm 0,20$, $-0,94 \pm 0,09$, $-0,70 \pm 0,19$ y $-0,49 \pm 0,23$ en las líneas $F_0=0$, $F_0=0,25$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,73$, respectivamente).

Las estimas de la heredabilidad realizada (h^2) y de las varianzas fenotípica (V_P) y aditiva (V_{AW}) de cada línea, aparecen en las tablas 2a y 2b, calculadas a partir de los datos transformados. Paralelamente a lo ocurrido con la respuesta, la heredabilidad realizada y la varianza aditiva medias fueron significativamente distintas de cero en todos los tipos de líneas excepto en el cuarto. En el caso $F_0=0$, la heredabilidad resultó bastante considerable para un carácter próximo a eficacia biológica ($h^2=0,29$). Además, las

heredabilidades correspondientes a las líneas $F_0=0,25$ y $F_0=0,50$ resultaron ser del orden del doble o mayores que las obtenidas con $F_0=0$. El número de líneas con valores de heredabilidad bajo es más elevado cuando el coeficiente de consanguinidad inicial es nulo. Esta observación aparece reflejada en la gráfica 2 después de sustituir las estimas de h^2 que se salen del rango $(0,1)$ al límite más cercano, ya que la heredabilidad debe tomar valores dentro de dicho intervalo. Se puede observar que la mitad de las líneas $F_0=0$ presentan un valor de heredabilidad por debajo de $0,25$. Si juntamos las 32 líneas $F_0=0,25$ y $F_0=0,50$, alrededor del 25% de todas ellas presenta una heredabilidad por debajo de dicho valor. Por último, cuando el coeficiente de consanguinidad inicial es $0,73$ casi la mitad de las estimas de la heredabilidad son negativas y el 50% de las líneas presenta un valor de heredabilidad por debajo de $0,25$.

En la gráfica 3 se muestran los valores observados de la varianza aditiva media de cada grupo de líneas (con sus errores típicos asociados) así como los esperados bajo el modelo aditivo. Los valores observados son significativamente mayores que los esperados en las líneas $F_0=0,25$ y $F_0=0,50$ ($P<0,01$), aumentando con el coeficiente de consanguinidad hasta que éste toma el valor $F_0=0,50$. Dicho aumento se produce a una tasa de $16,46\%$ de la varianza aditiva de las líneas inicialmente no consanguíneas por cada 10% de aumento en F_0 , en lugar de disminuir linealmente como cabría esperar bajo el modelo aditivo. Posteriormente, la V_{AW} decae hasta un valor no significativamente distinto de cero cuando $F_0=0,73$.

Las varianzas fenotípicas intra (V_w) e interlíneas (V_B) así como la varianza de las varianzas fenotípicas de las líneas (V_v), obtenidas para cada grupo de líneas en la G_0 , se indican en la tabla 3.

La varianza fenotípica interlíneas (junto a su error típico) y los correspondientes valores esperados bajo el modelo aditivo (Wright, 1951) que asume $V_B = 2F_0 V_{AW(F_0=0)} + V_{EB}$ (siendo V_{EB} la varianza ambiental entre líneas) se presentan en la gráfica 4. La V_{EB} , supuesta común a todos los tratamientos (los cuales se analizan en contemporaneidad), se estimó como la V_B correspondiente a $F_0=0$. Puede observarse un aumento de V_B (inicialmente no significativa cuando $F_0=0$) que se ajusta razonablemente a las predicciones del modelo aditivo hasta un valor de $F_0=0,50$, y un posterior descenso para $F_0=0,73$.

La varianza de la varianza fenotípica de las líneas (V_v) también aumenta su valor con la consanguinidad (tabla 3).

TABLA 1A

Viabilidad media huevo-pupa en la G_0 (\bar{X}_0) y la G_1 (\bar{X}_1), diferencial de selección aplicado (S) y respuesta a la selección (R) en las líneas $F_0 = 0$ y $F_0 = 0,25$. (Datos sin transformar).

LINEA	LINEAS $F_0 = 0$				LINEAS $F_0 = 0,25$			
	\bar{X}_0	\bar{X}_1	S	R	\bar{X}_0	\bar{X}_1	S	R
1	21,80	22,30	6,20	0,50	18,67	21,36	6,93	2,69
2	22,84	26,85	6,56	4,01	21,06	23,24	5,94	2,18
3	24,20	25,61	5,40	1,41	16,65	24,11	5,95	7,46
4	23,35	28,33	6,25	4,98	15,72	25,35	6,48	9,63
5	21,63	24,35	6,97	2,72	11,75	22,93	6,05	11,18
6	26,84	24,90	2,96	-1,95	23,22	25,95	4,98	2,73
7	21,65	26,00	7,55	4,35	22,17	26,15	5,03	3,98
8	23,37	26,65	5,83	3,28	18,25	26,20	6,75	7,95
9	23,53	28,20	6,07	4,67	18,55	24,13	7,45	5,58
10	21,50	25,60	7,50	4,10	21,53	24,21	8,27	2,69
11	26,35	28,50	3,65	2,15	25,22	25,73	4,58	0,51
12	25,50	26,85	4,50	1,35	24,47	25,44	4,73	0,97
13	26,05	24,72	3,95	-1,33	24,75	24,05	5,25	-0,70
14	26,15	25,95	3,85	-0,20	21,32	24,70	6,88	3,38
15	24,90	26,22	4,31	1,33	25,44	25,17	4,56	-0,28
16	24,88	23,83	5,12	-1,05	20,59	24,46	8,61	3,87
MEDIA	24,03	25,93	5,42 **	1,90 **	20,59 **	24,57	6,15 **	3,99 **
E. T.	0,46	0,42	0,36	0,56	0,96	0,33	0,32	0,88

** $P < 0,01$

TABLA 1B

Viabilidad media huevo-pupa en la G_0 (\bar{X}_0) y la G_1 (\bar{X}_1), diferencial de selección aplicado (S) y respuesta a la selección (R) en las líneas $F_0 = 0,50$ Y $F_0 = 0,73$.
(Datos sin transformar).

LINEA	LINEAS $F_0 = 0,50$				LINEAS $F_0 = 0,73$			
	\bar{X}_0	\bar{X}_1	S	R	\bar{X}_0	\bar{X}_1	S	R
1	18,77	17,79	7,24	-0,98	13,56	15,06	6,04	1,50
2	15,40	22,24	11,40	6,84	21,42	20,00	5,58	-1,42
3	11,71	17,33	7,69	5,62	14,92	22,07	6,28	7,15
4	23,77	22,94	5,64	-0,82	21,47	19,21	6,13	-2,26
5	12,15	16,23	6,05	4,08	24,90	25,60	5,10	0,70
6	20,63	22,33	6,38	1,71	21,14	21,00	5,86	-0,14
7	18,10	24,78	6,90	6,68	19,06	22,94	5,54	3,89
8	9,63	23,43	5,98	13,80	12,25	24,08	7,75	11,83
9	10,57	20,94	9,63	10,37	22,58	26,22	6,82	3,64
10	20,00	26,39	8,40	6,39	18,95	23,05	7,45	4,10
11	23,11	25,82	5,50	2,72	17,67	21,42	6,33	3,75
12	17,42	19,68	7,18	2,26	22,95	19,22	5,85	-3,73
13	20,94	24,62	5,46	3,67	11,33	6,07	11,27	-5,27
14	13,86	13,95	8,54	0,09	26,88	22,27	3,13	-4,61
15	23,47	21,40	5,33	-2,07	20,41	17,77	6,99	-2,65
16	21,56	21,00	8,04	-0,56	13,29	19,22	12,91	5,93
MEDIA	17,57 **	21,30	7,21 **	3,74 **	18,92 **	20,33	6,81 **	1,40
E. T.	1,19	0,89	0,42	1,10	1,17	1,19	0,58	1,18

** P < 0,01

GRAFICA 1:
Depresión consanguínea de la viabilidad.

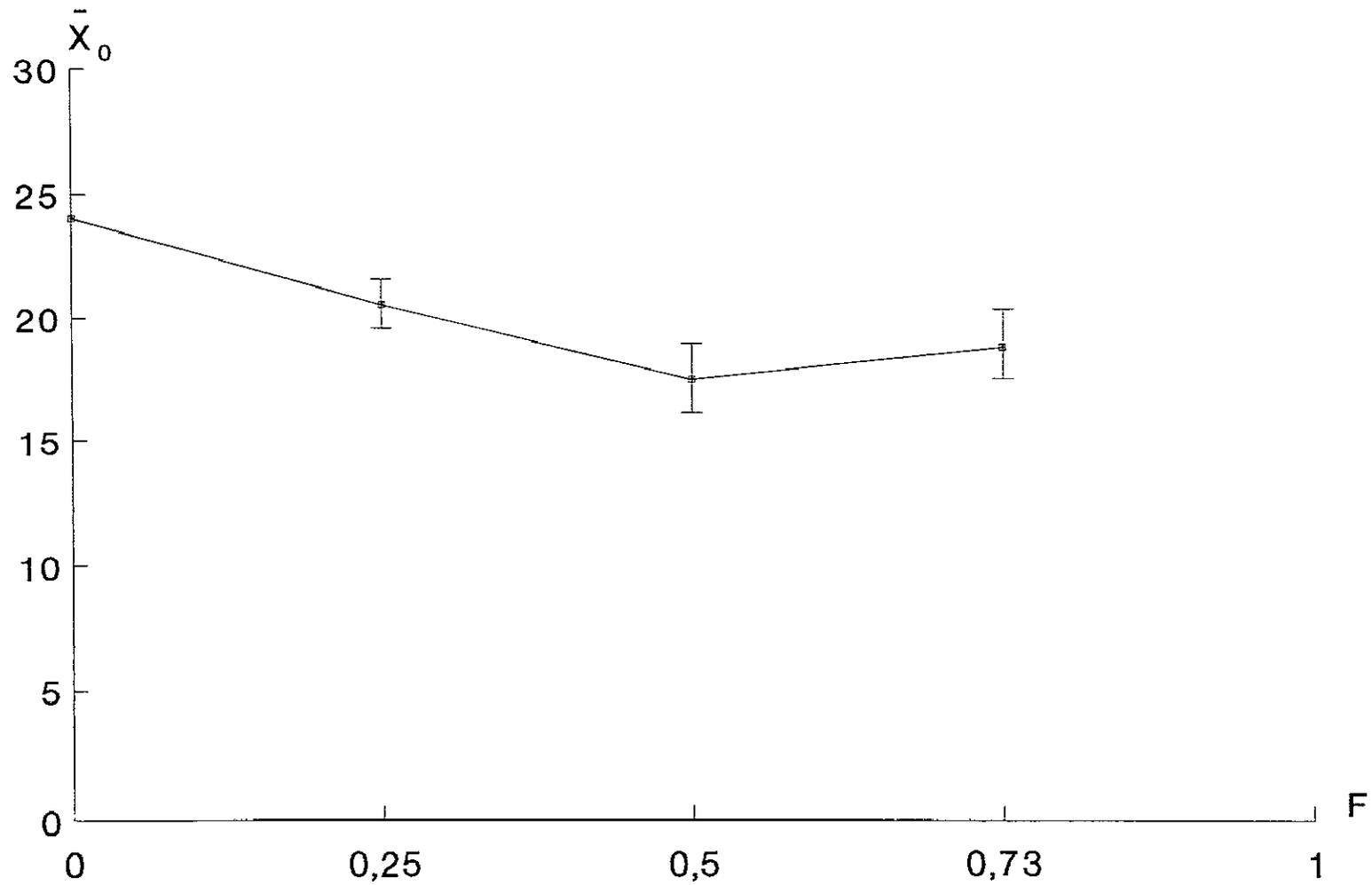


TABLA 2A

Heredabilidad realizada (h^2), varianza aditiva (V_{AW}) y varianza fenotípica (V_P) de la viabilidad en las líneas $F_0 = 0$ y $F_0 = 0,25$. (Datos transformados).

LINEA	LINEAS $F_0 = 0$			LINEAS $F_0 = 0,25$		
	h^2	V_P	V_{AW}	h^2	V_P	V_{AW}
1	0,23	189,76	43,50	0,46	133,02	61,58
2	0,66	289,45	192,11	0,66	315,74	209,70
3	0,48	201,95	95,92	1,74	103,24	179,15
4	0,69	281,07	194,59	1,97	151,02	297,12
5	0,19	263,40	49,74	1,99	111,10	220,65
6	-0,37	113,93	-41,99	0,43	166,51	72,25
7	0,33	263,44	85,67	0,59	95,49	56,20
8	0,55	313,04	171,15	1,41	162,76	229,33
9	0,67	288,04	191,76	0,77	277,70	214,62
10	0,65	350,81	229,24	0,40	641,23	255,38
11	0,46	193,61	88,30	0,09	206,29	19,08
12	0,15	372,52	56,28	0,25	187,05	47,59
13	-0,07	193,89	-13,68	-1,17	273,44	-47,06
14	0,09	143,57	12,62	0,56	301,89	170,17
15	0,19	202,22	38,35	0,10	293,38	30,21
16	-0,23	308,60	-71,91	0,30	432,98	130,89
MEDIA	0,29**	248,08	82,60**	0,72**	240,80	134,18**
E. T.	0,08	18,40	22,81	0,17	35,59	25,24

** $P < 0,01$

TABLA 2B

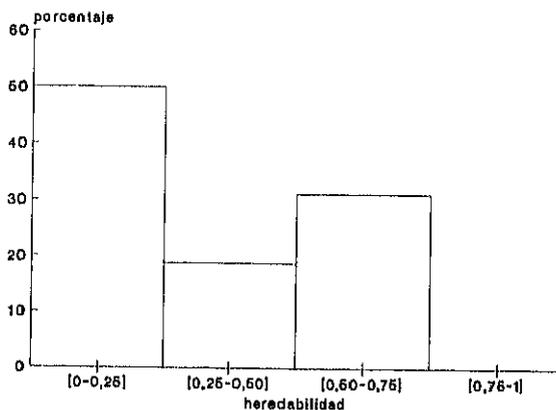
Heredabilidad realizada (h^2), varianza aditiva (V_{AW}) y varianza fenotípica (V_P) de la viabilidad en las líneas $F_0 = 0,50$ y $F_0 = 0,73$. (Datos transformados).

LINEA	LINEAS $F_0 = 0,50$			LINEAS $F_0 = 0,73$		
	h^2	V_P	V_{AW}	h^2	V_P	V_{AW}
1	0,27	408,92	108,57	0,62	270,12	166,76
2	0,52	539,39	279,87	0,23	316,52	72,10
3	0,60	214,50	128,51	1,67	222,06	371,28
4	-0,01	237,33	-2,55	-0,29	383,96	-111,83
5	0,63	113,62	71,17	-0,25	432,12	-106,26
6	0,54	192,30	103,81	-0,48	225,89	-107,30
7	0,59	313,58	186,26	0,44	181,71	80,58
8	2,08	168,60	350,15	0,80	681,12	544,00
9	1,03	430,38	441,18	0,42	317,90	132,07
10	0,84	422,14	354,61	0,67	239,14	159,31
11	0,37	188,65	70,25	0,67	196,13	131,63
12	0,42	192,64	81,58	-0,49	175,69	-85,33
13	1,00	314,43	312,96	-0,62	311,01	-191,78
14	0,03	445,18	12,67	-0,75	172,32	-128,40
15	-0,38	171,90	-65,22	-0,36	269,60	-97,88
16	-0,05	455,19	-22,34	0,46	592,71	271,26
MEDIA	0,53**	300,55	150,72**	0,17	311,75	68,77
E.T.	0,14	33,03	38,25	0,17	36,94	51,51

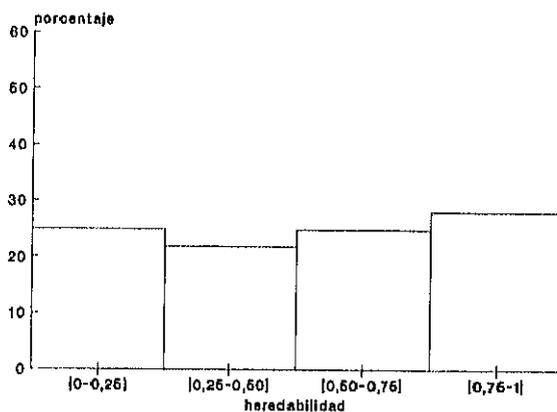
** $P < 0,01$

GRAFICA 2: Distribución de frecuencias (x100) para la heredabilidad.

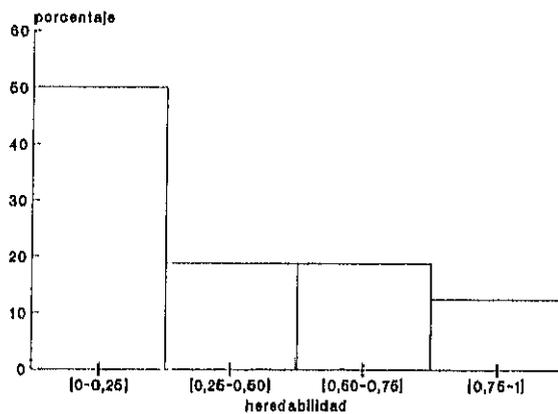
Líneas $F_0=0$.



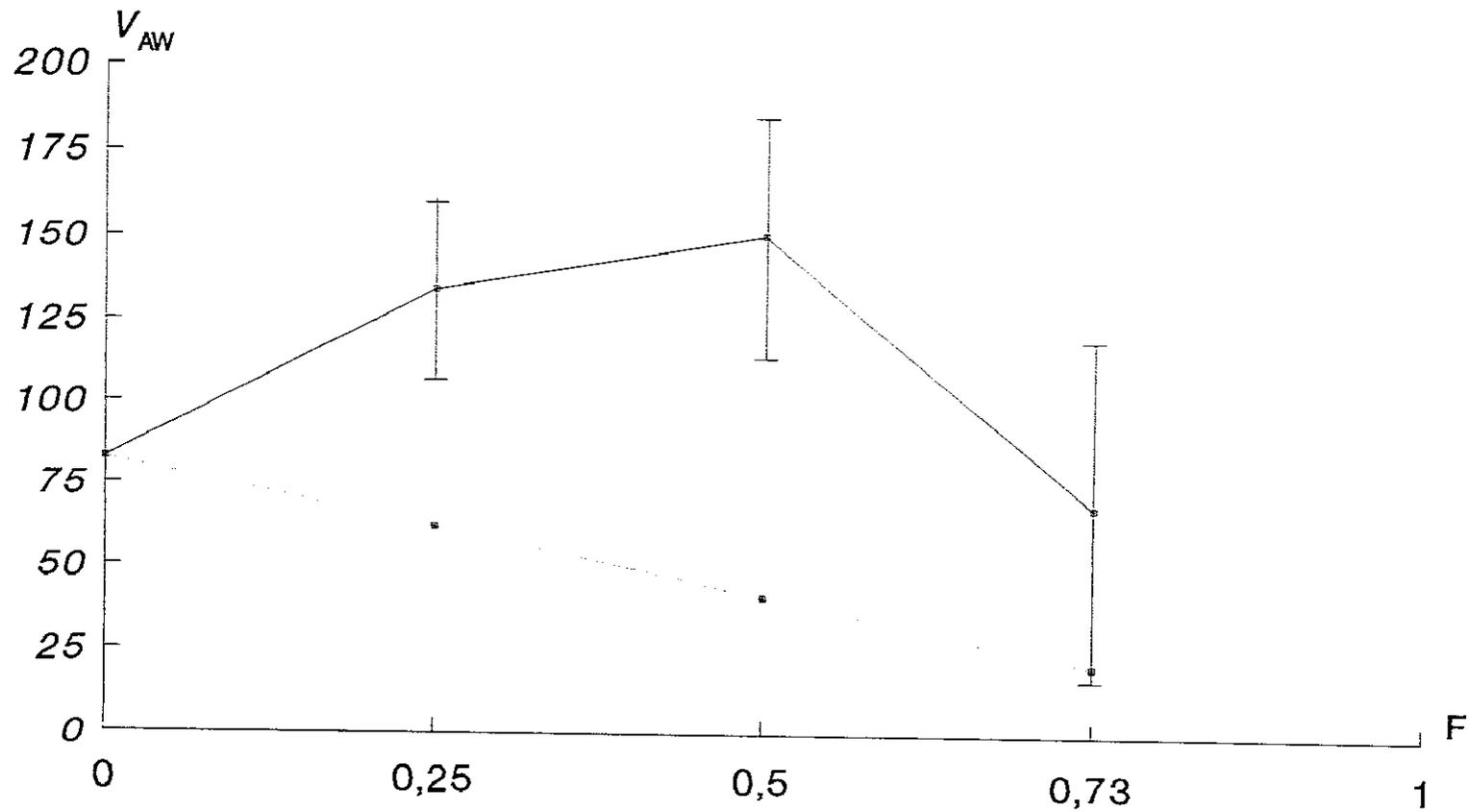
Líneas $F_0=0,25 + F_0=0,50$.



Líneas $F_0=0,73$.



GRAFICA 3:
Varianza aditiva media de la viabilidad.



—•— Observado •— Esp. Modelo aditivo

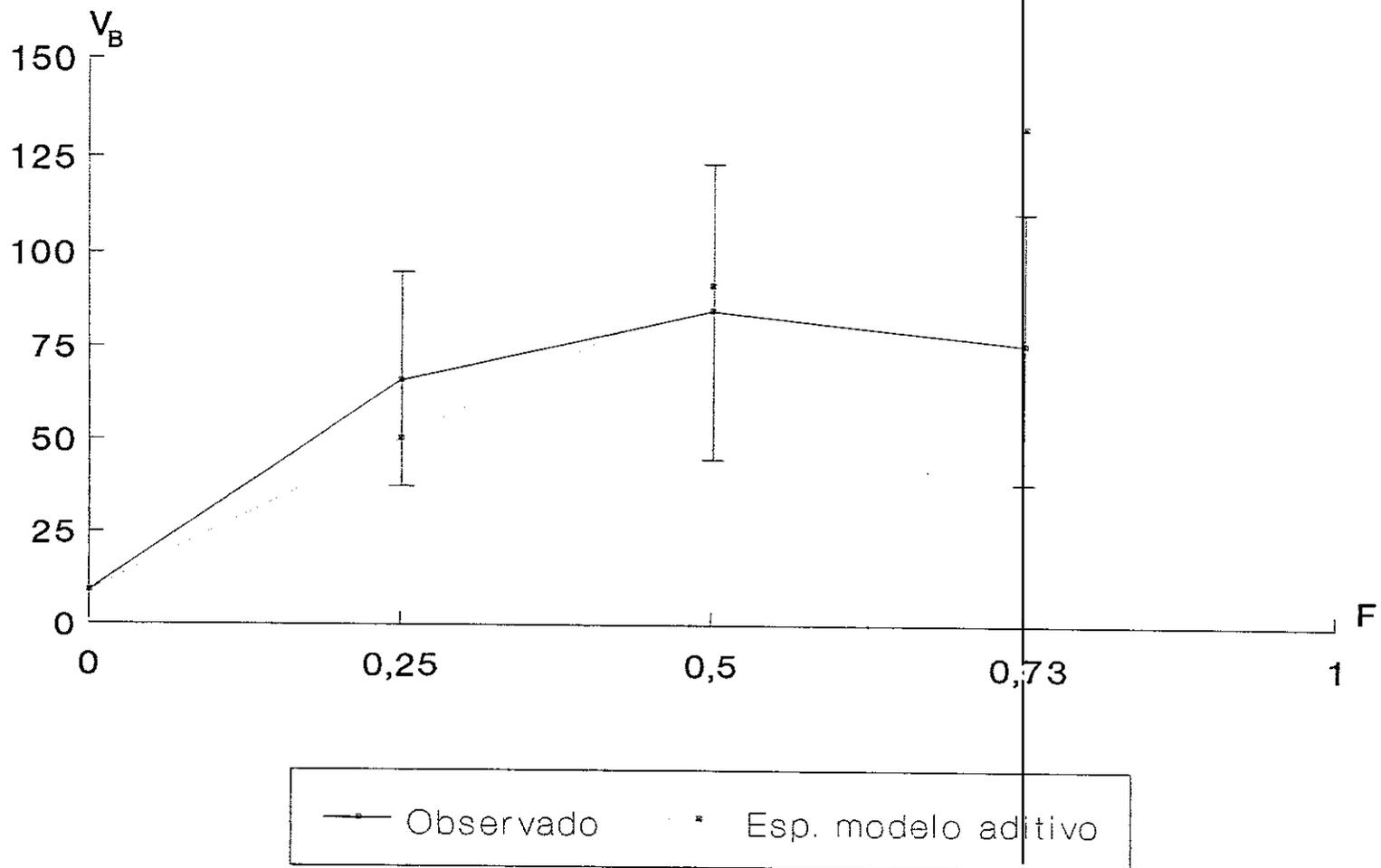
TABLA 3

Varianza fenotípica intralínea (V_W), varianza interlíneas (V_B) y varianza de la varianza fenotípica de las líneas (V_V) en la G_0 para distintos valores del coeficiente de consanguinidad inicial.

	V_W	V_B	V_V
LINEAS $F_0 = 0$	247,50 ± 20,38	9,03 ± 8,02	5416,04
LINEAS $F_0 = 0,25$	243,73 ± 20,90	65,93 ± 28,97**	20269,10
LINEAS $F_0 = 0,50$	299,70 ± 26,70	84,91 ± 37,58**	17454,37
LINEAS $F_0 = 0,73$	308,11 ± 27,18	75,90 ± 34,36**	21837,62

** P < 0,01

GRAFICA 4:
Varianza fenotípica interlíneas de la
viabilidad.



II. - EXPERIMENTO DE SELECCION

1.- RESPUESTA A LA SELECCION PARA AUMENTO DE LA VIABILIDAD

En la gráfica 5 aparece representada la viabilidad media (escala de medida) de cada estructura poblacional por generación de las líneas seleccionadas para aumento de la expresión del carácter (S_0 , S_c y U). Las generaciones en que se practicaba selección interlíneas seguida de cruzamiento de las líneas seleccionadas se indican con una flecha.

En todos los casos se observa una clara respuesta inicial. La heredabilidad realizada media durante el primer ciclo de selección intralínea (generaciones 0-4) en ambas poblaciones no consanguíneas ($h^2(U) = 0,19 \pm 0,07$, $h^2(S_0) = 0,29 \pm 0,03$) no fue significativamente distinta de la estima obtenida en el experimento de consanguinidad ($h^2_{(r_0=0)} = 0,29 \pm 0,08$). La heredabilidad realizada de las líneas S_c ($h^2(S_c) = 0,23 \pm 0,14$) es muy inferior a la correspondiente estima previa ($h^2_{(F_0=0,25)} = 0,72 \pm 0,17$) y del orden de la esperada en las poblaciones no consanguíneas. Al completar este primer ciclo (generación 4), todas las poblaciones habían alcanzado la mayoría (aproximadamente el 75%) de la respuesta total final (generación 27). La media de las líneas S_0 y U al final del primer ciclo es semejante, quedando por detrás las líneas S_c , cuya media inicial (\bar{X}_0) era inferior.

Sólo en el segundo ciclo (generaciones 5-8) se detectó una superioridad significativa ($P < 0,01$) de las líneas S_c , tanto por análisis de varianza (tabla 4) como por el test de Kurskal-Wallis (tabla 5). Durante este periodo, la media de la línea U fue siempre inferior a la de las líneas S_0 , aunque

tal diferencia no resultó significativa.

En el tercer tramo (generaciones 9-13), las líneas S_0 alcanzan la media de las S_c , manteniendo ambas una ventaja pequeña pero consistente sobre la línea U.

A largo plazo (generaciones 19-27), las tres estructuras poblacionales alcanzan el mismo límite a la selección debido a que la línea U experimenta una respuesta tardía entre las generaciones 17 y 19. Las líneas S_c no consiguen superar dicho límite pese a que en la generación 23 los apareamientos fueron hermano x hermana.

La evolución de la línea U_c (réplica obtenida de la línea U en la generación 22 y sometida a apareamiento hermano x hermana en la 23) no es sustancialmente distinta de la de la línea U original.

En la generación 21, considerando los resultados de la selección divergente (vease más adelante), se eliminaron del experimento las seis líneas S_0 .

En la gráfica 6 se representa la viabilidad media de las líneas individuales dentro de cada una de las poblaciones subdivididas S_0 y S_c . Las dos líneas seleccionadas cuando se llevó a cabo selección interlíneas (recuérdese que el criterio de selección fué la media de la línea en las dos últimas generaciones del tramo) fueron la 5 y la 6 (G=3 y 4), la 2 y la 3 (G=7 y 8) y la 1 y la 4 (G=12 y 13) de las líneas S_0 y la 1 y la 2 (G=3 y 4), la 1 y la 2 (G=7 y 8) y la 4 y la 5 (G=12 y 13) de las líneas S_c . Al final del primer ciclo la varianza interlíneas de las líneas S_c fue más elevada que la de las S_0 , lo cual concuerda con la superioridad de las

líneas S_c en el segundo ciclo de selección. En 15 generaciones de las 22 en que se evaluó la población S_0 , la varianza de las medias de las líneas fue en esta población inferior a la de la población S_c (gráfica 7).

La evolución de la varianza fenotípica interna media de cada estructura poblacional a lo largo del experimento, aparece representada en la gráfica 8 (datos transformados). La varianza fenotípica inicial de las líneas disminuyó hasta quedar aproximadamente sólo un 25% del total (generación 27) al final del primer ciclo, coincidiendo con la consecución de la mayoría de la respuesta total. Posteriormente se observó una disminución de la varianza media de la línea U asociada con su respuesta tardía (generaciones 17-19).

2.- SELECCION DIVERGENTE

En la gráfica 9 se pueden observar los valores obtenidos de la viabilidad media cuando se selecciona para aumento y disminución de la expresión de este carácter en cada estructura poblacional a partir de la generación 15. Se observa una divergencia clara y acelerada entre las líneas seleccionadas para aumento y disminución tanto en las líneas S_c como en la línea U, alcanzando las líneas seleccionadas para disminución una media inferior incluso a la media inicial de la población. Este fenómeno fue mucho más acusado en la línea U. En ninguno de los dos casos (S_c^- y U^-) se había alcanzado el límite para disminución cuando se suspendió la selección. Tal divergencia no se aprecia en las líneas S_0 . Este resultado indica que dichas líneas carecían a efectos

prácticos de variabilidad genética, por lo que fueron eliminadas del experimento. Los resultados de la prueba de Wilcoxon de rangos con signo para muestras emparejadas se presentan en la tabla 6, donde se observa que la divergencia sólo es significativa en las líneas S_c . Esta prueba no es aplicable a la población U por consistir de una sola línea, pero es evidente su divergencia en la representación gráfica.

En la gráfica 10 se reflejan los resultados para cada una de las seis líneas dentro de cada tratamiento S_0^- y S_c^- , con el correspondiente valor medio de las líneas seleccionadas para aumento en cada caso (trazo grueso). Se observa, como en la selección para aumento de la viabilidad, una progresiva separación entre las líneas S_c^- con el paso de las generaciones.

Los cambios en varianza fenotípica interna media durante la selección divergente en cada una de las tres estructuras a partir de la generación 15 se representan en la gráfica 11. Tanto en las líneas S_c^- como en la línea U^- se produce un aumento de la varianza fenotípica coincidiendo con la aceleración de la respuesta para disminución. Posteriormente, dicha varianza disminuye en la línea U^- , donde la respuesta a la selección para disminución fue mucho más acusada.

3.- RELAJACION

En la generación 26 (tras 11 generaciones de relajación) se evaluó la viabilidad de las líneas relajadas, obteniéndose una media de $20,60 \pm 1,08$ para las líneas S_c y

de $22,25 \pm 0,48$ para la línea U. Estos valores fueron significativamente menores que los de las correspondientes líneas seleccionadas para aumento en la generación 26 ($24,80 \pm 0,31$ y $24,73 \pm 0,69$, respectivamente). De todos modos, no es posible descartar la existencia de efectos del ambiente materno sobre la viabilidad evaluada en las líneas relajadas, pues las hembras utilizadas para medir la puesta de estas líneas habían sido criadas en condiciones de alta densidad, lo cual puede haber reducido la viabilidad de sus hijos.

Las líneas S_0 no fueron sometidas a relajación porque al realizar selección divergente no se observó en ellas variabilidad genética para el carácter seleccionado.

4.- EFICACIA EN EL APAREAMIENTO (CI) Y FECUNDIDAD

A.- LINEAS SELECCIONADAS PARA VIABILIDAD

Los resultados para cada estructura poblacional se presentan en la tabla 7.

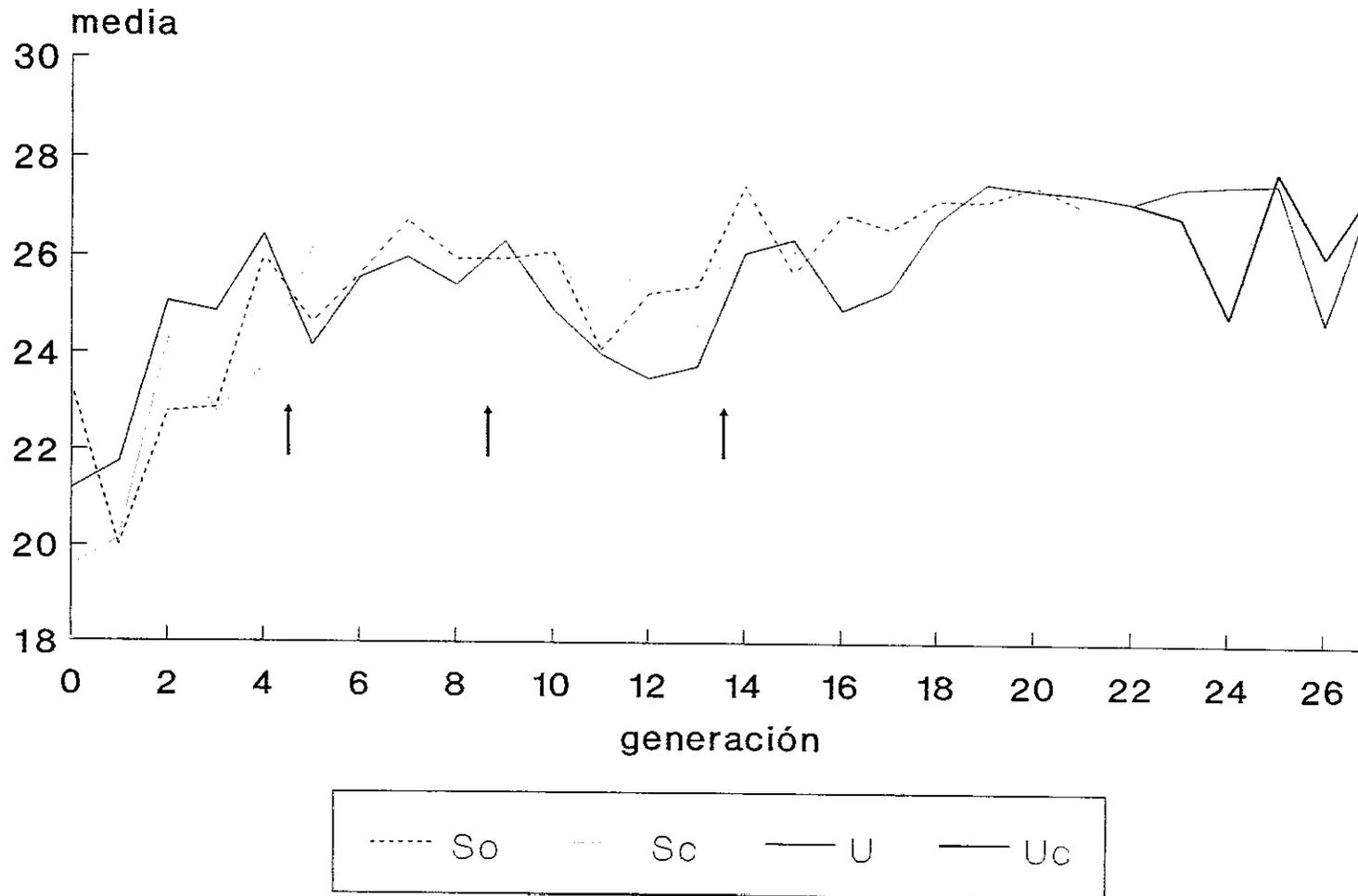
Pese a que la viabilidad final fue semejante en las tres estrategias al seleccionar para aumento de la expresión de dicho carácter, los valores de fecundidad y eficacia en el apareamiento fueron bien diferentes. Al seleccionar para baja viabilidad solo se detectaron cambios significativos en dos casos: la fecundidad de la población subdividida S_c disminuye ($P < 0,05$) y en la línea U se reduce ($P < 0,01$) la eficacia en el apareamiento (CI).

B.- LINEAS RELAJADAS PARA VIABILIDAD

La evaluación de estos caracteres se realizó en las líneas relajadas también en la generación 26 y los resultados aparecen en la tabla 7 junto con los de las líneas seleccionadas.

Se observa que la relajación, además de disminuir la viabilidad en los dos tipos de estructura analizados, disminuye también significativamente ($P < 0,01$) la fecundidad en ambos casos, mientras que el CI no se ve afectado. De nuevo no puede descartarse el ambiente materno como causa de esta disminución.

GRAFICA 5:
Respuesta a la selección para aumento de
la viabilidad.



↑ cruce líneas seleccionadas

TABLA 4

Valores de las medias de cuadrados y significación de las correspondientes fuentes de variación para los cuatro análisis de varianza de la respuesta de las poblaciones subdivididas (tratamiento A con dos niveles: S_0 y S_c).

FUENTE DE VARIACION	TRAMO 1 (generaciones 2-4)	TRAMO 2 (generaciones 6-8)	TRAMO 3 (generaciones 11-13)	TRAMO 4 (generaciones 16-21)
TRATAMIENTO (A)	11,00	2864,00 **	73,25	645,00
LINEA (B)	2065,33 **	172,05	634,20 **	220,65
GENERACION (C)	1494,88	96,13	571,88	259,00
INTERACCION (A)x(C)	1370,88	393,88	884,38 *	736,90 *
INTERACCION (B)x(C)	530,50 **	135,23	201,39	239,27

* $P < 0,05$

** $P < 0,01$

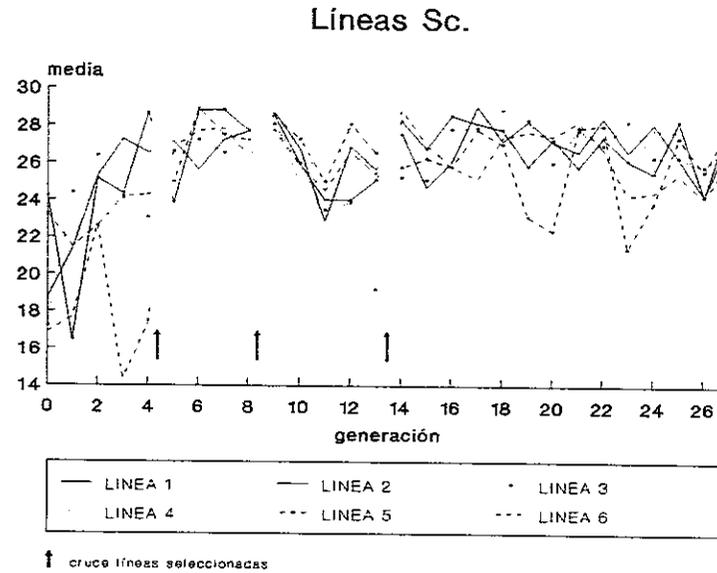
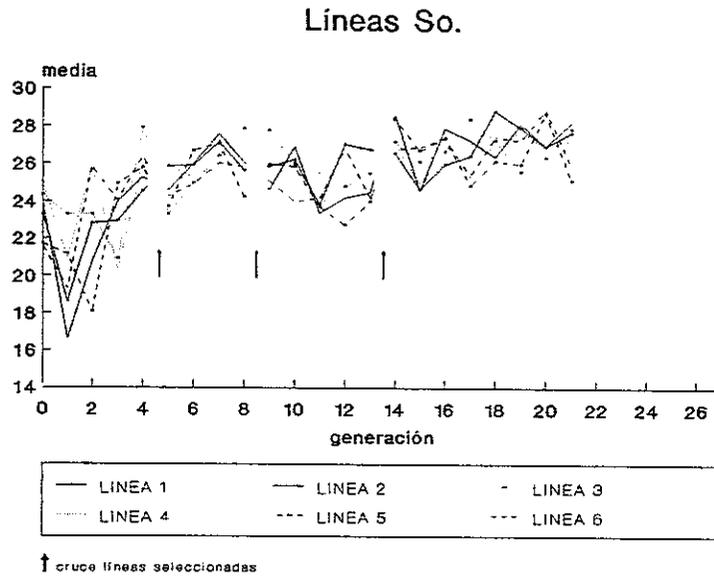
TABLA 5

Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para comparar las respuestas bajo las tres estructuras poblacionales.

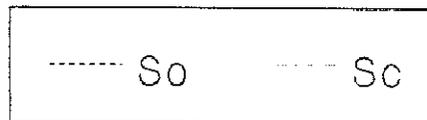
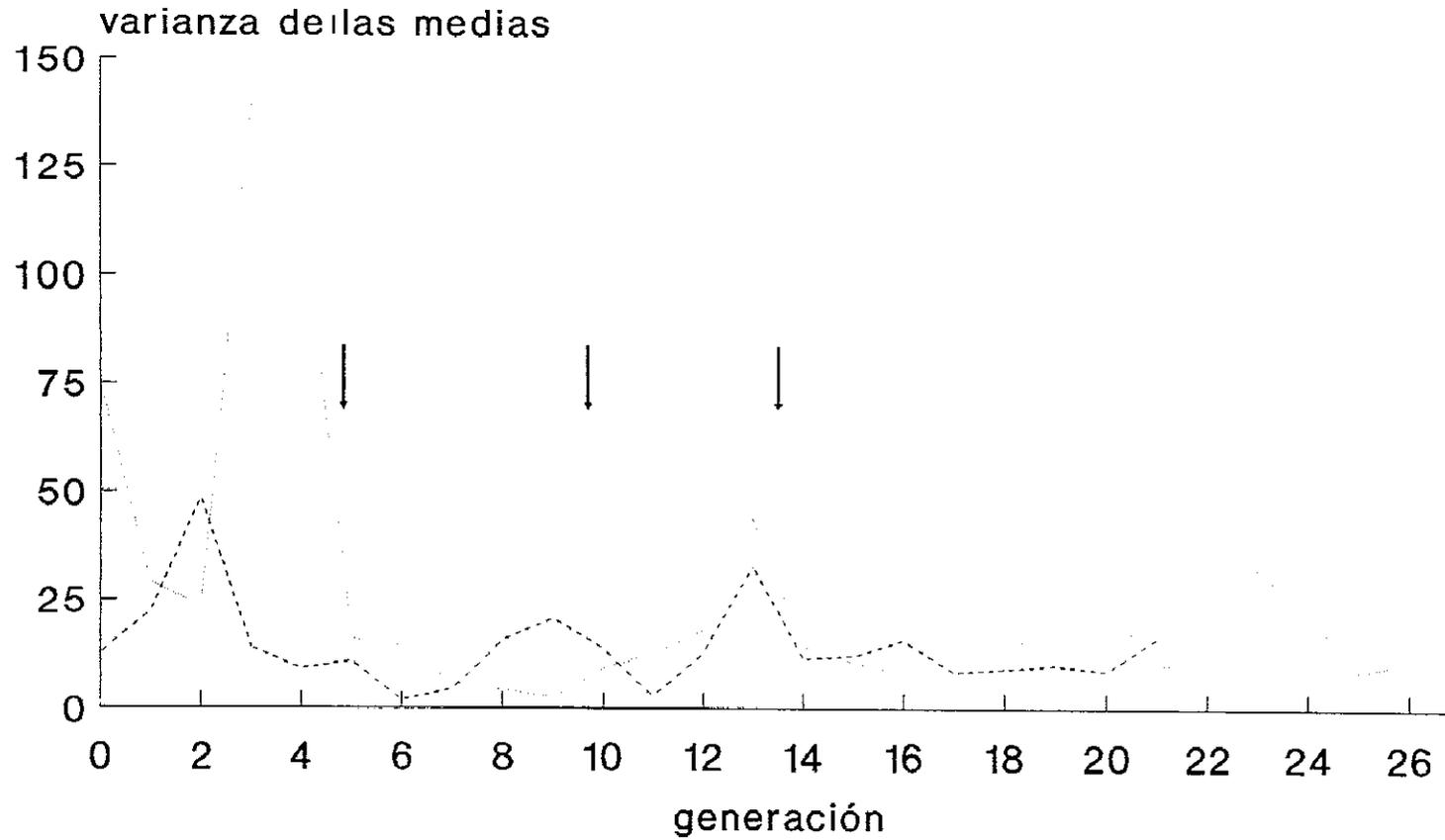
	TRAMO 1 (generaciones 2-4)	TRAMO 2 (generaciones 6-8)	TRAMO 3 (generaciones 11-13)	TRAMO 4 (generaciones 16-21)
ESTADISTICO H	3,91	18,29 **	4,77	10,25

** P < 0,01

GRAFICA 6:
 Respuesta a la selección para aumento de las líneas
 individuales.

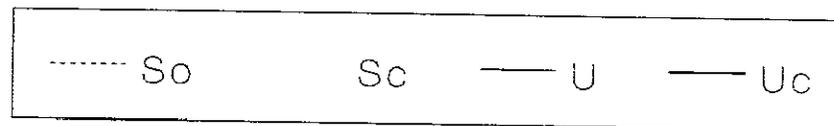
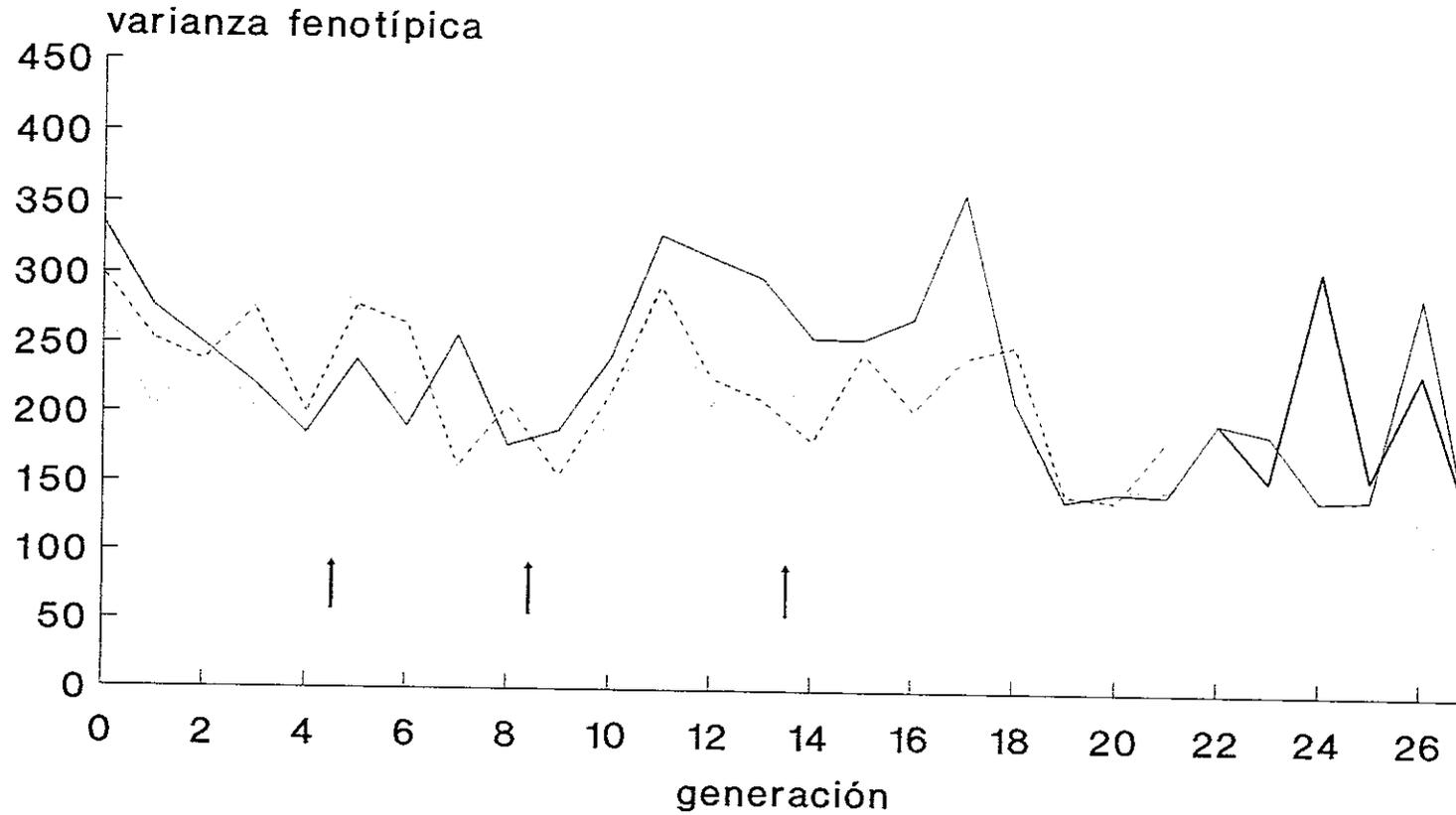


GRAFICA 7:
Varianza de las medias de las líneas
So y Sc.



↑ cruce líneas seleccionadas

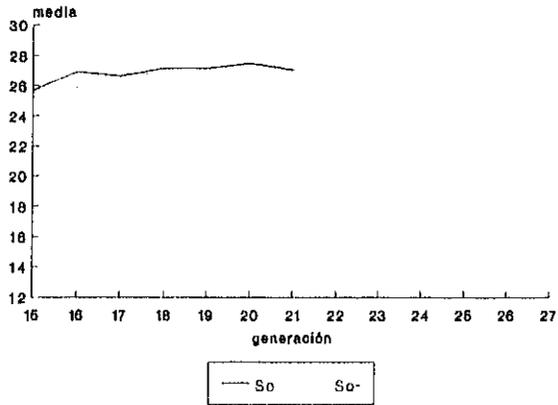
GRAFICA 8:
Evolución de la varianza fenotípica
media. Selección para aumento.



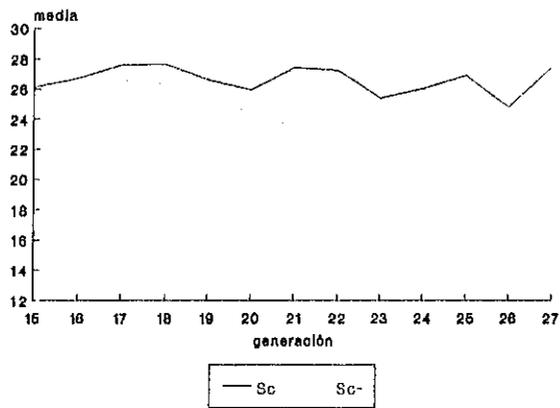
↑ cruce líneas seleccionadas

GRAFICA 9: Respuesta a la selección divergente.

Líneas So.



Líneas Sc.



Línea U.

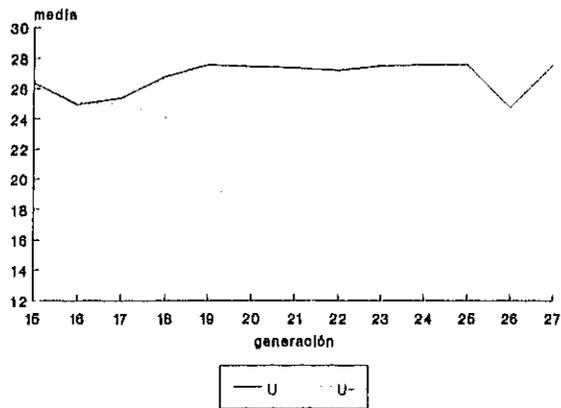


TABLA 6

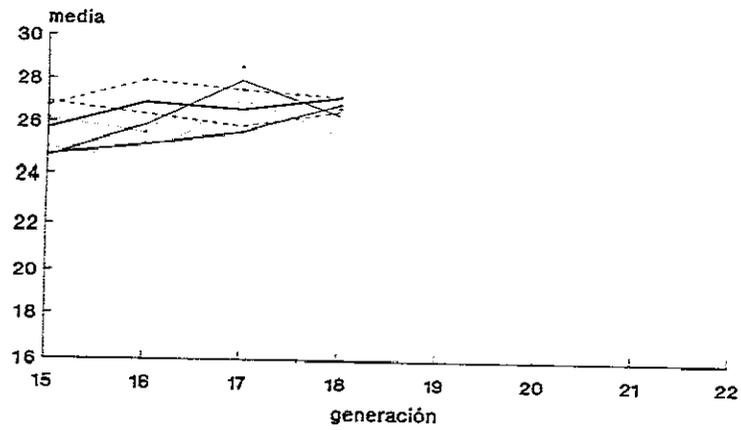
Resultados de la prueba de rangos con signo de Wilcoxon para analizar la respuesta a la selección divergente.

	LINEAS S ₀	LINEAS S _c
ESTADISTICO Z	-1,52	-3,57**

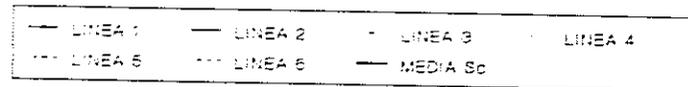
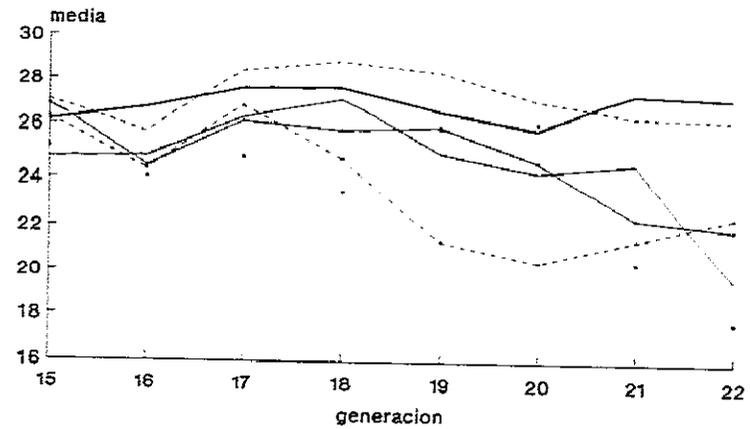
** P < 0,01

GRAFICA 10:
 Respuesta a la selección para disminución de las líneas
 individuales.

Líneas So-

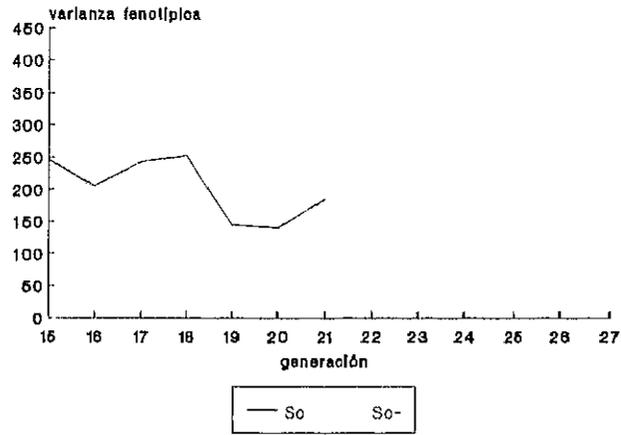


Líneas Sc-

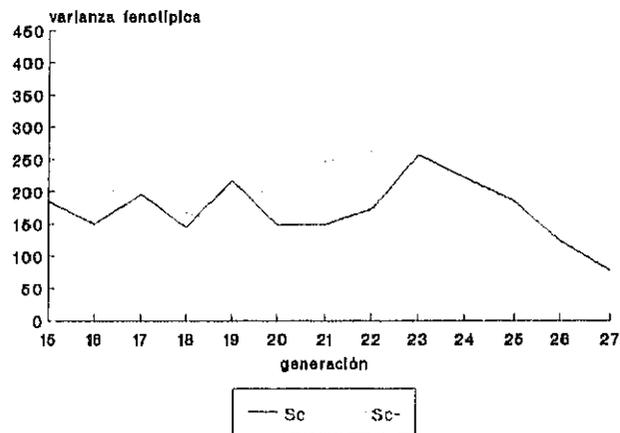


GRAFICA 11: Varianza fenotípica media. Selección divergente.

Líneas So.



Líneas Sc.



Línea U.

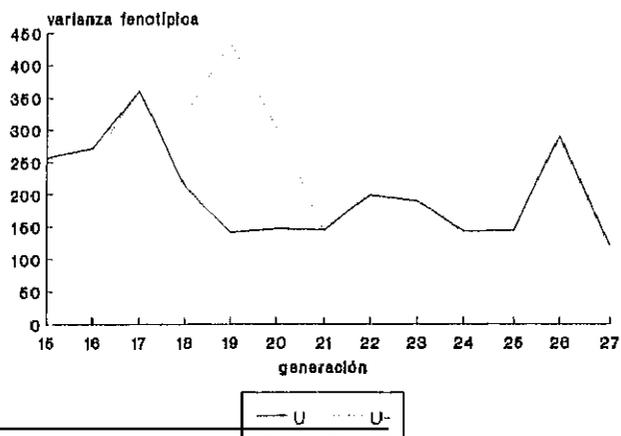


TABLA 7

Valores de los componentes de eficacia biológica en las líneas seleccionadas y relajadas para viabilidad.

	CI \pm SE _{CI}	FECUNDIDAD MEDIA
LINEAS S ₀	1,60 \pm 0,09	40,62 \pm 4,64
LINEAS S _C RELAJADAS	2,99 \pm 0,27	29,63 \pm 1,58
LINEAS S _C	2,47 \pm 0,34	56,86 \pm 2,00
LINEAS S _C ⁻	3,32 \pm 0,46	49,59 \pm 2,04
LINEA U RELAJADA	2,77 \pm 0,85	14,52 \pm 1,36
LINEA U	3,04 \pm 0,24	37,49 \pm 1,07
LINEA U ⁻	1,74 \pm 0,11	40,23 \pm 1,39

* \updownarrow diferencias significativas al 95%

** \updownarrow diferencias significativas al 99%

DISCUSSION

I.- EXPERIMENTO DE CONSANGUINIDAD

Los resultados del experimento de consanguinidad para el carácter viabilidad huevo-pupa en *Drosophila melanogaster* pueden ser convenientemente divididos en dos partes: los correspondientes a las líneas cuyo coeficiente de consanguinidad inicial era menor o igual a $1/2$, y los de las líneas con $F_0=0,73$.

Del primer conjunto de datos se obtienen las siguientes observaciones:

- 1.- Considerable depresión consanguínea, lineal en F.
- 2.- Moderada heredabilidad en las líneas $F_0=0$ ($h^2=0,29 \pm 0,08$), posteriormente confirmada en el experimento de selección.
- 3.- Incremento de la varianza aditiva intralínea (V_{AW}), que conlleva un aumento en respuesta y heredabilidad con el coeficiente de consanguinidad.
- 4.- Ascenso paralelo de la varianza interlíneas V_B .

La existencia de depresión consanguínea indica la segregación de loci con efectos no aditivos en la población base. No obstante, el valor de la heredabilidad en dicha población (relativamente importante para un carácter tan relacionado con eficacia biológica), hace pensar también en la presencia de genes con efectos aditivos considerables.

El aumento en V_{AW} con la consanguinidad podría indicar la existencia de genes con alelos recesivos a baja frecuencia inicial (Robertson, 1952) y también con epistasia aditiva x aditiva (Goodnight, 1988), si bien este último modelo de acción génica no explica la depresión consanguínea observada.

En ambos casos, el incremento esperado de la varianza genética interlíneas (V_B) con la consanguinidad, expresada en términos relativos a la varianza aditiva inicial de la población (V_0), es mayor que para acción génica aditiva. Sin embargo, el aumento observado en V_B es del orden del esperado bajo el modelo aditivo. El aumento observado de la varianza de la varianza fenotípica de las líneas (V_V) es cualitativamente consistente con cualquier tipo de acción génica (Avery y Hill, 1977).

El modelo más sencillo capaz de explicar este conjunto de resultados corresponde a la segregación simultánea de dos tipos de loci. Los primeros, con efectos fundamentalmente aditivos, darían cuenta de casi toda la varianza aditiva inicial de la población y, por tanto, de la mayoría del aumento en V_B esperable bajo consanguinidad. Los segundos serían deletéreos recesivos a frecuencia inicial baja. Estos apenas contribuirían a V_0 , pero serían responsables del exceso en V_{AW} (respecto de las predicciones del modelo aditivo) observado bajo consanguinidad, así como de la depresión. Esta descripción cualitativa puede fácilmente cuantificarse de modo que prediga los resultados obtenidos (Crow y Kimura, 1970). Así, los valores de V_{AW} y V_B correspondientes a $F_0=0,25$ (presumiblemente los menos afectados por la selección natural), serían los esperables si algo menos del 10% de V_0 fuese atribuible a alelos recesivos con frecuencia inicial q_0 del orden de 0,1. El valor observado de D^2/V_0 (siendo D la depresión consanguínea; V_0 en la escala de medida en anexo 1) sugiere más de 10

(aproximadamente 16) de tales recesivos, y efectos grandes (más de una desviación típica de diferencia entre los valores de los homocigotos). De todos modos estas aproximaciones numéricas no pasan de ser una verificación de que la propuesta cualitativa previa es coherente con la teoría, pues descansan sobre suposiciones simplistas acerca de la equivalencia de los loci y sobre estimas de parámetros (V_0 , D , V_{AW} y V_B) que tienen importantes errores típicos.

Alternativamente los resultados pueden explicarse sin acudir a la existencia de clases diferenciadas de loci. Así la segregación exclusiva de loci equivalentes con alelos recesivos a frecuencia inicial 0,3 es también compatible con nuestras observaciones (Bryant, McCommas y Combs, 1986; Bryant, Combs y McCommas, 1986; Robertson, 1952). Sin embargo, la asociación empírica general entre acción génica recesiva y efectos deletéreos sobre eficacia biológica, hace esta hipótesis más improbable. Además en este caso, la D^2/V_0 observada para $F_0=0,25$ requeriría del orden de 70 loci, lo que no es coherente con el rápido cese de la respuesta observado en el experimento de selección.

También la correlación negativa entre la media inicial (\bar{X}_0) y la respuesta es esperable cuando la depresión consanguínea es causada por alelos recesivos desfavorables a frecuencia baja en la población inicial. De hecho, debido a dicha depresión, las líneas consanguíneas siguen manteniendo una media inferior a la de las líneas no consanguíneas tras una generación de selección.

Nuestras observaciones no se alejan de las obtenidas

previamente en otras poblaciones de *Drosophila melanogaster*. En general, la depresión consanguínea era algo mayor que la estimada en este experimento (6,7%, 8,2% de la media de las líneas no consanguíneas en los experimentos de Mackay (1985) y López-Fanjul y Villaverde (1989) frente a 5,4% en el nuestro) y la heredabilidad algo menor (0,09, 0,10, Tantawy y El-Helw (1970), López-Fanjul y Villaverde (1989) frente a 0,29). En particular, López-Fanjul y Villaverde (1989) encontraron baja heredabilidad inicial ($h^2_{(F_0=0)}=0,10$), fuerte depresión y aumento de la V_{AW} con la consanguinidad. Paralelamente, obtuvieron un incremento en varianza interlíneas claramente superior al esperado bajo un modelo aditivo. Esta última observación puede atribuirse a una escasa proporción de V_0 debida a loci esencialmente aditivos, por lo que el comportamiento de V_B bajo consanguinidad responde fundamentalmente al aumento esperable con recesivos a baja frecuencia. Respecto de la varianza genética epistática de la viabilidad en poblaciones naturales, las evidencias experimentales que existen no son concluyentes (López-Fanjul y Villaverde, 1989) y su consideración no es necesaria para justificar nuestros resultados experimentales.

En las líneas con $F_0=0,73$ no se producen cambios adicionales apreciables en la media, y la V_{AW} regresa al valor de la población base. Además la varianza interlíneas no solo cesa de aumentar sino que experimenta una leve reducción. Todo ello sugiere que la selección natural ha actuado en contra de los individuos y líneas más homocigotos para los alelos recesivos con efecto negativo sobre el

carácter (Barret y Charlesworth, 1991), de modo que el coeficiente de consanguinidad teórico no representa la probabilidad de homocigosis real. De hecho se había observado una importante mortandad de líneas hermano x hermana durante el proceso de obtención del conjunto de 16 líneas $F_0=0,73$ estudiadas. Se debe tener en cuenta que la discusión previa se basa en predicciones teóricas derivadas de modelos neutrales, los cuales serán aplicables en las etapas tempranas de la consanguinidad, pero no cuando el F_0 teórico haya alcanzado niveles elevados.

Con todo, la varianza fenotípica de estas líneas $F_0=0,73$ junto con la de las líneas $F_0=0,50$ es mayor que la correspondiente a $F_0=0$ y $F_0=0,25$, lo que puede atribuirse a la depresión consanguínea de la capacidad homeostática y el consiguiente aumento de la varianza ambiental.

II. - EXPERIMENTO DE SELECCION

Puesto que el aumento máximo de la V_{AW} del carácter se obtenía en el experimento de consanguinidad al alcanzar un $F_0=0,25$, éste fue el coeficiente de consanguinidad inicial aplicado a una de las poblaciones subdivididas, cuya respuesta se espera por tanto que sea superior.

1.- RESPUESTA A LA SELECCION PARA AUMENTO DE LA VIABILIDAD

La consecución rápida (4 generaciones) de la mayor parte de la respuesta final sugiere la segregación en pocos loci de alelos con considerables efectos aditivos en la población base, que serían fácilmente fijables por selección artificial.

La heredabilidad realizada durante las cuatro primeras generaciones de selección en la población consanguínea ($h^2(S_c)=0,23 \pm 0,14$) fue inferior a la estimada previamente con una sola generación de selección ($h^2_{(F_0=0,25)}$) y análoga a la de las estructuras seleccionadas no consanguíneas. Esta observación no es extraña cuando el valor elevado de h^2 para $F_0=0,25$ se debe al aumento en frecuencia en algunas líneas de recesivos desfavorables, pues el correspondiente aumento de la V_{AW} y la depresión serán anulados en la medida en que la selección artificial reduzca de nuevo dichas frecuencias.

Los resultados del primer ciclo de selección dentro de líneas sugieren que en el modelo de recesivos desfavorables a baja frecuencia, el aumento en V_{AW} por consanguinidad no incrementa la eficiencia de la selección intralíneas a medio o largo plazo, pues el consiguiente aumento en respuesta

inicial no llega a compensar la depresión previa.

La respuesta a medio plazo (generaciones 5-13) está caracterizada por una clara superioridad de las poblaciones subdivididas (S_0 y S_c) sobre la población única (U). La media de las líneas S_c fue la más elevada durante el segundo ciclo de selección intralínea y semejante a la de las líneas S_0 durante el tercero. Así el esquema de subdivisión y selección intra e interlíneas resulta más efectivo que la selección en una única población, tal y como apuntaban los resultados de simulación de Madalena y Hill (1972) respecto de la eliminación de recesivos desfavorables. En este sentido, la consanguinidad aplicada previamente a la selección, al provocar un aumento de la varianza interlíneas contribuida por estos genes (la varianza interlíneas de las líneas S_c era acusadamente más elevada al final del primer ciclo que la de las líneas S_0), confiere una ventaja transitoria pero significativa a las líneas S_c cuando se practica selección y cruzamiento entre líneas. Recientemente se han propuesto estructuras que pueden prolongar el efecto positivo de la consanguinidad (Berg y Christensen, 1990; Caballero, Keightley y Hill, 1991) a lo largo del programa de selección. Durante todo este periodo, la línea U no consigue progresar, lo que sugiere que los genes responsables de la mayor parte de la respuesta previa han sido ya fijados por la selección.

A largo plazo, no se observaron cambios en las poblaciones subdivididas, pero la línea U experimenta una rápida respuesta tardía, asociada a una brusca disminución en la varianza fenotípica. Dicha respuesta tardía puede deberse

a nueva mutación, a alguna recombinación o a la fijación de variación residual procedente de la población base (por ejemplo, de algún recesivo favorable), aunque esta última posibilidad es relativamente improbable debido al tiempo transcurrido desde el inicio del experimento (aproximadamente 17 generaciones) (Robertson, 1978; Santiago, 1989). A partir de la generación 19 la media y varianza fenotípica de las tres poblaciones se estabiliza aproximadamente al mismo nivel.

Los cruces entre hermanos (líneas S_c y línea U_c) realizados en la generación 23 con el propósito de superar el límite eliminando posibles recesivos desfavorables a frecuencia baja y fijando los alelos favorables (Falconer, 1971; Abplanalp, 1988), no proporcionaron resultados positivos. De todos modos debe tenerse en cuenta que cuando la frecuencia de tales recesivos es muy pequeña, su efecto sobre la media es despreciable.

La consecución de un mismo límite en todas las estructuras poblacionales sugiere la fijación de la mayor parte de la variabilidad genética favorable inicialmente presente, aunque la relativa proximidad del límite físico correspondiente a la viabilidad del 100% puede obstaculizar la consecución de respuestas mayores.

2.- SELECCION DIVERGENTE

La respuesta a la selección para disminución de la viabilidad huevo-pupa, observada en las líneas S_c^- y en la línea U^- cuando la selección para aumento no resultaba ya

eficaz, sugiere la segregación residual de recesivos a baja frecuencia. La naturaleza acelerada de la respuesta y el aumento de la varianza fenotípica asociado son característicos del aumento en frecuencia de tales genes al ser seleccionados a favor. El hecho de que la respuesta en la línea U^- resultase más acusada que la de cualquiera de las líneas S_c^- , indica que en este caso la selección para aumento había resultado menos eficaz en la eliminación de dichos recesivos. Debe recordarse que la segregación de tales genes apenas tiene efecto sobre la media, lo que explica la uniformidad del límite en las tres estructuras poblacionales.

3.- RELAJACION

La relajación disminuyó significativamente la viabilidad tanto en las líneas S_c como en la línea U . No obstante, no se pueden extraer conclusiones fiables acerca de la acción de la selección natural, puesto que las hembras utilizadas para evaluar la puesta en las líneas relajadas fueron criadas en condiciones de alta densidad, y por tanto, seguramente fueron de menor tamaño que las correspondientes a las líneas seleccionadas, lo cual pudo haber reducido la viabilidad de sus hijos (efecto materno).

La evolución de la respuesta a la selección observada en este experimento es semejante a la obtenida por Rose (1984), quien llevó a cabo selección individual para aumento

de la fecundidad temprana en *Drosophila melanogaster*. Dicho autor obtuvo una clara respuesta inicial que se mantuvo durante las primeras cinco generaciones. Posteriormente, la fecundidad disminuyó debido a la depresión consanguínea. Con el paso de las generaciones, la varianza interlíneas aumentó significativamente, el cruce interlíneas incrementó la fecundidad media y la varianza intralínea no disminuyó. La relajación de la selección no condujo a una pérdida de la ganancia obtenida al seleccionar para aumento. Por tanto, la base genética de la fecundidad temprana es aparentemente similar a la aquí propuesta para viabilidad, es decir, unos pocos loci con efectos aditivos importantes (la heredabilidad de la fecundidad fue $0,28 \pm 0,11$) fijados por la selección intralínea y un número indefinido de loci con alelos recesivos deletéreos a baja frecuencia inicial, que se consiguen eliminar más eficientemente con un esquema de subdivisión y cruzamiento.

4.- RELACION ENTRE DISTINTOS COMPONENTES DE EFICACIA BIOLÓGICA

La selección artificial para aumento de la viabilidad llevó consigo cambios en el valor de otros componentes de eficacia biológica dependiendo del régimen de selección practicado. Así, la línea U poseía el índice de competitividad (CI) más alto pero su fecundidad era la más baja, las líneas S_c presentaban la fecundidad mas elevada pero su índice de competitividad medio era inferior, y las líneas S_0 tenían valores muy bajos para ambos componentes.

La selección para disminución de la viabilidad afectó también diferencialmente a ambos componentes de eficacia biológica, pero sólo fue significativa la disminución de la eficacia en el apareamiento de la línea U^- y de la fecundidad de las líneas S_c^- .

Por tanto, los resultados no sugieren una correlación genética negativa fuerte entre estos componentes de eficacia biológica en la población base, aunque tal vez podría existir con otros componentes no examinados. No obstante si el límite alcanzado corresponde a la fijación de los mismos pocos genes aditivos en las tres poblaciones, las diferencias observadas para los otros componentes de eficacia serán atribuibles a otro grupo de genes, cuyas frecuencias han podido cambiar por simple deriva. Por tanto, estos resultados no pueden informarnos de la correlación genética entre componentes atribuible a la varianza aditiva de la población base responsable de la respuesta. Por otra parte, la disminución de la eficacia en el apareamiento de la línea U^- y de la fecundidad de las líneas S_c^- está de acuerdo con la conclusión previa de que la variación genética en los últimos estadios de la selección se debe principalmente a la segregación de alelos recesivos deletéreos incondicionales, que consecuentemente conducen a una correlación positiva entre los componentes analizados.

Por otro lado, las líneas consanguíneas no presentan menor eficacia en el apareamiento que las no consanguíneas, contrariamente a lo obtenido por Sharp (1982, 1984) y Latter y Robertson (1962). Pero en el momento en que se han

realizado estas mediciones, después de aproximadamente 20 generaciones de selección, las diferencias en cuanto a coeficientes de consanguinidad no deben ser muy grandes entre los dos tipos de línea.

Respecto a los efectos de la relajación (disminuir la fecundidad sin afectar a la eficacia en el apareamiento, tanto en la línea U como en las líneas S_c), no se deben tener muy en cuenta debido a los posibles efectos del ambiente materno mencionados con anterioridad.

RESUMEN

El presente experimento pretende estudiar la naturaleza y posible utilización de la varianza genética de los caracteres próximos a eficacia biológica. Para ello, se ha analizado el efecto sobre dicha variación de dos factores que perturban el equilibrio de las poblaciones: la consanguinidad y la selección artificial.

Experimento de consanguinidad.

Para analizar el efecto de la consanguinidad sobre la viabilidad huevo-pupa en *Drosophila melanogaster*, se generaron 64 líneas divididas en cuatro grupos según su coeficiente de consanguinidad inicial ($F_0=0$, $F_0=0,25$, $F_0=0,50$ y $F_0=0,75$, respectivamente, alcanzado en los tres últimos casos a través de apareamientos hermano x hermana). En estas 64 líneas se llevó a cabo una generación de selección para aumento de la expresión del carácter ($p=5/20$ en cada línea).

La respuesta observada en las líneas $F_0=0$ pone de manifiesto la existencia de una cantidad considerable de varianza aditiva en la población base ($h^2_{(F_0=0)} = 0,29 \pm 0,08$). El aumento de F_0 hasta el valor 0,5 se acompaña de una importante depresión consanguínea y de un crecimiento notable tanto de la varianza aditiva del carácter dentro de líneas, como de la varianza genética interlíneas.

Los resultados obtenidos son coherentes con la segregación paralela de loci con efectos aditivos y loci con alelos recesivos deletéreos a frecuencia inicial baja, que juntos determinan la variabilidad genética del carácter. Los primeros serían responsables de la mayor parte de la heredabilidad del carácter, y los segundos, de la depresión

consanguínea y del aumento de la varianza aditiva con la consanguinidad.

Los resultados correspondientes a $F_0=0,75$ (reducción de las varianzas aditiva e interlíneas, y de la depresión) parecen fuertemente condicionados por la acción de la selección natural.

Experimento de selección.

El objetivo era estudiar la utilización de la variabilidad genética generada por el proceso de consanguinidad en un programa de selección artificial. Con este fin se crearon tres estructuras poblacionales, dos de ellas subdivididas en seis líneas con $F_0=0$ (población S_0) y $F_0=0,25$ (población S_c), respectivamente, con selección intra ($p=5/20$ cada generación) e interlíneas ($q=2/6$ en las generaciones 4, 8 y 13), y la tercera con seis veces el censo de las líneas anteriores, $F_0=0$ y sometida a idéntica intensidad de selección intralínea ($p=30/120$) (población U). Se practicó selección para aumento de la viabilidad durante 27 generaciones. En la generación 15 se derivaron líneas a seleccionar en sentido inverso para investigar la existencia de variabilidad genética en las líneas seleccionadas para aumento. Paralelamente, se analizó la relación de la viabilidad con otros dos componentes de eficacia biológica (eficacia en el apareamiento y fecundidad) a través del estudio de la correspondiente respuesta correlacionada.

En cuanto a la selección para aumento, la heredabilidad estimada en las tres poblaciones durante el primer ciclo de selección intralínea fue del orden de la obtenida para la

población base. La mayor parte de la respuesta se alcanza en las cuatro primeras generaciones de selección, asociada a cierta pérdida de la varianza fenotípica. Esto hace pensar en pocos loci aditivos de efecto relativamente importante. A medio plazo, ambas poblaciones subdivididas muestran ventaja sobre la población U, destacando significativamente las líneas S_c en el segundo ciclo, lo que puede atribuirse a la eliminación de recesivos desfavorables. A largo plazo, una respuesta tardía en la línea U, que se puede deber a la fijación de algún recesivo inicialmente segregante o de alguna mutación de aparición más reciente, anula la ventaja previa de los otros esquemas.

La selección en sentido inverso provocó una divergencia clara y progresiva entre las líneas seleccionadas para aumento y disminución en las líneas S_c y en la línea U, alcanzándose una media considerablemente inferior a la de la población base. Paralelamente se observa un aumento de la varianza fenotípica en ambas líneas seleccionadas para disminución. La naturaleza acelerada de dicha respuesta es compatible con la hipótesis de que ésta se deba a recesivos a frecuencia baja en las líneas seleccionadas para aumento, con efecto favorable a la selección en sentido inverso.

El comportamiento de los demás componentes de eficacia valorados, indica que estos recesivos son incondicionalmente deletéreos.

BIBLIOGRAFIA

- Abplanalp, H. (1988). Selection response in inbred lines of White Leghorn Chickens. "Proceedings of the 2nd International Conference on Quantitative Genetics. Edited by B.S. Weir; E.J. Eisen; M.M. Goodman & G. Namkoong. Sinauer, Sunderland, Massachuset. Cap. 32.
- Avery, P.J. & W.G. Hill (1977). Variability in genetic parameters among small populations. Genetical Research, Cambridge, 29: 193-213.
- Barret, S.C.H. & D. Charlesworth (1991). Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. Nature, 352: 522-524.
- Becker, W.A. (1975). Manual of Quantitative Genetics. (3rd. edic.). Students Book Corporation, Pullman, Washington, USA.
- Berg, P. & K. Christensen (1990). Cyclical inbreeding in every third generation and its effect on gene fixation in relation to fitness. Journal of Animal Breeding and Genetics, 107: 254-260.
- Bryant, E.H.; L.M. Combs & S.A. McCommas (1986). Morphometric differentiation among experimental lines of the housefly in relation to a bottleneck. Genetics, 114: 1213-1223.
- Bryant, E.H.; S.A. McCommas & L.M. Combs (1986). The effect of an experimental bottleneck upon quantitative genetic variation in the housefly. Genetics, 114: 1191-1211.
- Caballero, A; M.A. Toro & C. López-Fanjul (1991). The response to artificial selection from new mutations in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 127: 89-102.

- Caballero, A.; P.D. Keightley & W.G. Hill (1991). Strategies for increasing fixation probabilities of recessive mutations. Genetical Research, Cambridge, 58: 129-138.
- Carson, H.L. (1990). Increased genetic variance after a population bottleneck. Tree, vol.5, no.7: 228-230.
- Carson, H.L. & R.G. Wisotzkey (1989). Increase in genetic variance following a population bottleneck. The American Naturalist, vol.134, no4: 668-673.
- Chapco, W. (1979). Correlations between chromosome segments and fitness in *Drosophila melanogaster*. II. The X chromosome and egg viability. Genetics, 92: 595-601.
- Charlesworth, B. (1987). The heritability of fitness. In "Sexual Selection : Testing the Alternatives". Edited by J.W. Bradbury & M.B. Andersson.
- Crow, J.F. & M. Kimura (1970). An Introduction to Population Genetics Theory. New York. (591 pp.).
- Dickerson, G.E. (1955). Genetic slippage in response to selection for multiple objectives. Cold Spring Harbos Symposia on Quantitative Biology, 20: 213-224.
- Ehiobu, N.G.; M.E. Goddard & J.F. Taylor (1989). Effect of rate of inbreeding on inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. Theoretical and Applied Genetics, 77: 123-127.
- Enfield, F.D. & F.A. Anklesaria (1986). An evaluation of multiple peak epistasis and population structure in directional selection program. Proceedings of the 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 12: 283-294.

- Engels, W.R. & C.R. Preston (1979). Hybrid Disgenesis in *Drosophila melanogaster*: the biology of female and male sterility. Genetics, 92: 161-174.
- Falconer, D.S. (1971). Improvement of litter size in a strain of mice at a selection limit. Genetical Research, Cambridge, 17: 215-235.
- Falconer, D.S. (1990). Introduccion a la Genética Cuantitativa. Nueva edición. London. (384 pp.)
- Ferrari, J.A. (1987). Components of genetic variation associated with second and third chromosome gene arrangements in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 116: 87-97.
- Goodnight, C.J. (1987). On the effect of founder events on epistatic genetic variance. Evolution, 41 (1): 80-91.
- Goodnight, C.J. (1988). Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. Evolution, 42 (3): 441-454.
- Goodwill, R. (1974). Comparison of three selection programs using *Tribolium castaneum*. The Journal of Heredity, 65: 8-14.
- Goodwill, R. (1975) An analysis of the mode of gene action affecting pupa weight in *Tribolium castaneum*. Genetics, 79: 219-229.
- Hill, W.G. & F.E. Madalena (1969). Optimum population structure in selection programs. Genetics, 61, s: 26-27.

- Katz, A.J. & F.D. Enfield (1977). Response to selection for increased pupa weight in *Tribolium castaneum* as related to population structure. Genetical Research, Cambridge, 30: 237-246.
- Katz, A.J. & S.Y. Young (1975). Selection for high adult body weight in *Drosophila* populations with different structures. Genetics, 81: 163-175.
- Kearsey, M.J. & K. Kojima (1967). The genetic architecture of body weight and egg hatchability in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 56: 23-37.
- Kimura, M. (1958). On the change of population fitness by natural selection. Heredity, 12: 145-167.
- Kosuda, K. (1971). Synergistic interaction between second and third chromosomes on viability of *Drosophila melanogaster*. Japanese Journal of Genetics, 46, no1: 41-52.
- Latter, B.D.H. & A. Robertson (1962). The effects of inbreeding and artificial selection on reproductive fitness. Genetical Research, Cambridge, 3: 110-138.
- López-Fanjul, C. (1989). Test of theory by selection experiments. In "Evolution and Animal Breeding. Reviews on Molecular and Quantitative Approaches in Honour of Alan Robertson". Eds. W.G. Hill & T.F.C. Mackay. C.A.B. International, Wallingford, U.K. Cap. 18, pp. 129-133.

- López-Fanjul, C.; A. Gallego y A. Villaverde (1991). Curvilinealidad de la regresión madre-hija y respuesta asimétrica a la selección: viabilidad de *Drosophila melanogaster*. Información Técnica Económica Agraria, vol. 87A, nos 2-3: 141-149.
- López-Fanjul, C. & A. Villaverde (1989). Inbreeding increases genetic variance for viability in *Drosophila melanogaster*. Evolution, 43(8): 1800-1804.
- Mackay, T.F.C. (1985). A quantitative genetic analysis of fitness and its components in *Drosophila melanogaster*. Genetical Research, Cambridge, 47: 59-70.
- Madalena, F.E. & W.G. Hill (1972). Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. Genetical Research, Cambridge, 20: 75-99.
- Madalena, F.E. & A. Robertson (1975). Population structure in artificial selection: studies with *Drosophila melanogaster*. Genetical Research, Cambridge, 24: 113-126.
- Maruyama, T. (1970). On the fixation probability of mutant genes in a subdivided population. Genetical Research, Cambridge, 15: 221-225.
- Milton, J.S. & Tsokos, J.O. (1983). "Statistical Methods in Biological and Health Sciences". McGraw-Hill Book Company.
- Rathie, K.A. & W. Nicholas (1980). Artificial selection with differing population structures. Genetical Research, Cambridge, 36: 117,131.

- Robertson, A. (1952). The effect of inbreeding on the variation due to recessive genes. Genetics, 37: 189-207.
- Robertson, A. (1955). Selection in animals: synthesis. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 225-229.
- Robertson, A. (1960). A theory of limits in artificial selection. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 153: 234-249.
- Robertson, A. (1967). The nature of quantitative genetic variation. In "Heritage from Mendel". Edited by A. Brink. Univ. Wisconsin Press, Madison, W.I..
- Robertson, A. (1968). The spectrum of genetic variation. In "Population Biology and Evolution". Edited by Richard C. Lewontin.
- Robertson, A. (1978). The time of detection of recessive visible genes in small populations. Genetical Research, Cambridge, 31: 255-264.
- Roff, D.A. & T.A. Mousseau (1987). Quantitative genetics and fitness lessons from *Drosophila*. Heredity, 58: 103-118.
- Rose, M.R. (1982). Antagonistic pleiotropy, dominance, and genetic variation. Heredity, 48: 63-78.
- Rose, M.R. (1984). Artificial selection on a fitness-component in *Drosophila melanogaster*. Evolution, 38(3): 516-526.

- Santiago, E. (1989). Time of detection of recessive genes: effects of system of mating and number of examined individuals. Theoretical and Applied Genetics, 77: 867-872.
- Seager, R.D. & F.J. Ayala (1982). Chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. I. Viability studies. Genetics, 102: 467-483.
- Sharp, P.M. (1982). Competitive mating in *Drosophila melanogaster*. Genetical Research, Cambridge, 40: 201-205.
- Sharp, P.M. (1984). The effect of inbreeding on competitive male-mating ability in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 106: 601-612.
- Simmons M.J. & J.F. Crow (1977). Mutations affecting fitness in *Drosophila* populations. Annuals Review of Genetics, 11: 49-78.
- Slatkin, M. (1980). Fixation probabilities and fixation times in a subdivided population. Evolution, 35(3): 477-488.
- Snedecor, G.W. & W.G. Cochran (1971). Métodos estadísticos. Iowa State University. Edit. Continental. (703 pp.).
- Tantawy, A.O. & M.R. El-Helw (1970). Studies on natural populations of *Drosophila*. IX. Some fitness components and their heritabilities in natural and mutant populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics, 64: 79-91.

- Temin, R.G.; H.U. Meyer; P.S. Dawson & J.F. Crow (1969). The influence of epistasis on homozygous viability depression in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 61: 497-519.
- Wade, M.J. & C.J. Goodnight (1991). Wright's shifting balance theory: an experimental study. Science, 253: 1015-1018.
- Wright, S. (1931). Evolution in mendelian populations. Genetics, 16: 97-159.
- Wright, S. (1951). The genetical structure of populations. Annals of Eugenics, 15: 323-354.
- Wright, S. (1977). Evolution and the Genetics of Populations. Vol.3. Experimental Results and Evolutionary Deductions. Univ. of Chicago, Chicago.

ANEXO

ANEXO 1

Varianza fenotípica (V_p) y heredabilidad realizada (h^2) de la viabilidad en las líneas $F_0 = 0$, $F_0 = 0,25$, $F_0 = 0,50$ y $F_0 = 0,73$. (Datos sin transformar).

LINEA	LINEAS $F_0 = 0$		LINEAS $F_0 = 0,25$		LINEAS $F_0 = 0,50$		LINEAS $F_0 = 0,73$	
	V_p	h^2	V_p	h^2	V_p	h^2	V_p	h^2
1	35,33	0,08	32,35	0,39	57,19	-0,14	31,79	0,25
2	42,47	0,61	42,18	0,37	95,69	0,60	58,15	-0,26
3	28,48	0,26	31,49	1,25	44,37	0,73	37,58	1,14
4	54,66	0,80	40,57	1,49	34,07	-0,15	62,26	-0,37
5	42,91	0,39	27,53	1,85	30,47	0,67	68,94	0,14
6	8,25	-0,66	17,60	0,55	31,45	0,27	49,36	-0,02
7	38,45	0,58	17,09	0,79	41,88	0,97	28,06	0,70
8	46,58	0,56	49,67	1,18	28,12	2,31	74,93	1,53
9	41,71	0,77	45,21	0,75	72,57	1,08	52,81	0,53
10	66,05	0,55	105,60	0,33	66,63	0,76	50,28	0,55
11	21,19	0,59	21,01	0,11	29,21	0,50	34,52	0,59
12	47,63	0,30	22,71	0,21	34,70	0,32	22,37	-0,64
13	20,89	-0,34	29,04	-0,13	62,43	0,67	70,82	-0,47
14	10,13	-0,05	61,01	0,49	71,36	0,01	11,72	-1,48
15	32,88	0,31	38,85	-0,06	34,04	-0,40	51,51	-0,38
16	54,49	-0,21	80,63	0,45	69,32	-0,07	104,35	0,46
MEDIA	37,01	0,28	41,41	0,63	50,22	0,51	50,59	0,14
E. T.	4,03	0,10	5,98	0,14	5,16	0,16	5,78	0,18