

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**Departamento de Genética**



**CONSECUENCIAS GENÉTICAS DE IGUALAR LAS  
CONTRIBUCIONES FAMILIARES EN  
PROGRAMAS DE CONSERVACION.**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR**  
**PRESENTADA POR**

**Enrique Sánchez Molano**

Bajo la dirección del doctor

Carlos López-Fanjul de Arguelles

**Madrid, 2010**

**ISBN: 978-84-693-5998-3**

© Enrique Sánchez Molano, 2010



**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**DEPARTAMENTO DE GENÉTICA**



**CONSECUENCIAS GENÉTICAS DE IGUALAR LAS  
CONTRIBUCIONES FAMILIARES EN  
PROGRAMAS DE CONSERVACIÓN**

**TESIS DOCTORAL**

**ENRIQUE SÁNCHEZ MOLANO**

**MADRID 2010**



**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE BIOLOGÍA**  
**DEPARTAMENTO DE GENÉTICA**

**CONSECUENCIAS GENÉTICAS DE IGUALAR LAS**  
**CONTRIBUCIONES FAMILIARES EN**  
**PROGRAMAS DE CONSERVACIÓN**

MEMORIA QUE PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA  
POR LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
PRESENTA

**ENRIQUE SÁNCHEZ MOLANO**

Vº Bº de la Directora

Vº Bº del Director

El Doctorando

Aurora García-Dorado  
García

Carlos López-Fanjul  
de Argüelles

Enrique Sánchez  
Molano

**MADRID 2010**

Si puedes conservar la cabeza cuando a tu alrededor  
todos la pierden y te echan la culpa;  
si puedes confiar en ti mismo cuando los demás dudan de ti,  
pero al mismo tiempo tienes en cuenta su duda;  
si puedes esperar y no cansarte de la espera,  
o soportar calumnias sin pagar con la misma moneda,  
o siendo odiado no dar cabida al odio,  
y ni ensalzas tu juicio ni ostentas tu bondad...

Si puedes soñar y no dejar que los sueños te dominen;  
si puedes pensar y no hacer de los pensamientos tu objetivo;  
si puedes encontrarte con el triunfo y el fracaso  
y tratar a estos dos impostores de la misma manera;  
si puedes soportar el escuchar la verdad que has dicho:  
tergiversada por bribones para hacer una trampa para los necios,  
o contemplar destrozadas las cosas a las que habías dedicado tu vida  
y agacharte y reconstruirlas con herramientas desgastadas...

Si puedes hacer un montón con todos tus triunfos  
y arriesgarlo todo de una vez a una sola carta,  
y perder, y comenzar de nuevo por el principio  
y no dejar escapar nunca una palabra sobre tu pérdida;  
y si puedes obligar a tu corazón, a tus nervios y a tus músculos  
a servirte en tu camino mucho después de que hayan perdido su fuerza,  
con la única ayuda de la voluntad que dice: “¡Adelante!”...

Si puedes hablar con la multitud y perseverar en la virtud  
o caminar entre Reyes y no cambiar tu manera de ser;  
si ni los enemigos ni los buenos amigos pueden dañarte,  
si todos los hombres cuentan contigo pero ninguno demasiado;  
si puedes emplear el inexorable minuto  
recorriendo una distancia que valga los sesenta segundos  
tuya es la Tierra y todo lo que hay en ella,  
y lo que es más, serás un hombre, hijo mío.

RUDYARD KIPLING (1865-1936).

*Si*

A mis padres Enrique y Dolores, a mi hermano Eduardo y a Gema, porque aunque se lo diga menos veces de las que debiera, son lo más importante para mí.

Es difícil encontrar palabras suficientes para expresar todos mis sentimientos y mi profundo agradecimiento a aquellas personas que, en una medida u otra, han contribuido con su apoyo a la realización de este trabajo. Mi más sincera gratitud a:

A mis directores, la Dra. Aurora García-Dorado García y el Dr. Carlos López-Fanjul de Argüelles por la oportunidad de realizar este trabajo y su permanente y atento apoyo.

A todos los profesores y personal del departamento por su ayuda y amistad.

A quienes han sido, son y serán siempre en mi corazón mis amigos y compañeros de laboratorio: Victoria, Carmen y Diego.

A todos mis compañeros del departamento de Genética, excelentes amigos que siempre han estado a mi lado cuando lo he necesitado y con quienes he compartido infinidad de momentos inolvidables: Aitor, Alberto, Alejandra, Almudena, Ana Luisa, Bárbara, Bea, Beatriz Beroiz, Ceci, Cova, Diaa, Eduardo Corredor, Elisa, Estrella, Eva, Gustavo Fontecha, Javi, Laurita, Lula, Manolazo, Manu, María Cuacos, María Salgado, Miki, Mónica Pradillo, Mónica Román, Myriam, Natalia, Nohelia, Patri, Pablo y Silva.

Al Dr. Armando Caballero Rúa por su gran hospitalidad durante mi estancia en el departamento de Genética e Inmunología de la Universidad de Vigo.

A todos mis compañeros del departamento de Genética e Inmunología de la Universidad de Vigo por hacerme sentir como en casa: Andrés, Ángel, Antonio, Chus, Consuello, Cuca, Marco, Graciela, Lucía, María, Mateus, Mónica, Nieves, Pili, Raquel, Sara y Silvia.

A mi familia, y sobre todo a mis padres y a mi hermano, por escucharme y soportarme (cosa que no es en absoluto fácil) durante todos estos años.

A Gema, la princesa de mi vida, por cuidarme, aconsejarme y hacer que cada día y cada momento a su lado sean especiales.

A mis amigos, por esos momentos de rol, airsoft y “quedadas” para desconectar y relajarme: Alfredo, Ana María, Antonio, Borja, Carlos, Chema, David, Eduardo, Edu (Dudu), Fátima, Hugo, Inma Sánchez, Inma Manzanares, Jose, Lorena, María, Mario, Marina, Marina Casas, Oscar, Pablo, Paco, Vallano y Víctor.

Y finalmente, y porque nunca serán suficientes ni una, ni dos, ni todas las páginas del mundo para agradecer tanto a todos aquellos que han estado a mi lado, gracias de todo corazón a todos.

# ÍNDICE

<b>.RESUMEN.....</b>	<b>XV</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. CONSIDERACIONES PRELIMINARES .....</b>	<b>2</b>
<b>1.2. PROBLEMAS GENÉTICOS DE LAS POBLACIONES         AMENAZADAS Y ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN .....</b>	<b>5</b>
<b>1.3. CONSECUENCIAS DE LA APLICACIÓN DE LA ESTRATEGIA         CI SOBRE LA EVOLUCIÓN DE LA EFICACIA BIOLÓGICA Y         SUS COMPONENTES PRINCIPALES.....</b>	<b>7</b>
<b>1.4. OBJETIVOS PRINCIPALES DE ESTE ESTUDIO .....</b>	<b>11</b>
<b>2. MATERIAL Y MÉTODOS.....</b>	<b>13</b>
<b>2.1. MATERIAL BIOLÓGICO .....</b>	<b>14</b>
<b>2.2. CONDICIONES DE CULTIVO.....</b>	<b>14</b>
<b>2.3. CARACTERES EVALUADOS .....</b>	<b>15</b>
<b>2.4. EXPERIMENTO 1: ESTIMA DE LA TASA DE DEPRESIÓN         CONSANGUÍNEA PARA FECUNDIDAD Y VIABILIDAD         HUEVO-ADULTO EN LA POBLACIÓN BASE.....</b>	<b>18</b>
<b>2.5. EXPERIMENTO 2: MANTENIMIENTO DE LÍNEAS CON         CONTRIBUCIONES ALEATORIAS (CA) Y CONTRIBUCIONES         IGUALES (CI) .....</b>	<b>20</b>
<b>2.5.1. PERIODO I .....</b>	<b>20</b>
<b>2.5.2. PERIODO II .....</b>	<b>22</b>

2.5.3. EVALUACIONES DE LA FECUNDIDAD, VIABILIDAD	
HUEVO-ADULTO Y EFICACIA BIOLÓGICA .....	23
2.6. EXPERIMENTO 3: ESTUDIO DEL POTENCIAL	
ADAPTATIVO EN CONDICIONES DE COMPETENCIA .....	23
2.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO .....	24
2.7.1. ANÁLISIS DEL EXPERIMENTO 1 .....	24
2.7.2. ANÁLISIS DEL EXPERIMENTO 2 .....	25
2.7.3. ANÁLISIS DEL EXPERIMENTO 3 .....	32
2.8. PREDICCIONES TEÓRICAS .....	32
2.8.1. PREDICCIÓN DE LA DEPRESIÓN CONSANGUÍNEA EN	
AUSENCIA DE SELECCIÓN Y MUTACIÓN (MODELO	
NEUTRO) .....	32
2.8.2. PREDICCIÓN DE LA DEPRESIÓN CONSANGUÍNEA BAJO	
MUTACIÓN, SELECCIÓN Y DERIVA (MODELO MSD) .....	33
3. RESULTADOS .....	40
3.1. RESULTADOS DEL EXPERIMENTO 1 .....	41
3.2. RESULTADOS DEL EXPERIMENTO 2 .....	41
3.2.1. EVOLUCIÓN DE LOS COEFICIENTES DE	
CONSANGUINIDAD .....	41
3.2.2. DIFERENCIALES DE SELECCIÓN APLICADOS .....	42
3.2.3. RESULTADOS PARA FECUNDIDAD .....	45
3.2.4. RESULTADOS PARA VIABILIDAD HUEVO-ADULTO .....	51
3.2.5. RESULTADOS PARA EFICACIA EVALUADA COMO	
NÚMERO DE PUPAS POR PAREJA.....	56
3.3. RESULTADOS DEL EXPERIMENTO 3 .....	61
4. DISCUSIÓN .....	64

5. CONCLUSIONES.....	75
6. BIBLIOGRAFÍA.....	78

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>TABLA 3.1</b> .....	<b>41</b>
<i>Evaluación de las propiedades de la población base. Media del control panmítico (<math>\bar{X}_0</math>), media de hijos de hermanos (<math>\bar{X}_1</math>) y tasa de depresión consanguínea en escala logarítmica (<math>\delta</math>).</i>	
<b>TABLA 3.2</b> .....	<b>44</b>
<i>Diferenciales de selección relativos para eficacia (número de pupas) y fertilidad promediados a lo largo del experimento en las líneas pequeñas (CAP y CIP) y hasta la generación 18 en las grandes (CAG y CIG).</i>	
<b>TABLA 3.3</b> .....	<b>45</b>
<i>Resultados para fecundidad. Media (<math>\bar{X}</math>) con su error típico empírico; varianza de deriva estimada en las líneas pequeñas (<math>\hat{\sigma}_{D_i}^2</math>), y coeficientes de consanguinidad (<math>F_i</math>).</i>	
<b>TABLA 3.4</b> .....	<b>49</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para fecundidad en las líneas pequeñas.</i>	
<b>TABLA 3.5</b> .....	<b>49</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para fecundidad en las líneas grandes.</i>	
<b>TABLA 3.6</b> .....	<b>50</b>
<i>Contrastes estadísticos para la diferencia de fecundidad media entre esquemas para cada generación (prueba <i>t</i> unilateral para la hipótesis alternativa <math>C_I &gt; C_A</math> suponiendo varianzas no homogéneas) y análisis combinado mediante el estadístico aproximado <i>Z</i>.</i>	
<b>TABLA 3.7</b> .....	<b>51</b>
<i>Resultados para viabilidad huevo-adulto. Media (<math>\bar{X}</math>) con su error típico empírico; varianza de deriva estimada en las líneas pequeñas (<math>\hat{\sigma}_{D_i}^2</math>), y coeficientes de consanguinidad (<math>F_i</math>).</i>	
<b>TABLA 3.8</b> .....	<b>54</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para viabilidad huevo-adulto en las líneas pequeñas.</i>	
<b>TABLA 3.9</b> .....	<b>54</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para viabilidad huevo-adulto en las líneas grandes.</i>	

<b>TABLA 3.10</b> .....	<b>55</b>
<i>Contrastes estadísticos para la diferencia de viabilidad huevo-adulto media entre esquemas para cada generación (prueba t unilateral para la hipótesis alternativa <math>CI &gt; CA</math> suponiendo varianzas no homogéneas) y análisis combinado mediante el estadístico aproximado Z.</i>	
<b>TABLA 3.11</b> .....	<b>58</b>
<i>Resultados del análisis combinado mediante el estadístico aproximado Z para eficacia definida como número de pupas por pareja en las líneas grandes.</i>	
<b>TABLA 3.12</b> .....	<b>60</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para eficacia definida como número de pupas por pareja en las líneas pequeñas para las generaciones 1-14 ambas inclusive.</i>	
<b>TABLA 3.13</b> .....	<b>60</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para eficacia como número de pupas por pareja en las líneas pequeñas para el intervalo generacional 16-34.</i>	
<b>TABLA 3.14</b> .....	<b>61</b>
<i>Resultados para eficacia competitiva (<math>\omega_c</math>), éxito en el apareamiento (<math>\varepsilon</math>) y eficacia biológica definida como número de pupas (<math>\omega</math>) al final del experimento 3.</i>	
<b>TABLA 3.15</b> .....	<b>62</b>
<i>Resultados del análisis de la varianza para eficacia competitiva de las líneas pequeñas al final del experimento 3.</i>	
<b>TABLA 3.16</b> .....	<b>62</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para eficacia competitiva de las líneas grandes al final del experimento 3.</i>	
<b>TABLA 3.17</b> .....	<b>62</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para el éxito en el apareamiento de las líneas pequeñas al final del experimento 3.</i>	
<b>TABLA 3.18</b> .....	<b>63</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para el éxito en el apareamiento de las líneas grandes al final del experimento 3.</i>	
<b>TABLA 3.19</b> .....	<b>63</b>
<i>Resultados del análisis de varianza para eficacia biológica como número de pupas en las líneas grandes al final del experimento 3.</i>	

# ÍNDICE DE FIGURAS

<b>FIGURA 2.1</b> .....	<b>17</b>
<i>Diseño experimental para la evaluación de la eficacia biológica competitiva de las líneas de censo grande (<math>w/n</math>) frente a un genotipo de referencia (<math>Cy/L^2</math>) y del éxito de los machos en el apareamiento.</i>	
<b>FIGURA 2.2</b> .....	<b>19</b>
<i>Diseño experimental para la evaluación de la tasa de depresión para fecundidad y viabilidad huevo-adulto de hijos de hermanos y de un control panmítico.</i>	
<b>FIGURA 3.1</b> .....	<b>42</b>
<i>Evolución de los coeficientes de consanguinidad genealógicos (línea continua) y coeficientes de consanguinidad esperados (línea discontinua) según el tipo de mantenimiento.</i>	
<b>FIGURA 3.2</b> .....	<b>43</b>
<i>Diferencial de selección relativo sobre número de pupas (arriba) o sobre fertilidad (abajo) según el tipo de mantenimiento.</i>	
<b>FIGURA 3.3</b> .....	<b>46</b>
<i>Evolución teórica del logaritmo neperiano de la media de la fecundidad según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).</i>	
<b>FIGURA 3.4</b> .....	<b>47</b>
<i>Evolución de la fecundidad según la estrategia CA para censo grande (CAG) y pequeño (CAP). Modelo MSD (izquierda), modelo neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro). Las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.</i>	
<b>FIGURA 3.5</b> .....	<b>48</b>
<i>Comparación de la evolución teórica de la fecundidad en la escala de medida para cada censo según los modelos MSD (izquierda), y neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro), donde las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.</i>	
<b>FIGURA 3.6</b> .....	<b>52</b>
<i>Evolución teórica del logaritmo neperiano de la media para la viabilidad huevo-adulto según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).</i>	

<b>FIGURA 3.7</b> .....	<b>53</b>
<i>Evolución de la viabilidad huevo-adulto según la estrategia CA para censo grande (CAG) y pequeño (CAP). Modelo MSD (izquierda), modelo neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro), donde las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.</i>	
<b>FIGURA 3.8</b> .....	<b>53</b>
<i>Evolución teórica de la viabilidad huevo-adulto en la escala de medida para cada censo según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro), donde las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.</i>	
<b>FIGURA 3.9</b> .....	<b>56</b>
<i>Evolución teórica del logaritmo neperiano de la eficacia definida como número de pupas por pareja según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).</i>	
<b>FIGURA 3.10</b> .....	<b>56</b>
<i>Evolución teórica de la eficacia definida como número de pupas por pareja en la escala de medida según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).</i>	
<b>FIGURA 3.11</b> .....	<b>57</b>
<i>Varianza entre líneas para el número de pupas en las líneas pequeñas por generación frente al coeficiente de consanguinidad calculado por genealogías.</i>	

**RESUMEN**

---

## RESUMEN

En poblaciones en riesgo de extinción, puede ser necesario establecer un programa de conservación *ex situ* que, desde el punto de vista genético, permita controlar su estructura reproductiva para minimizar los efectos de la consanguinidad y la deriva. En tales programas, a menudo se recomienda igualar las contribuciones familiares al grupo reproductor (estrategia CI) para maximizar el censo efectivo. Sin embargo, este procedimiento causa una relajación parcial de la selección natural, impidiendo su acción sobre fecundidad y limitando su acción sobre viabilidad a aquella que ocurre entre hermanos de una misma familia. El resultado conjunto de estas circunstancias se ha estudiado mediante simulación, cálculo numérico y experimentación en laboratorio, y se han desarrollado predicciones teóricas. Sin embargo, la relajación parcial de la selección no sólo afecta a la variabilidad genética debida a la segregación de alelos deletéreos incondicionales, sino también a la selección responsable de cualquier indeseada adaptación a la cautividad. El presente trabajo aborda empíricamente, en un experimento de laboratorio con *Drosophila melanogaster*, la importancia relativa de las consecuencias de la relajación parcial de la selección sobre fertilidad y sobre viabilidad, tanto en lo que refiere a la selección purificadora como a la adaptación a cautividad. En dicho experimento, partiendo de una población recién capturada, se han mantenido durante 34 generaciones poblaciones replicadas bajo CI o sin manejo de las contribuciones familiares (estrategia CA), utilizando dos censos diferentes (10 y 50 individuos). Los resultados confirman las predicciones teóricas respecto de viabilidad y eficacia, y muestran que la selección natural es capaz de purgar una parte importante de la depresión

consanguínea. También ponen de manifiesto un importante proceso paralelo de adaptación a la cautividad, revelando que bajo CI se produce una selección intensa sobre fecundidad, por selección en contra de parejas que no se reproducen en condiciones de laboratorio, que puede llegar a ser más eficiente que bajo CA. Estos resultados ilustran aspectos importantes en el diseño de programas de conservación.

## **1. INTRODUCCIÓN**

---

# **1. INTRODUCCIÓN**

## **1.1. CONSIDERACIONES PRELIMINARES**

La conservación de las especies es uno de los problemas biológicos más importantes a los que el ser humano se enfrenta. La extinción es un proceso inherente a la evolución (RAUP y SEPKOSKI 1982; BENTON y TWITCHETT 2003), y además de las extinciones de especies singulares, han tenido también lugar cinco extinciones masivas a lo largo de la historia, la última hace unos 65 millones de años, a finales del periodo Cretácico, conllevando la extinción de cerca del 50% de las especies existentes, entre ellas la mayor parte de los dinosaurios.

En la actualidad la destrucción de grandes zonas vírgenes del planeta y el cambio climático, ambos producidos por las actividades humanas, están acelerando extraordinariamente el proceso, y muchas de las especies no pueden adaptarse de forma suficientemente rápida a estos cambios (TILMAN *et al.* 2002). Según algunos autores, nos encontramos en la que podría ser la sexta extinción masiva (DIAMOND 1989; FRANKHAM *et al.* 2004), y se calcula que, de entre los 1,5 a 1,75 millones de especies catalogadas por los taxónomos, en el año 2050 se habrán extinguido por acción humana más de un tercio, y tal vez en el año 2100 habrán desaparecido la mitad de ellas.

En los últimos 400 años el 2,1% de las especies de mamíferos se han extinguido (PRIMACK 1998; FRANKHAM *et al.* 2004), sobreviviendo hasta ahora unas 4500 a 5000 de las cuales se considera que más de 188 (4%) se encuentran en peligro crítico (HILTON-TAYLOR 2008). De igual forma, de las casi 8700 especies de aves

existentes en el siglo XVII, se han extinguido 113 (PRIMACK 1998), como por ejemplo el ostrero negro canario (*Haematopus meadewaldoi*), extinguido hacia 1940 en la isla de Fuerteventura (aunque hay avistamientos sin confirmar en Tenerife en 1968 y 1981) (HOCKEY 1987). Además, algunas de las 190 de las especies restantes, situadas fundamentalmente en islas como Nueva Zelanda o Madagascar, están en peligro crítico (HILTON-TAYLOR 2008). Por último, y con respecto al reino vegetal, de las 260000 especies de plantas con flores hoy existentes (monocotiledóneas y dicotiledóneas), aproximadamente 1450 se encuentran en riesgo crítico (HILTON-TAYLOR 2008) y, por ejemplo, en Hawai se estima que el 80% de las especies vegetales corren grave peligro o se han convertido en ejemplares raros.

Se considera que una especie está en peligro cuando su censo es tan pequeño o su hábitat natural es tan reducido que probablemente desaparecerá si no se le presta especial atención, como ocurre con la foca monje común (*Monachus monachus*) (FORCADA *et al.* 1999). Además, existen especies vulnerables que, si bien no se encuentran en peligro de extinción inmediato, presentan un número de individuos tan limitado que podrían en los próximos años considerarse ya en peligro, como es el caso del hipopótamo común (*Hippopotamus amphibius*) (LEWISON 2007).

Es interesante hacer notar que algunas de las especies en grave peligro de extinción son especies emblemáticas cuya conservación no responde sólo a cuestiones biológicas, sino también a intereses de índole social, cultural o sentimental. Tal es el caso del cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*), el águila imperial ibérica (*Aquila heliaca adalberti*), de la que sólo permanecen en libertad unas 150 parejas (FERRER y PENTERIANI 2003), el gorila de montaña africano (*Gorilla*

*gorilla beringei*), del que subsisten unos 600 ejemplares (GARNER y RYDER 1996), o el panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*), del que quedan unos 1600 ejemplares en el sudoeste de china (PENG *et al.* 2001).

El estado de la biodiversidad europea es considerado como crítico, siendo la Península Ibérica la región que cuenta con una mayor diversidad biológica, pues alberga casi la mitad de las especies de plantas y vertebrados terrestres, así como el 30% de las 900 especies endémicas del continente (ARAÚJO *et al.* 2007). Actualmente, y según datos de Ecologistas en Acción, existen en el Estado español 38 vertebrados en peligro de extinción, de los que un 30% son aves, un 14% reptiles, un 6% mamíferos, un 8% anfibios y un 7% peces continentales. Sin embargo, no todas estas especies están consideradas en peligro de extinción en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas creado por la Ley 4/1989 (BOE 1989) y regulado por el Real Decreto 439/1990 (BOE 1990).

Cobra entonces especial importancia la elaboración cuidada de planes de conservación que faciliten la supervivencia de las especies en peligro. Algunos de los principales objetivos de dichos programas son preservar la variabilidad genética necesaria para la supervivencia evolutiva de las poblaciones, mantener los niveles de eficacia y adaptación, y permitir que dichas especies, en el caso de programas de conservación *ex-situ*, puedan ser reintroducidas en el medio original (LOEBEL *et al.* 1992; BORLASE *et al.* 1993; FRANKHAM *et al.* 2000).

## 1.2. PROBLEMAS GENÉTICOS DE LAS POBLACIONES AMENAZADAS Y ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN

Como hemos visto, el criterio principal para calificar una población o especie como amenazada de extinción es su reducido censo poblacional. Desde el punto de vista genético, los censos pequeños causan una pérdida de la variabilidad y un deterioro de la eficacia biológica y sus componentes principales (DEROSE y ROFF 1999). Cuando la amenaza es grave, con frecuencia es recomendable recurrir a un programa de conservación *ex situ* con el fin de proteger a la población de los efectos del deterioro de su hábitat natural y de las consecuencias demográficas y genéticas de su reducido censo, a pesar de que el mantenimiento *ex situ* suele conducir a una adaptación a las condiciones de cautividad (ZOUROS *et al.* 1982; LATTER y MULLEY 1995; LEWIS y THOMAS 2001; GILLIGAN y FRANKHAM 2003), que puede implicar una desadaptación al hábitat original (FRANKHAM *et al.* 2000; WOODWORTH *et al.* 2002), entorpeciendo posteriormente los intentos de reintroducción de la especie en su medio natural. Estos programas ofrecen la posibilidad de controlar la estructura reproductiva de la población, lo que tiene importantes consecuencias desde el punto de vista genético. En este sentido los objetivos fundamentales son reducir en la medida de lo posible: 1) la depresión consanguínea de la eficacia biológica y de sus componentes principales, 2) la pérdida de variabilidad genética, 3) la adaptación a la cautividad y 4) la relajación de la selección natural contra los deletéreos incondicionales que aparecerán por nueva mutación.

En relación con el mantenimiento de la variabilidad genética, se recomiendan a menudo estrategias que, haciendo uso de la información genealógica directa y/o de aquella proporcionada por el análisis de marcadores genéticos moleculares, maximizan la diversidad genética y también, como se ha demostrado, la diversidad alélica y el censo efectivo de la población (FERNÁNDEZ *et al.* 2004). Sin embargo, en un programa con censos poblacionales estables, estas estrategias conducen en unas pocas generaciones a una situación en la que cada pareja reproductora contribuye con un hijo y una hija al grupo reproductor de la generación siguiente (CABALLERO y TORO 2000). De igual modo, las estrategias basadas en la minimización del parentesco entre los miembros de las parejas reproductoras, que son eficientes durante unas pocas generaciones para mantener variabilidad genética en poblaciones pequeñas cuando los fundadores estaban emparentados o contribuyeron desigualmente a la constitución genética poblacional, no producen a largo plazo censos efectivos mayores que los correspondientes a igualar las contribuciones familiares (WANG y HILL 2000). Por tanto, debido a su sencillez, esta estrategia de contribuciones familiares iguales (CI), bajo la cual el censo efectivo es aproximadamente el doble que el censo real de reproductores (WRIGHT 1938), es frecuentemente la estrategia elegida, sobre todo en ausencia de información acerca del parentesco entre los reproductores o cuando los individuos fundadores del programa han contribuido de manera similar al acervo genético poblacional.

En este trabajo se abordarán las consecuencias de la estrategia CI sobre el deterioro de la eficacia media de poblaciones amenazadas en un programa de conservación *ex situ*, por comparación con una situación alternativa en la que la

contribución esperada de descendientes de cada familia al grupo reproductor es una variable aleatoria cuyo valor esperado es proporcional a la eficacia biológica de la misma (contribuciones aleatorias, CA en adelante).

### **1.3. CONSECUENCIAS DE LA APLICACIÓN DE LA ESTRATEGIA CI SOBRE LA EVOLUCIÓN DE LA EFICACIA BIOLÓGICA Y SUS COMPONENTES PRINCIPALES**

La causa principal e inmediata del deterioro de la eficacia tras una reducción drástica del censo poblacional es la depresión consanguínea que, fundamentalmente, se debe a que el aumento del grado de homocigosis asociado a la consanguinidad incrementa la expresión de los alelos deletéreos parcialmente recesivos que segregan en la población. No obstante, dicho incremento de expresión implica un aumento paralelo de la eficiencia de la acción de la selección natural en su contra, que se denomina purga, y que reduce la depresión consanguínea real. A medio plazo, comienzan a cobrar importancia las consecuencias de la mutación deletérea que se produce durante el periodo de disminución del censo. De hecho, a largo plazo no sólo importan las consecuencias de la acción de las fuerzas evolutivas sobre la variabilidad genética presente en la población ancestral, sino también el desplazamiento de la arquitectura genética de los caracteres en la población desde su situación ancestral hacia la determinada por el equilibrio mutación-selección-deriva correspondiente a su nuevo censo efectivo (GARCÍA-DORADO 2007). La estrategia CI actúa sobre todas las fuerzas implicadas en el proceso de transición al nuevo equilibrio, disminuyendo la tasa de incremento de la consanguinidad, pero

reduciendo al mismo tiempo la eficiencia de la selección sobre la variabilidad genética ancestral y sobre aquella surgida después por nueva mutación.

Recientemente se ha desarrollado una aproximación teórica al proceso anterior (GARCÍA-DORADO 2008) que proporciona predicciones muy ajustadas de la evolución de la media de un carácter para una población sometida a una reducción estable del censo. Esta aproximación considera el incremento de la consanguinidad y los efectos de la selección natural, tanto sobre la variabilidad genética ancestral, incluyendo la purga, como sobre la que surge continuamente por mutación. Los resultados teóricos ponen de manifiesto que la proporción de la depresión consanguínea que es eliminada por la purga de deletéreos recesivos es mayor cuanto mayor sea el tamaño poblacional. Dicha teoría es también aplicable a las poblaciones mantenidas bajo una estrategia CI, mostrando que la ventaja esperable de la ralentización de la consanguinidad se reduce para tamaños poblacionales grandes, en los que la purga bajo CA es eficiente. Por otra parte, la estrategia CI impide la acción de la selección natural sobre fecundidad pues, en caso de cumplirse con exactitud, garantiza que la contribución de descendientes a la generación siguiente (es decir, la eficacia de los reproductores) sea constante y, por tanto, independiente de la fecundidad. Es decir, bajo CI se relaja la selección natural sobre fecundidad, tanto en lo que respecta a la selección convencional que habría de compensar el deterioro de éste carácter por acumulación de mutaciones (BRYANT y REED 1999), como en lo referente a la purga de los deletéreos responsables de la depresión consanguínea. La teoría aludida también considera que los descendientes de cada familia que formarán el grupo reproductor de la generación siguiente se eligen entre aquellos

que sobreviven hasta el estado adulto, por lo que la selección continúa actuando sobre viabilidad, pero sólo sobre el componente intrafamiliar de la varianza aditiva, que representa la mitad de la varianza aditiva poblacional (HILL *et al.* 1996). En consecuencia, en poblaciones relativamente grandes, la desventaja de CA atribuible al incremento más rápido de la consanguinidad puede verse compensada por los efectos de la purga, que es considerablemente más eficiente bajo dicha estrategia y que además se ve parcialmente relajada bajo CI.

Por otra parte, dado que la selección natural sobre viabilidad bajo la estrategia CI actúa solo sobre la mitad de la varianza aditiva, los efectos deletéreos sobre viabilidad se exponen a la selección disminuidos por un factor  $1/\sqrt{2}$ , lo cual, considerando que el censo efectivo resulta duplicado bajo esta estrategia, implica una menor probabilidad de fijación, pero un mayor lastre segregacional y, por tanto, una mayor variabilidad genética en el nuevo equilibrio. Así pues, a largo plazo, puede obtenerse una viabilidad media inferior bajo CI que bajo CA, pero esta situación podría revertir al suspenderse la estrategia, debido a la acción de la selección natural sobre el exceso de varianza aditiva para viabilidad que se mantiene bajo CI.

La comparación mediante simulación de ambas estrategias ha resultado, en concordancia con las predicciones teóricas, en que CI induce una reducción importante de la eficacia a medio plazo si la carga deletérea para fecundidad es grande (SCHOEN *et al.* 1998; FERNÁNDEZ y CABALLERO 2001a,b), mientras que las

consecuencias respecto de viabilidad fueron pequeñas a largo plazo (FERNÁNDEZ y CABALLERO 2001a,b; THEODOROU y COUVET 2003).

Los resultados experimentales confirman igualmente las ventajas a corto plazo de una estrategia CI para poblaciones pequeñas (BORLASE *et al.* 1993). Sin embargo, para poblaciones de tamaño moderado, las consecuencias de aplicar esta estrategia fueron poco importantes tanto a corto como a largo plazo ( $N=20$  o  $N=100$ , en RODRÍGUEZ-RAMILO *et al.* 2006).

En todo caso, los argumentos expuestos en los párrafos anteriores indican que las consecuencias del uso de una estrategia CI dependen de las contribuciones proporcionales de la viabilidad y la fecundidad a la eficacia biológica global en función de los procesos a que hemos aludido previamente y que, por tanto, deben evaluarse empíricamente.

Hasta aquí se han tratado los efectos de una reducción del censo sobre la evolución de la eficacia en lo que respecta al efecto de los deletéreos incondicionales que segregan en las poblaciones y que continuamente aparecen por mutación. No obstante, una parte de los cambios genéticos ocurridos durante un programa de conservación *ex situ* se pueden deber a genes que, siendo deletéreos o virtualmente neutros en el hábitat natural de la especie o incluso presentando ventajas en condiciones ambientales particulares, pasan a ser netamente ventajosos durante el programa de conservación al mejorar la adaptación a las condiciones de mantenimiento en cautividad. Como se ha mencionado, la adaptación a condiciones de cautividad es importante en poblaciones grandes de *Drosophila*, y pequeños

incrementos en dicha adaptación causan una importante reducción de la eficacia de dichas poblaciones al verse sometidas de nuevo a condiciones competitivas (FRANKHAM *et al.* 2000; WOODWORTH *et al.* 2002).

En teoría, la estrategia CI puede presentar la ventaja de relajar o desacelerar la selección para adaptación a la cautividad (ALLENDORF 1993). Sin embargo, en la práctica, la aplicación de esa estrategia puede implicar condiciones de mantenimiento menos competitivas que inducirían mayor adaptación a la cautividad, como puede haber ocurrido en el caso de las poblaciones grandes de *Drosophila* mantenidas mediante CI por SHABALINA *et al.* (1997), donde el importante declive observado para eficacia competitiva pudo deberse a la adaptación al sistema no competitivo de mantenimiento, además de a la depresión consanguínea y la acumulación de nueva mutación (KEIGHTLEY *et al.* 1998). De hecho, la reducción en eficacia medida en condiciones naturales que detectaron FRANKHAM *et al.* (2000) en poblaciones adaptadas a la cautividad no resultó menor cuando éstas se habían mantenido bajo CI.

### **1.4. OBJETIVOS PRINCIPALES DE ESTE ESTUDIO**

El objetivo principal de este estudio es determinar las consecuencias de la aplicación de una estrategia CI sobre el deterioro de la eficacia biológica en poblaciones sometidas a distintas reducciones del censo durante un periodo prolongado, y analizar, a la luz de la teoría, el papel de los distintos factores determinantes de dicho deterioro, y la contribución relativa de la fecundidad y la viabilidad a la eficacia competitiva y no competitiva durante este proceso.

Para ello, a partir de una población recientemente capturada, y con el fin de estudiar los posibles efectos de la adaptación a las condiciones de cautividad, se desarrollaron varias líneas experimentales bajo ambas estrategias evaluándose las consecuencias sobre la eficacia biológica y sus componentes. Además, se evaluaron distintas medidas de la eficacia tras un periodo de interrupción de la estrategia CI y de mantenimiento en condiciones competitivas, con el fin de determinar si, al ser reintroducida la población en su ambiente original o volver a mantenerse con un sistema CA, la mayor variabilidad genética predicha bajo la estrategia CI se manifiesta en un incremento en la eficacia de la población.

## **2. MATERIAL Y MÉTODOS**

---

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1. MATERIAL BIOLÓGICO

En este estudio se utilizó como organismo experimental el díptero *Drosophila melanogaster*.

La población base procedía de una muestra compuesta por 300 hembras fecundadas y 300 machos, capturada en la localidad de San Sadurní de Noya el 23 de septiembre de 2004. A su llegada a Madrid una semana después, la descendencia de estas hembras se distribuyó en 64 botellas con unos 50 individuos cada una, que se mantuvieron con el mismo número de padres potenciales durante 6 generaciones antes de comenzar el experimento. Se utilizó un sistema de apareamiento circular de manera que, en cada generación, cada botella  $i$  contribuía a la siguiente generación con 25 adultos a la botella  $i$  y otros 25 adultos a la  $i + 1$ , con excepción de la última botella, que contribuía 25 adultos a la última y otros 25 a la primera.

### 2.2. CONDICIONES DE CULTIVO

La población se mantuvo en botellas de 250 ml de capacidad en cuyo fondo (60 mm de diámetro) se disponía una capa de medio de cultivo de aproximadamente 1,5 cm de espesor. Todos los apareamientos se realizaron en tubos de vidrio de fondo plano de 20 mm de diámetro y 90 mm de altura, con una capa de medio de unos 2 cm.

El medio de cultivo se preparaba mediante la cocción de una mezcla formada por 100 g de levadura, 100 g de azúcar, 12 g de agar industrial y 2,5 g de sal por litro de agua, a la que se añadía ácido propiónico al 0,5% (v/v) para evitar la contaminación fúngica.

Las condiciones de mantenimiento fueron iluminación constante y temperatura y humedad controladas ( $25 \pm 1$  °C y  $40 \pm 5\%$  HR, respectivamente), y las manipulaciones necesarias se hicieron a temperatura ambiente y utilizando gas CO<sub>2</sub> como anestésico.

### 2.3. CARACTERES EVALUADOS

Los principales caracteres evaluados fueron fertilidad, fecundidad, viabilidad huevo-adulto y eficacia biológica. Al final del experimento 3 se evaluó también la eficacia competitiva y el éxito de los machos en el apareamiento.

*Fertilidad* ( $\tau$ ): se trata de un carácter umbral que se define como la capacidad de producir pupas por parte de una pareja de reproductores. Por tanto, vale 0 en el caso de no haber pupas o 1 en el caso de que las haya.

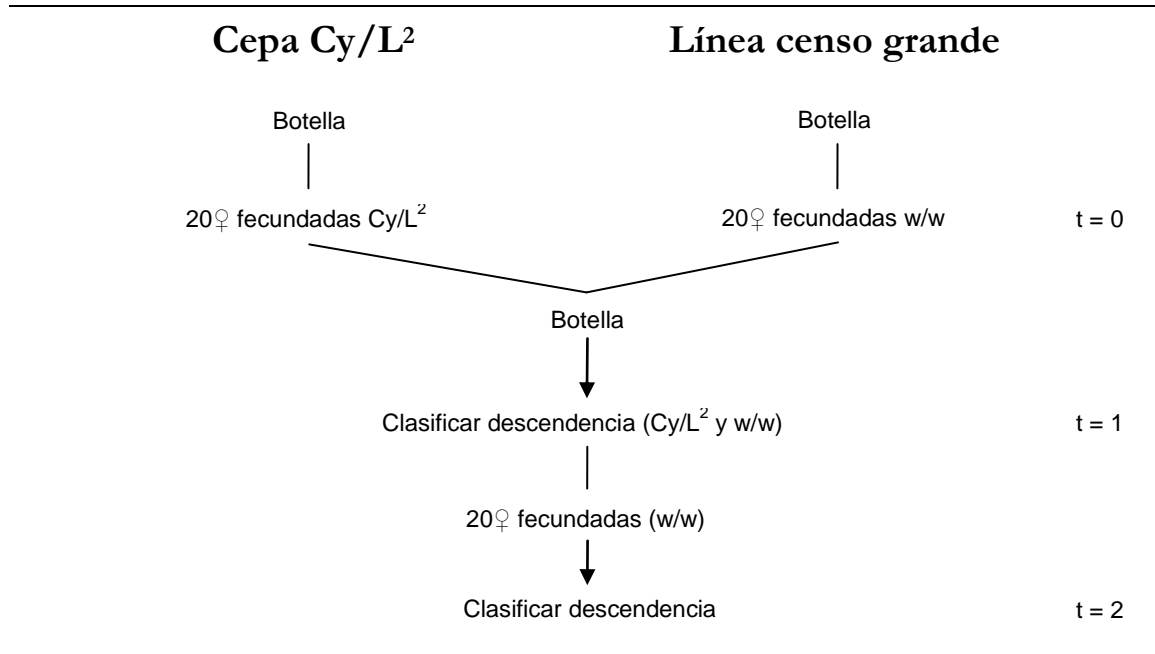
*Fecundidad* ( $\varphi$ ): evaluada como el número de huevos puestos durante 24 horas por una hembra de 3-4 días de edad en una placa con medio coloreado tras haber sido previamente mantenida con dos machos durante 48 horas en un mismo tubo. Se trata por tanto de una medida de la fecundidad temprana, no del número total de huevos puestos a lo largo de la vida del individuo.

*Viabilidad huevo-adulto ( $v$ ):* tras evaluar la fecundidad, se transfería el medio coloreado con los huevos puestos por una hembra a un tubo con medio de cultivo estándar y se estimaba la viabilidad huevo-adulto de la descendencia como el cociente entre el número total de adultos emergidos 13 días después de la puesta y el número total de huevos.

*Eficacia biológica medida como número de pupas por pareja ( $\omega$ ):* dado que, según se explica más adelante, el número de pupas producidas por cada pareja al cabo de 10 días del apareamiento era el que determinaba el número esperado de descendientes aportados al grupo reproductor para la estrategia CA, se consideró que dicho número representa una medida de la eficacia en las condiciones experimentales impuestas.

*Eficacia biológica competitiva ( $\omega_c$ ):* este carácter se evaluó por competencia con un genotipo de referencia: la cepa (*In(2LR) CyO, Cy/L<sup>2</sup>*) que era portadora en el cromosoma II, en heterocigosis y repulsión, de las mutaciones *Curly* (*Cy*: letal en homocigosis, produce en heterocigosis un fenotipo de alas curvadas y se encuentra en la posición 6.1 asociada a una inversión que impide el sobrecruzamiento) y *Lobe* (*L<sup>2</sup>*: localizada en la posición 72.0, produce en heterocigosis una disminución del tamaño del ojo, mientras que en homocigosis causa ojos diminutos y una viabilidad muy reducida). Para ello se muestrearon 20 hembras fecundadas de cada botella y se transfirieron junto con 20 hembras fecundadas de la cepa de referencia a una nueva botella (generación 0 de la evaluación) para evaluar las frecuencias fenotípicas de la

descendencia emergida al cabo de 14 días (generación 1 de la evaluación), según se muestra en la figura 2.1.



**Figura 2.1:** Diseño experimental para la evaluación de la eficacia biológica competitiva de las líneas de censo grande ( $w/w$ ) frente a un genotipo de referencia ( $Cy/L^2$ ) y del éxito de los machos en el apareamiento.

La eficacia competitiva se calcula como el logaritmo neperiano del cociente entre el número de hembras silvestres emergidas y el número de hembras  $Cy/L^2$  emergidas por botella en la misma generación.

$$\omega_c = \ln \frac{(n^{\circ} \text{ hembras silvestres})_{t=1}}{(n^{\circ} \text{ hembras no silvestres})_{t=1}}$$

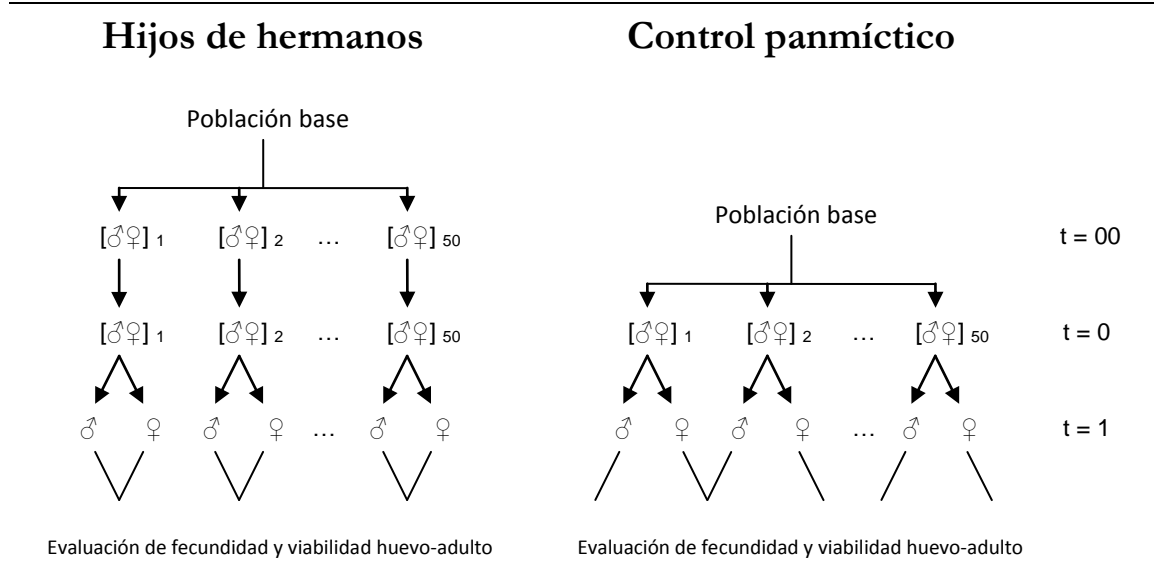
*Éxito de los machos en el apareamiento* ( $\epsilon$ ): de la descendencia de cada una de las botellas utilizada para evaluar las frecuencias fenotípicas en la evaluación de la eficacia competitiva, se transfirieron 20 hembras silvestres fecundadas a botellas nuevas, evaluándose de nuevo las frecuencias fenotípicas de la descendencia, donde los individuos de fenotipo silvestre eran descendientes de machos de la línea de la

generación 1 de la evaluación que aparearon con éxito (Figura 2.1). El éxito en el apareamiento relativo a la cepa ( $In(2LR) CjO, Cj/L^2$ ) se evaluó como la proporción, en escala logarítmica, de individuos de fenotipo silvestre que descienden de hembras silvestres que puedan haber sido fecundadas por machos silvestres o  $CyL^2$ .

$$\varepsilon = \ln \frac{\left( \frac{n^{\circ} \text{ silvestres}}{n^{\circ} \text{ no silvestres}} \right)_{t=2}}{\left( \frac{n^{\circ} \text{ silvestres}}{n^{\circ} \text{ no silvestres}} \right)_{t=1}}$$

#### **2.4. EXPERIMENTO 1: ESTIMA DE LA TASA DE DEPRESIÓN CONSANGUÍNEA PARA FECUNDIDAD Y VIABILIDAD HUEVO-ADULTO EN LA POBLACIÓN BASE**

El experimento 1 (Figura 2.2) se dividió en dos partes: la primera (hijos de hermanos) orientada a evaluar la fecundidad de hembras consanguíneas y la viabilidad de su puesta; y la segunda (control panmítico) encaminada a evaluar la fecundidad de hembras no consanguíneas y la viabilidad huevo-adulto de su descendencia no consanguínea.



**Figura 2.2:** Diseño experimental para la evaluación de la tasa de depresión para fecundidad y viabilidad huevo-adulto de hijos de hermanos y de un control panmítico.

*Esquema hijos de hermanos:* en la generación 00 se obtuvieron 50 hembras vírgenes y 50 machos de la población base, y se transfirieron en parejas formadas al azar a 50 tubos. De la descendencia de cada uno de estos 50 apareamientos (generación 0) se muestrearon machos y hembras vírgenes para realizar cuatro nuevos apareamientos (réplicas) hermano por hermana en tubos individuales. De la descendencia de dichos apareamientos (generación 1. Hijos de hermanos) se procedió a aparear de nuevo hermano por hermana, evaluándose la fecundidad ( $\varphi$ ) de la hembra de la pareja (coeficiente de consanguinidad  $F_t = 0,25$ ) y la viabilidad huevo-adulto ( $\nu$ ) de su descendencia (generación 1.  $F_t = 0,375$ ).

*Esquema de control panmítico:* de modo sincrónico con la generación 0 del esquema anterior, se obtuvieron machos y hembras vírgenes de la población base, transfiriéndolos por parejas al azar a 50 tubos. De la descendencia de cada apareamiento se obtuvieron cuatro machos y cuatro hembras (no consanguíneos)

que se aparearon en parejas mediante un esquema circular (cada hembra de un tubo con un macho del tubo siguiente) para evitar el parentesco en las parejas. Se evaluó entonces la fecundidad ( $\phi$ ) de la hembra de cada pareja y la viabilidad huevo-adulto ( $\nu$ ) de su descendencia ( $F_t = 0$ ).

## **2.5. EXPERIMENTO 2: MANTENIMIENTO DE LÍNEAS CON CONTRIBUCIONES ALEATORIAS (CA) Y CONTRIBUCIONES IGUALES (CI)**

Tras la evaluación de la tasa de depresión consanguínea para cada carácter en la población base, se llevó a cabo el experimento encaminado a comparar las dos estrategias de conservación, constituyéndose las líneas que se mantendrían con contribuciones aleatorias (CA) o iguales (CI). El experimento puede dividirse en dos periodos consecutivos.

### **2.5.1. PERIODO I**

Se obtuvieron 300 machos y 300 hembras vírgenes de la población base para constituir 12 líneas CA y 12 líneas CI pequeñas (CAP y CIP; cada una formada por 5 parejas alojadas cada una en un tubo) y una línea CA y una línea CI grandes (CAG y CIG; cada una formada por 25 parejas alojadas cada una en un tubo). Al cabo de 10 días tras el apareamiento, se procedió al recuento de las pupas en cada tubo y a la obtención de vírgenes, al igual que se hizo en todas las generaciones sucesivas de mantenimiento en tubos. A partir de entonces comenzó el mantenimiento de las líneas durante 19 generaciones, tal y como se describe a continuación.

*Mantenimiento de las líneas CI:* en este esquema, cada pareja (tubo) debe contribuir con un macho y una hembra al grupo reproductor de la generación siguiente. Cada línea CI se mantenía obteniendo, tras el recuento de pupas, todas las hembras vírgenes y machos posibles de cada tubo. En cada generación  $t$  se transfería una hembra virgen tomada al azar de la descendencia total en cada tubo  $i$  a un nuevo tubo  $i$  de la generación  $t + 1$  ( $1 \leq i \leq 5$  ó  $1 \leq i \leq 25$  dependiendo del tamaño de la línea). El número del tubo del que procedía el macho asignado al tubo  $i$  de la generación  $t + 1$  es el que ocupa la posición  $i$  en una permutación aleatoria de los tubos de la generación  $t$ . En el caso de que un tubo no proporcionase ninguna hembra o macho, este se sustituía por una hembra o macho de otro tubo designado al azar.

*Mantenimiento de las líneas CA:* en este esquema, cada pareja (tubo) de la generación  $t$  debe contribuir al grupo reproductor de la generación siguiente un número aleatorio de machos y de hembras cuyo valor esperado sea proporcional a la eficacia media de los progenitores, medida como número de pupas en el tubo de procedencia. Cada línea CA se mantenía obteniendo todas las hembras vírgenes y machos posibles de cada tubo. En cada tubo  $i$  se contaba el número de pupas al cabo de 10 días tras el apareamiento ( $n_i$ ). Comenzando por el primer tubo, se asignaban números de orden consecutivo a todas las pupas del conjunto obtenido en los tubos de la línea, del 1 al  $K = \sum n_i$ . A continuación, se asignaba un número aleatorio del 1 al  $K$  sin reemplazamiento a cada hembra reproductora necesaria para producir la siguiente generación (5 números en el caso de las líneas pequeñas, y 25

en el caso de las grandes), de modo que cada número coincidía con el número de orden de una pupa. La hembra reproductora en cuestión se muestreaba al azar de entre las obtenidas en el tubo de esa pupa. De este modo, el número esperado de hembras contribuidas por cada tubo era proporcional a su número de pupas. En el caso de que un número correspondiese a la contribución de más hembras que el número de hembras vírgenes obtenido en ese tubo, se sustituía por otro número aleatorio de 1 a  $K$ .

De forma análoga se establecía la procedencia de los machos. Una vez elegidas las hembras y situadas de forma consecutiva en sus tubos de apareamiento, se generaba una permutación aleatoria (igual que en las líneas CI) que indicaba en qué orden eran asignados los machos a los tubos de la generación  $t + 1$ .

### **2.5.2. PERIODO II**

Con el objetivo de dilucidar si la estrategia CI había conducido en la línea de censo grande al mantenimiento de una varianza genética que permitiese posteriormente a la selección natural reducir su desventaja en viabilidad y eficacia media, en la generación 19 se modificó el manejo. A partir de esta generación y hasta la 32, dicha línea pasó a mantenerse del mismo modo que la línea CA de censo grande, mientras que el resto de líneas continuaron manteniéndose igual que en el periodo I.

### **2.5.3. EVALUACIONES DE LA FECUNDIDAD, VIABILIDAD HUEVO-ADULTO Y EFICACIA BIOLÓGICA**

Se realizaron evaluaciones de la fecundidad ( $\phi$ ) y, subsiguientemente, de la viabilidad huevo-adulto( $\nu$ ) en la generación 8 (tres hembras por pareja de parentales tanto en las líneas grandes como en las pequeñas), en la generación 14 (dos hembras por pareja de parentales en las líneas grandes y ocho hembras por pareja de parentales en las líneas pequeñas) y en la generación 32 (cuatro hembras por pareja de parentales en las líneas grandes y ocho hembras por pareja de parentales en las líneas pequeñas).

La eficacia biológica ( $\omega$ ), medida como número de pupas por pareja, se evaluó para cada tubo de cada esquema, línea y generación durante todo el experimento.

### **2.6. EXPERIMENTO 3: ESTUDIO DEL POTENCIAL ADAPTATIVO EN CONDICIONES DE COMPETENCIA**

En la generación 33 se procedió a modificar de nuevo el mantenimiento de los distintos tipos de líneas con el objetivo de comparar su potencial adaptativo cuando éstas se enfrentan a unas condiciones competitivas más parecidas a las condiciones naturales.

Para ello, cada una de las líneas pequeñas (tanto CIP como CAP) se mantuvo mediante apareamiento circular en 2 botellas con censos poblacionales de unos 50 individuos (aproximadamente 25 machos y 25 hembras) cada una.

De forma similar, cada una de las líneas grandes (tanto la línea CIG como la línea CAG) se mantuvo mediante apareamiento circular en 10 botellas con censos poblacionales de unos 50 individuos (aproximadamente 25 machos y 25 hembras) cada una.

En la generación 60 se evaluaron la eficacia biológica competitiva ( $\omega_c$ ) y el éxito en el apareamiento ( $\varepsilon$ ) en todas las líneas. En la generación 63 se evaluó la eficacia biológica no competitiva como número de pupas por pareja ( $\omega$ ) en las líneas grandes para 15 tubos constituidos con una hembra virgen y un macho muestreados al azar por cada botella.

## **2.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO**

### **2.7.1. ANÁLISIS DEL EXPERIMENTO 1**

La tasa de depresión consanguínea para la eficacia y sus componentes (caracteres para los que suele asumirse un modelo multiplicativo) se puede definir como el tanto por ciento de declive de la media por cada 1% de incremento del coeficiente de consanguinidad ( $F_t$ ). Por ello, en el experimento 1, la tasa de depresión consanguínea ( $\delta$ ) se estimó en escala logarítmica como:

$$\delta = \frac{\bar{X}_{control} - \bar{X}_{consanguíneas}}{F_t} ,$$

siendo  $\bar{X}_{control}$  y  $\bar{X}_{consanguíneas}$  las medias del logaritmo neperiano del carácter en panmixia y bajo consanguinidad respectivamente, y  $F_t$  el coeficiente de consanguinidad. Por simplificar consideramos la viabilidad huevo-adulto como un

carácter de la hembra que produjo la puesta, de modo que se asume un valor de  $F_t = 0,25$  para la estima de la tasa de depresión de fecundidad y viabilidad.

### **2.7.2. ANÁLISIS DEL EXPERIMENTO 2**

*Cálculo de los coeficientes de consanguinidad:* el uso de las ecuaciones de predicción que presentaremos más adelante en el apartado de los modelos teóricos requiere el cálculo del coeficiente de consanguinidad en cada generación  $t$ . Éste puede ser el  $F_t$  calculado mediante el estudio de las genealogías (utilizando el programa ENDOG 4.0) o bien el coeficiente de consanguinidad esperado ( $E(F_t)$ ), que se calcula como:

$$E(F_t) = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N_e}\right)^t ,$$

siendo  $N_e$  el censo efectivo (FALCONER y MACKAY 1996).

Según la teoría (FALCONER y MACKAY 1996), el censo efectivo  $N_e$  de una población panmíctica de censo estable depende de la varianza del número de hijos por familia ( $V_k$ ), según la expresión aproximada:

$$N_e \approx \frac{4N}{V_k + 2} ,$$

donde  $N$  es el número de reproductores. De esta forma, en el caso de una estrategia CI, donde cada familia contribuye con un hijo y una hija a la descendencia ( $V_k = 0$ ), tenemos que  $N_e = 2N$ . Para el caso de una estrategia CA, se asume que la

contribución de cada familia sigue una distribución Poisson de parámetro 2, luego  $N_e = N$ .

*Estima de la presión selectiva:* la presión selectiva se estima a través del diferencial de selección relativo ( $S_t$ ) para el número de pupas por pareja, calculado para cada generación y línea como:

$$S_t = \frac{\sum \left( \frac{X_{pupas} N_{adultos}}{2N_{parejas}} \right) - \bar{X}_{pupas}}{\bar{X}_{pupas}} ,$$

donde el sumatorio es para todas las parejas de la línea,  $X_{pupas}$  es el número de pupas por pareja,  $N_{adultos}$  el número de adultos que contribuye cada pareja a la generación siguiente,  $N_{parejas}$  el número de parejas que componen la línea, y  $\bar{X}_{pupas}$  la media del número de pupas por pareja de la línea.

Además se puede inferir qué parte de esta presión selectiva se debe a la existencia de individuos o parejas estériles. Para ello se definió el carácter umbral fertilidad, opuesto a esterilidad, que toma el valor 0 en las parejas (tubos) que contribuyen cero pupas y 1 en las demás, de modo que la media del carácter es la proporción ( $p$ ) de tubos en los que hay pupas. De esta forma, dado que en los tubos que han contribuido a la generación siguiente siempre hay pupas, la media para fertilidad de los individuos seleccionados es 1 y por tanto el diferencial de selección para fertilidad es  $q = 1 - p$ , es decir, la proporción de tubos sin pupas, y el diferencial de selección relativo a la fertilidad media es  $q/p$ . Así pues, el declive en la

proporción de tubos con pupas ilustra la magnitud de la depresión consanguínea para fertilidad y también el aumento de la intensidad de selección para este carácter.

*Estima de la varianza de deriva y de los errores típicos de las medias en las líneas pequeñas:* la varianza de deriva de las líneas pequeñas ( $\sigma_{(p)}^2$ ) se estimó para cada carácter como el componente entre líneas en un análisis de varianza simple para cada esquema y generación evaluada, donde:

$$X_{ik} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ik} ,$$

siendo  $X_{ik}$  la evaluación del carácter correspondiente a la pareja (tubo)  $k$  de la línea  $i$ ,  $\mu$  la media general del carácter,  $\alpha_i$  el efecto debido a la línea  $i$  (que se consideró un factor aleatorio) y  $\varepsilon_{ik}$  el error asociado a la estima obtenida en cada pareja (tubo)  $k$  de la línea  $i$ .

Para las líneas pequeñas, la media de cada carácter en cada esquema y generación, junto con su error típico empírico, se calculó promediando las medias correspondientes a todas las líneas del esquema correspondiente. Dicho error típico incluye, por tanto, el componente de la varianza entre líneas atribuible a la deriva genética.

*Inferencia de la varianza de deriva y de los errores típicos de las medias para número de pupas en las líneas grandes:* dado que, en el caso del número de pupas, la varianza de deriva de las líneas pequeñas se puede estimar en todas las generaciones, su evolución puede ser utilizada para inferir una sobreestima de la correspondiente a

las líneas grandes, que podrá incorporarse en la estima del error típico de las medias de dichas líneas grandes, tal y como se explica a continuación.

En ausencia de selección, la varianza entre líneas debida a deriva depende sólo de la consanguinidad, sin importar el censo efectivo con que esta se ha alcanzado, siendo dicha dependencia lineal en el caso de caracteres aditivos. Para componentes de eficacia, se ha demostrado que, en condiciones de selección natural relajada, esta dependencia no se ve muy afectada por la acción génica no aditiva, a no ser que se alcancen valores elevados de la consanguinidad, circunstancia en la cual la varianza entre líneas atribuible a recesivos a baja frecuencia excede en mucho a la predicción aditiva (LÓPEZ-FANJUL *et al.* 2002; BARTON y TURELLI 2004). En nuestro caso, como se mostrará más adelante y de acuerdo con estas predicciones, la varianza entre líneas pequeñas para el número de pupas aumentó de forma aproximadamente lineal para valores de  $F_t$  dentro del rango alcanzado en las líneas grandes ( $F_t < 0.525$ ), tanto para CIP como para CAP, manifestándose un incremento acelerado para consanguinidades elevadas. Así pues, puede inferirse la varianza de deriva de las líneas grandes que se esperaría en ausencia de selección si el carácter fuera aditivo ( $\hat{\sigma}_{Gt}^2$ ) utilizando el coeficiente de regresión lineal ( $b$ ) de la varianza de deriva sobre el  $F_t$  estimado en las líneas pequeñas utilizando los datos de las generaciones en que los valores del coeficiente de consanguinidad cumplen la condición  $F_t < 0.525$ . Para ello hemos utilizado las estimas de la varianza entre líneas en las líneas CIP, dado que éstas son las que, en teoría, padecen menos selección.

$$\hat{\sigma}_{lGt}^2 = bF_{Gt} \text{ ,}$$

donde  $F_{Gt}$  es el coeficiente de consanguinidad estimado en la línea grande.

Esta inferencia proporciona una sobreestima de la varianza de deriva de las líneas grandes porque, en éstas, la selección natural reducirá más eficientemente el progreso de la deriva (PÉREZ-FIGUEROA *et al.* 2009).

La sobreestima anterior de la varianza de deriva de las líneas grandes puede incorporarse en el cálculo de una sobreestima del correspondiente error típico de la media  $ET_{\bar{X}_t}$ , procedimiento que garantiza contrastes conservadores al comparar los esquemas de censo grande. Dicho error típico corregido para incluir la varianza de deriva se calcula como:

$$ET_{\bar{X}_t} = \sqrt{ET^2 + \hat{\sigma}_{lGt}^2} \text{ ,}$$

donde para cada línea y generación,  $ET^2$  es el cuadrado del error típico debido a muestreo de la estima de la media muestral de nuestra línea obtenido por el procedimiento estándar.

*Comparación de las media de los esquemas CA y CI para los caracteres estudiados:* en todos los casos, la variable utilizada en estas comparaciones fue el promedio de las observaciones realizadas para los individuos de un mismo tubo de la línea en el caso de las líneas grandes, y el promedio general de cada línea en el caso de las pequeñas.

Para fecundidad y viabilidad huevo-adulto, las comparaciones se realizaron para cada esquema y generación mediante simples contrastes  $t$  de Student. Dado que, en algunas ocasiones, se detectaron diferencias significativas entre esquemas respecto de la varianza del error para un mismo censo poblacional, se utilizó sistemáticamente la corrección de Welch, que permite no asumir homogeneidad de varianza. Este estadístico se define como:

$$t = \frac{(\bar{X}_{CI} - \bar{X}_{CA})}{\sqrt{[ET_{\bar{X}_{CI}}^2 + ET_{\bar{X}_{CA}}^2]}}$$

donde  $ET$  designa el error típico.

Para número de pupas, se calculó un estadístico  $Z$  similar a la  $t$  de Student cada generación utilizando los errores típicos corregidos para incorporar la sobreestima de la varianza de deriva. Dado que cada estadístico tendrá aproximadamente 48 grados de libertad, se le puede suponer distribución aproximadamente normal  $N(0,1)$ . Estos estadísticos se utilizaron también para realizar contrastes sobre periodos de varias generaciones, como se indica en el apartado siguiente.

Las comparaciones entre esquemas para las líneas del mismo tamaño a lo largo de varias generaciones sucesivas se han realizado mediante un análisis de varianza factorial con “generaciones” como factor aleatorio, y “esquemas” como factor fijo cruzado con “generaciones”. Para fecundidad y viabilidad huevo-adulto estos análisis incluyeron las tres evaluaciones realizadas. En el caso del número de

pupas de las líneas pequeñas, el experimento se dividió en dos periodos que se analizaron por separado: el primero (generaciones 1-14) fue aquel en que el modelo MSD (véase apartado 2.8.2 más abajo) predecía una ventaja para CI; el segundo (generaciones 16-34) fue aquel en que el mismo modelo MSD predecía una desventaja.

En el caso de fecundidad y viabilidad huevo-adulto en comparaciones que engloban líneas grandes y pequeñas, y en el caso del número de pupas de las líneas grandes, no es adecuado analizar mediante un análisis de varianza los datos conjuntos. En el primer caso, ello obedece a la falta de homocedasticidad y a la ausencia de repeticiones en las líneas grandes. En el segundo se debe a la ausencia de repeticiones, que puede paliarse utilizando el estadístico  $Z$  que incorpora la sobreestima de la varianza de deriva de las medias. Nótese que los métodos disponibles para analizar conjuntamente distintos contrastes, que se basan en los correspondientes valores  $P$ , como la prueba de Fisher (FISHER 1948), son válidos sólo para contrastar la hipótesis nula cuando sólo una de las potenciales hipótesis alternativas unilaterales se considera posible, pues infravaloran el peso de los contrastes que están a favor de la hipótesis alternativa contraria a aquella que se está contrastando.

Así, en dichos casos, y para comprobar la significación conjunta de las diferencias entre medias en generaciones sucesivas, se puede suponer independencia entre las mismas y utilizar para cada contraste el estadístico  $Z$  (o el estadístico  $t$  como una aproximación a  $Z$ , en el caso de fecundidad y viabilidad). Teniendo en

cuenta que, bajo la hipótesis nula, la suma  $S$  de los  $n$  estadísticos de todos los contrastes tendrá varianza  $n$  y, por tanto, una distribución aproximadamente  $N(0, \sqrt{n})$ ,  $S/\sqrt{n}$  presentará de nuevo una distribución aproximadamente  $N(0,1)$  bajo la hipótesis nula, y podrá ser utilizado como estadístico para el contraste de hipótesis conjunto.

### **2.7.3. ANÁLISIS DEL EXPERIMENTO 3**

Las comparaciones entre los dos esquemas en las líneas grandes o en las pequeñas se realizaron mediante un análisis de la varianza, puesto que ya no se requiere un estadístico aditivo  $Z$  que permita evaluar la significación conjunta de varios contrastes. En el caso de las líneas grandes, al desconocerse el coeficiente de consanguinidad, no se pueden aplicar los métodos usados en el análisis del experimento 2 para incorporar una sobreestima de la varianza de deriva en el análisis.

## **2.8. PREDICCIONES TEÓRICAS**

### **2.8.1. PREDICCIÓN DE LA DEPRESIÓN CONSANGUÍNEA EN AUSENCIA DE SELECCIÓN Y MUTACIÓN (MODELO NEUTRO)**

Como ya se ha mencionado, los caracteres relacionados con eficacia siguen un modelo multiplicativo. Si suponemos una población de censo finito  $N$ , en ausencia de mutación y selección, la única causa posible de cambio en el valor esperado de la media del carácter será la depresión consanguínea, de forma que:

$$\bar{X}_t = \bar{X}_0 \exp(-\delta F_t) ,$$

siendo  $\bar{X}_t$  la media esperada para el carácter en la generación  $t$ ,  $\bar{X}_0$  la media inicial (estimada en el experimento 1),  $\delta$  la tasa de depresión consanguínea (estimada en el experimento 1 a partir de datos en escala logarítmica) y  $F_t$  el coeficiente de consanguinidad en la generación  $t$ .

### **2.8.2. PREDICCIÓN DE LA DEPRESIÓN CONSANGUÍNEA BAJO MUTACIÓN, SELECCIÓN Y DERIVA (MODELO MSD)**

*Coefficiente de consanguinidad con purga:* desarrollado por GARCÍA-DORADO (2007), supone una población de censo finito  $N$  sometida a selección y en la que segrega un alelo parcial o totalmente recesivo  $m$  a frecuencia  $q$  en cada uno de una serie de loci equivalentes. Las eficacias correspondientes a cada uno de los genotipos  $++$ ,  $m+$  y  $mm$  serán  $1$ ,  $1 - bs$  y  $1 - s$  respectivamente. De esta forma,  $s$  es el coeficiente de selección en contra del homocigoto deletéreo y  $b$  es el coeficiente de dominancia, que indica la fracción del coeficiente de selección que se expresa en heterocigosis.

Para cada alelo  $m$ , dado que la desventaja del heterocigoto es  $bs$ , el efecto deletéreo que se espera en homocigosis si la acción génica es aditiva es  $2bs$ . Por tanto, el exceso del auténtico efecto deletéreo por alelo deletéreo en homocigosis con respecto a esta esperanza aditiva será  $(s - 2bs)/2$ , que es igual al grado de dominancia  $d$  de la escala de Falconer (FALCONER y MACKAY 1996).

Con censo finito, la probabilidad de homocigosis de aquellos alelos recesivos que están inicialmente segregando con frecuencias bajas, aumentará como

consecuencia de la deriva y, por tanto, su expresión se incrementará proporcionalmente al exceso deletéreo homocigótico  $d$ . Esto causará una reducción en la media poblacional del carácter (depresión consanguínea) y un aumento de la eficiencia de la acción de la selección natural contra dichos alelos, conocida como purga. Debido a este incremento de la eficiencia de la selección, el coeficiente de consanguinidad para los alelos deletéreos (que denominaremos coeficiente de consanguinidad purgado  $g_t$ ) será menor que el esperado bajo el modelo neutro, pudiendo calcularse como:

$$g_t = \hat{g} \left\{ 1 - \left[ \left( 1 - \frac{1}{2N} \right) (1 - d) \right]^t \right\} ,$$

donde  $\hat{g}$  es el valor al que tiende  $g_t$  asintóticamente:

$$\hat{g} = \frac{1}{1 + d(2N - 1)}$$

*Modelo general (CA):* Supongamos una población ancestral, sometida a selección y mutación (que ocurre a una tasa  $\lambda$  por gameto y generación), y mantenida con un censo finito constante  $N_0$  durante un periodo de tiempo lo suficientemente largo como para que se haya alcanzado un equilibrio mutación-selección-deriva (MSD). En este caso, el incremento en heterocigosis causado por mutación se verá contrarrestado por la reducción de la misma debida a selección y deriva, calculándose la tasa de depresión consanguínea  $\delta$  de dicha población ancestral como:

$$\delta = \frac{\lambda s(1 - 2h)}{\frac{1}{2N_0} + hs + Ks(1 - 2h)},$$

donde  $K$  es la proporción de copias deletéreas que se encuentran en homocigosis, que se puede aproximar como (GARCÍA-DORADO 2007):

$$K \approx \frac{1}{4N_0hs + \sqrt{2\pi N_0s} + 2}$$

Supongamos ahora que el censo se reduce a un nuevo valor  $N$  y la mutación espontánea sigue ocurriendo con la misma tasa  $\lambda$ , de forma que la población tenderá asintóticamente a un nuevo equilibrio MSD. Durante este nuevo proceso de tendencia a un equilibrio, para valores pequeños o moderados de  $N$  y cortos periodos de tiempo, la selección natural convencional (dejando a un lado la purga) compensará el deterioro inducido por la nueva mutación, y el valor esperado del carácter en la generación  $t$ , teniendo en cuenta sólo la depresión y la purga, se puede calcular como:

$$\bar{X}_t = \bar{X}_0 \exp(-\delta g_t)$$

Sin embargo, si se consideran periodos más largos de tiempo con el nuevo censo, hay que tener en cuenta la tasa de reducción en eficacia ( $D_m$ ) debida a la fijación de deletéreas en el nuevo equilibrio. En este caso, suponiendo que  $N_0$  era tan grande que la tasa de declive de la media atribuible a fijación de deletéreas en el equilibrio MSD ancestral era despreciable, la media de la eficacia o de sus

componentes principales en la generación  $t$  se puede predecir como (GARCÍA-DORADO 2007):

$$\bar{X}_t = \bar{X}_0 \exp[-\delta g_t - (t - 2NF_t)D_m] ,$$

donde el nuevo término del exponente representa el declive debido a fijación de deletéreos, que ocurrirá con una tasa  $D_m$  cuando se alcance el equilibrio MSD para el nuevo censo, siendo  $D_m = 2Ns\lambda U$  y  $U$  la probabilidad de fijación de una mutación deletérea en el nuevo equilibrio, calculada a partir de la teoría de difusión de KIMURA (1969) (en general, esta probabilidad de fijación se puede aproximar aceptablemente utilizando la aproximación aditiva correspondiente a  $h = 1/2$ ).

*Modelo específico para CI:* la estrategia CI es un proceso que duplica el censo efectivo y reduce, por tanto, la tasa de incremento de consanguinidad. Además, relaja la selección natural, eliminando su acción sobre fecundidad y reduciendo la correspondiente a viabilidad a su componente intrafamiliar, por lo que las ecuaciones de predicción para cada componente de eficacia será diferente.

De esta forma, en el proceso de aproximación al equilibrio para poblaciones mantenidas mediante esta estrategia, la fecundidad media esperada será (GARCÍA-DORADO 2007):

$$\bar{X}_t = \bar{X}_0 \exp \left[ -\delta F_t^E - \frac{\delta_N(t - 4NF_t^E)}{4N} - 2\lambda hst \right] ,$$

siendo  $\delta_N$  la tasa esperada de depresión consanguínea en el equilibrio mutación-deriva (sin selección) correspondiente al nuevo censo con CI ( $\delta_N = 4N\lambda s (1 - 2h)$ ) y  $F_t^E$  el coeficiente de consanguinidad en la generación  $t$  bajo esta estrategia.

En el caso de la viabilidad huevo-adulto, la selección actúa sólo sobre el componente intrafamiliar, y por ello sólo sobre la mitad de la varianza aditiva (es decir,  $\lambda bs$  si la población ancestral en equilibrio era tan grande que se podía ignorar la deriva), de modo que su efecto sobre las frecuencias génicas es el esperado bajo CA si el efecto deletéreo en homocigosis fuese  $s^* = s/\sqrt{2}$  y, dado que se duplica el censo efectivo, el coeficiente de consanguinidad con purga pasa a ser:

$$g_t^E = \hat{g}^E \left\{ 1 - \left[ \left( 1 - \frac{1}{4N} \right) \left( 1 - \frac{d}{\sqrt{2}} \right) \right]^t \right\} ,$$

donde  $\hat{g}^E = 1 / [1 + (4Nd/\sqrt{2}) + (d/\sqrt{2})]$  es el valor al que tiende  $g_t^E$  al aproximarse al equilibrio.

Esta menor eficiencia de la selección natural permite que se acumulen más deletéreos segregantes, de modo que la varianza aditiva de la eficacia aumenta hasta alcanzar un nuevo valor de equilibrio. De esta manera, y teniendo en cuenta la reducción en la eficiencia de la selección natural, la depresión consanguínea, la purga y la fijación de deletéreos; la viabilidad esperada en una generación  $t$  durante el proceso de aproximación al equilibrio será:

$$\bar{X}_t = \bar{X}_0 \exp[-\delta g_t^E - 4N\lambda hs F_t^E - (t - 4NF_t^E) D_m^E] ,$$

siendo  $D_m^E = 2Ns\lambda U^E$  (GARCÍA-DORADO 2008). Nótese que el deterioro de la eficacia causado por la fijación de un deletéreo es  $s$ , pero que la probabilidad de fijación  $U^E$  es la correspondiente a un censo efectivo que es el doble que el censo real y a un coeficiente de selección en homocigosis  $s^* = s/\sqrt{2}$ .

*Modelo mutacional:* como puede verse, para evaluar la evolución esperada de la media del carácter no basta con tener una estima de la tasa de depresión  $\delta$ , sino que también es necesario conocer los valores de  $s$ ,  $b$  y  $\lambda$  para obtener la tasa de fijación y la correspondiente reducción de la eficacia, así como para calcular  $d$  y el coeficiente de consanguinidad con purga.

Para cada carácter, la tasa de mutación  $\lambda$  se ajustó de manera que la tasa de depresión consanguínea  $\delta$  predicha en el equilibrio para la población ancestral fuese similar a la observada en el experimento 1, suponiendo un censo ancestral  $N_0 = 10^6$ .

Los valores de  $b$  y  $s$  son diferentes para cada mutación, así que para lograr predicciones más realistas se deben promediar sobre la distribución conjunta de dicha variable. Dicho promedio se obtuvo sobre una muestra suficientemente grande de mutaciones ( $10^4$ ), muestreando para cada una de ellas un efecto en homocigosis  $s$  de una distribución gamma con parámetro de forma  $a = 1$  y media  $E(s) = 0,224$  (GARCÍA-DORADO y CABALLERO 2000; GARCÍA-DORADO 2003).

Siguiendo el procedimiento indicado por CABALLERO y KEIGHTLEY (1994), el valor  $b$  para cada una de las mutaciones se muestreó de una distribución uniforme definida entre 0 y  $e^{-ks}$  siendo  $k$  el valor ajustado ( $k = 6,7$ ) para obtener un valor

esperado del grado de dominancia  $E(b)$  igual a 0,2 (GARCÍA-DORADO 2003). Este modelo da cuenta de los resultados experimentales, que indican que las mutaciones más deletéreas son, en promedio, más recesivas (GARCÍA-DORADO y CABALLERO 2000).

*Predicción de la eficacia media:* la eficacia biológica es función de sus componentes principales (fecundidad y viabilidad) que presentan diferentes tasas de depresión consanguínea y cuyas medias esperadas, en el caso de la estrategia CI, se calculan mediante diferentes ecuaciones de predicción. Así pues, el cambio esperado en eficacia biológica debe definirse en función de los cambios de ambos componentes. En nuestro caso, se predice la eficacia media como el producto de las predicciones de fecundidad y viabilidad medias.

### **3. RESULTADOS**

---

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. RESULTADOS DEL EXPERIMENTO 1

La tabla 3.1 muestra las medias estimadas en la escala de medida para fecundidad ( $\varphi$ ) y para viabilidad ( $\nu$ ) en las poblaciones panmíctica ( $\bar{X}_0$ ) y consanguínea ( $\bar{X}_1$ ), así como las correspondientes tasas de depresión consanguínea ( $\delta_\varphi, \delta_\nu$ ) en escala logarítmica. Ambas tasas son significativamente mayores que cero, siendo  $\delta_\varphi$  aproximadamente la mitad que  $\delta_\nu$ . Por tanto, si definiésemos la eficacia como el número esperado de descendientes en las condiciones de evaluación, calculada como  $\omega = \varphi \cdot \nu$  en la escala de medida, su tasa de depresión sería  $\delta_\omega = \delta_\varphi + \delta_\nu = 2,678$ .

**Tabla 3.1:** Evaluación de las propiedades de la población base. Media del control panmítico ( $\bar{X}_0$ ), media de hijos de hermanos ( $\bar{X}_1$ ) y tasa de depresión consanguínea en escala logarítmica ( $\delta$ ).

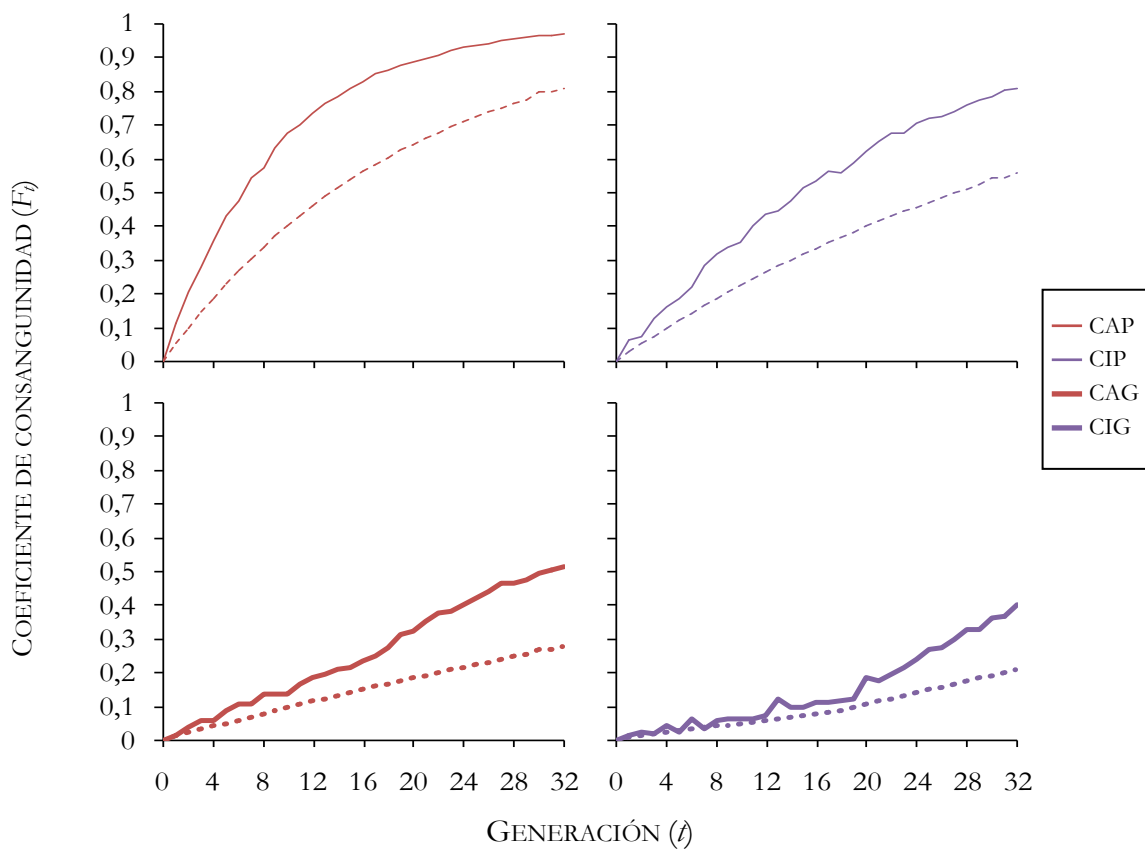
	$\bar{X}_0 (F_t = 0)$	$\bar{X}_1 (F_t = 0,25)$	$\delta$
<b>Fecundidad</b>	15,63 ± 0,878	13,15 ± 0,843	0,751 ± 0,385
<b>Viabilidad</b>	0,847 ± 0,012	0,554 ± 0,025	1,927 ± 0,232

#### 3.2. RESULTADOS DEL EXPERIMENTO 2

##### 3.2.1. EVOLUCIÓN DE LOS COEFICIENTES DE CONSANGUINIDAD

La figura 3.1 muestra la evolución del coeficiente de consanguinidad  $F_t$  estimado utilizando las genealogías y de su valor esperado  $E(F_t)$ . Como puede verse, ambas son cualitativamente concordantes aunque las consanguinidades estimadas crecen más rápidamente, debido a que la varianza de las contribuciones familiares es mayor que la esperada en un modelo sin diferencias en fecundidad.

La concordancia mayor entre los valores esperados y observados se obtiene para la línea CIG durante el primer periodo (generaciones 0-18), tal y como cabría esperar, dado que en este caso se espera una considerable relajación de la selección natural debido al mantenimiento con contribuciones iguales, que se cumple con bastante precisión debido a la reducida depresión de la fertilidad (véase más abajo).

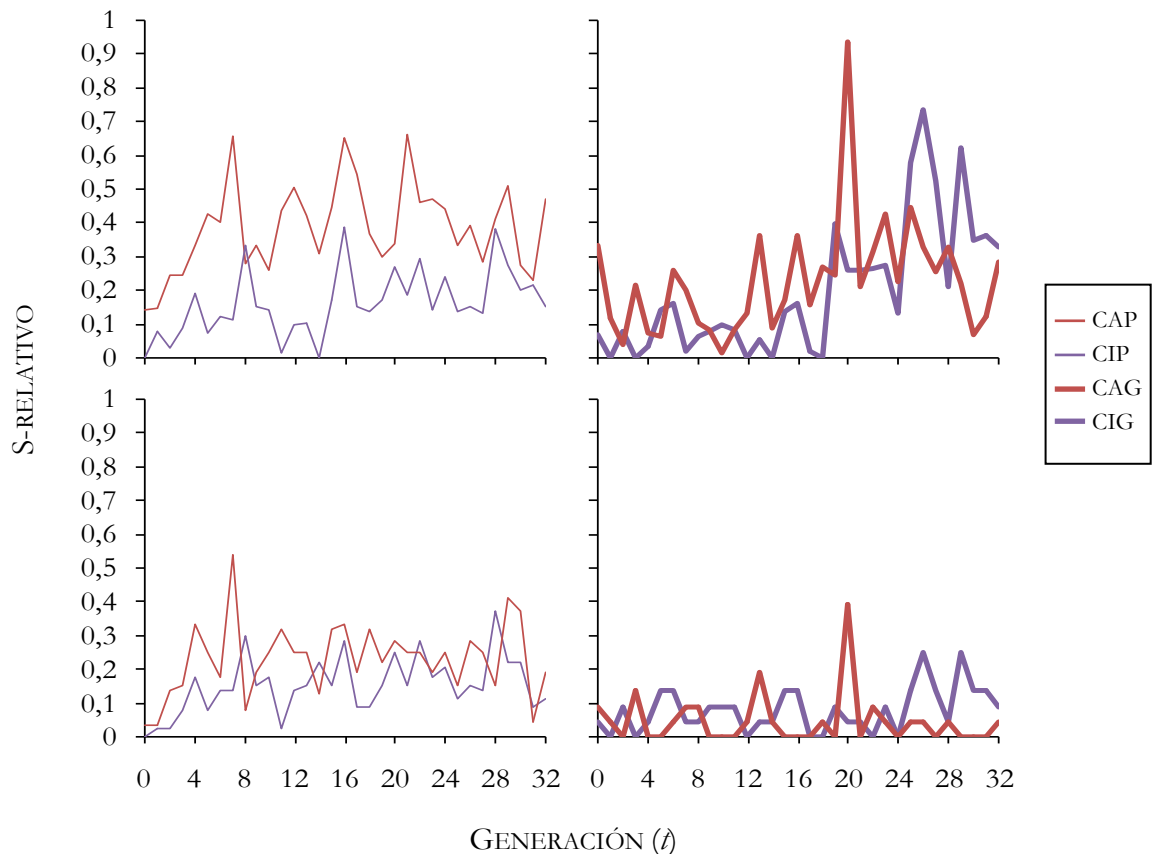


**Figura 3.1:** Evolución de los coeficientes de consanguinidad genealógicos (línea continua) y esperados (línea discontinua) según el tipo de mantenimiento.

### 3.2.2. DIFERENCIALES DE SELECCIÓN APLICADOS

La figura 3.2 da el diferencial de selección relativo estimado por generación sobre la eficacia medida como número de pupas o sobre fertilidad representado

frente al número de generaciones. Los diferenciales de selección promedio a lo largo del experimento se presentan en la tabla 3.2.



**Figura 3.2:** Diferencial de selección relativo sobre número de pupas (arriba) o sobre fertilidad (abajo) según el tipo de mantenimiento.

Como cabía esperar, el diferencial de selección sobre número de pupas es mayor bajo CA que bajo CI (en todo el experimento para las líneas pequeñas y durante las 18 generaciones el mantenimiento CI en las grandes) pues, bajo CI, el diferencial de selección ha de atribuirse sólo a los fallos en el cumplimiento de la estrategia debidos a la existencia de parejas que no proporcionan ningún individuo de alguno de los sexos. De hecho, la mayoría de estas parejas no habían producido

pupas, siendo clasificadas como estériles ( $\tau = 0$ ), de modo que la mayor parte del diferencial de selección impuesto bajo CI sobre el número de pupas es explicable por el ejercido sobre fertilidad, que es semejante bajo ambas estrategias. Este diferencial de selección que se ha producido en los esquemas CI sobre fertilidad es el responsable del correspondiente exceso de consanguinidad sobre la predicción teórica que se mostrado en el apartado anterior (Figura 3.1).

Bajo el esquema CIG, se observa que el diferencial de selección para número de pupas es modesto durante las primeras 18 generaciones, en las cuales se mantuvo con contribuciones familiares iguales, produciéndose después un incremento de la selección debido al cambio de estrategia de mantenimiento, e igualándose entonces con el diferencial de selección de CAG durante el segundo periodo del experimento.

*Tabla 3.2: Diferenciales de selección relativos para eficacia (número de pupas) y fertilidad promediados a lo largo del experimento en las líneas pequeñas (CAP y CIP) y hasta la generación 18 en las grandes (CAG y CIG).*

	<b>CAP</b>	<b>CIP</b>	<b>CAG</b>	<b>CIG</b>
<b>Número de pupas</b>	0,382	0,163	0,162	0,061
<b>Fertilidad</b>	0,228	0,158	0,040	0,062

El diferencial de selección para número de pupas es sin embargo relativamente importante en las líneas CIP, donde se incrementa progresivamente. La razón es que, cómo se indicó en la sección 2.7.2 de Material y Métodos, el diferencial de selección absoluto para fertilidad es la esterilidad media, de modo que la depresión consanguínea de la fertilidad implica un incremento en el diferencial de selección absoluto sobre el carácter, siendo este incremento el responsable de la purga selectiva que acompaña al proceso de depresión.

**3.2.3. RESULTADOS PARA FECUNDIDAD**

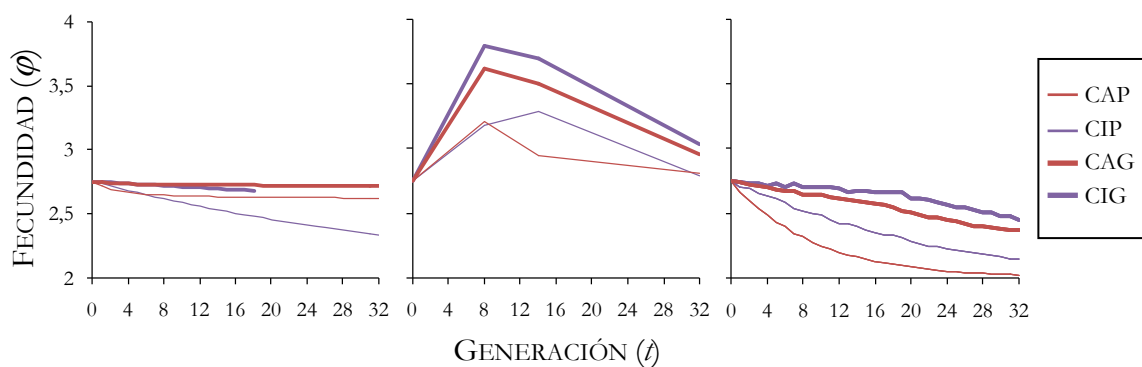
La tabla 3.3 recoge, para la evaluación de la fecundidad temprana ( $\varphi$ ), las medias obtenidas para cada esquema y censo con sus correspondientes errores típicos. Además se muestran las estimas del componente entre líneas de la varianza para CIP y CAP. En el caso de las líneas pequeñas el error típico de las medias incluye, como se indica en la sección 2.7.2 de Material y Métodos, el error debido a deriva genética. Sin embargo, para las líneas grandes, el componente de la varianza debido a deriva no puede estimarse debido a la carencia de replicaciones.

*Tabla 3.3: Resultados para fecundidad. Media ( $\bar{X}$ ) con su error típico empírico, varianza de deriva estimada en las líneas pequeñas ( $\hat{\sigma}_{IPt}^2$ ), y coeficientes de consanguinidad ( $F_t$ ).*

		Generación			
		0	8	14	32
<b>CAP</b>	$\bar{X}$	15,63 ± 0,88	24,70 ± 4,82	18,97 ± 4,21	16,51 ± 1,70
	$\hat{\sigma}_{IPt}^2$	0	221,39	174,36	29,33
	$F_t$	0	0,569	0,781	0,968
<b>CIP</b>	$\bar{X}$	15,63 ± 0,88	23,99 ± 2,49	26,73 ± 3,34	16,20 ± 1,79
	$\hat{\sigma}_{IPt}^2$	0	57,83	117,42	35,22
	$F_t$	0	0,316	0,472	0,808
<b>CAG</b>	$\bar{X}$	15,63 ± 0,88	37,15 ± 1,85	33,24 ± 2,94	19,15 ± 1,62
	$F_t$	0	0,136	0,211	0,511
<b>CIG</b>	$\bar{X}$	15,63 ± 0,88	44,36 ± 3,51	40,46 ± 3,56	20,69 ± 1,48
	$F_t$	0	0,058	0,097	0,398

Se observa un incremento general de la media para todas las líneas y censos en la primera generación de evaluación (generación 8) seguido de una reducción posterior.

En la figura 3.3 se muestra la predicción teórica de la evolución del logaritmo neperiano de la media de la fecundidad a lo largo de las generaciones bajo los modelos MSD y neutro, y la evolución de la fecundidad observada en el experimento. Esta escala permite apreciar las diferencias entre esquemas con independencia de las medias correspondientes.

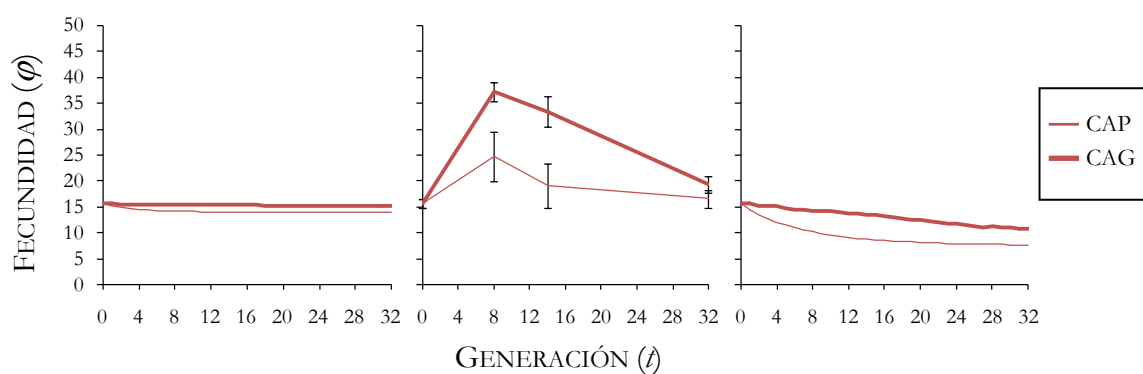


**Figura 3.3:** Evolución teórica del logaritmo neperiano de la media de la fecundidad según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).

El incremento de la media de la fecundidad observado en el experimento en la evaluación de la generación 8 es un comportamiento que no se ajusta ni al modelo MSD ni al modelo neutro. Sin embargo, atendiendo simplemente a las ventajas y desventajas cualitativas observadas para las diferentes estrategias y censos, los resultados observados concordarían, al menos aparentemente, con la predicción dada por el modelo neutro, con una superioridad general de la estrategia CI.

La figura 3.4 muestra la evolución teórica de la fecundidad para el esquema CA en la escala de medida a lo largo de las generaciones bajo los modelos MSD y neutro, así como la evolución de la fecundidad observada en el experimento. Puede

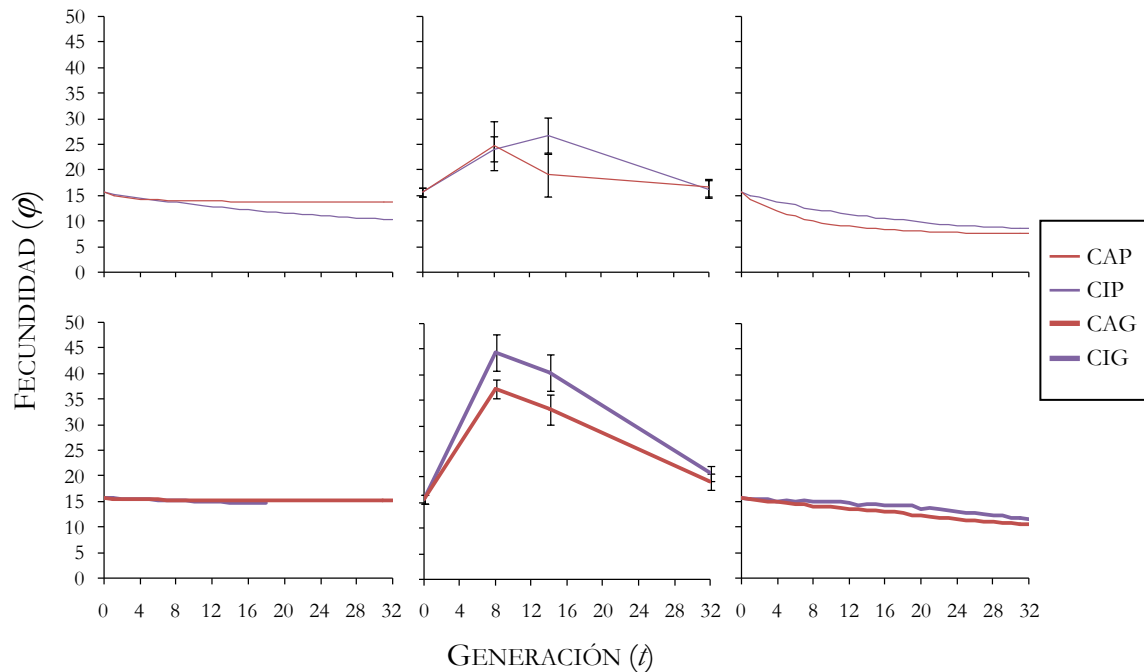
verse una desventaja de las líneas pequeñas, por comparación con las grandes, superior a la esperada según la predicción MSD. Esta diferencia también parece superior a la esperada según la predicción neutra, pero la figura 3.3 en escala logarítmica muestra que esa impresión es un subproducto del incremento de la media, y que la diferencia relativa es del orden de la esperada en el modelo neutro.



**Figura 3.4:** Evolución de la fecundidad según la estrategia CA para censo grande (CAG) y pequeño (CAP). Modelo MSD (izquierda), modelo neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro). Las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.

La figura 3.5 permite la comparación de la evolución de la fecundidad en la escala de medida bajo las dos estrategias para cada uno de los tamaños. Resulta evidente que no existe la desventaja a medio plazo para CI esperable como consecuencia de la relajación de la selección bajo esta estrategia (predicción MSD). Por el contrario, la estrategia CI produce en promedio ventajas para fecundidad con respecto de CA. De nuevo, cuando se observa el fenómeno en la transformación logarítmica para corregir el efecto de escala derivado del incremento de la fecundidad media, dicha ventaja es del orden de la observada para las predicciones neutras que son, no obstante, inconsistentes con el incremento en la fecundidad

media y con la constatación de una considerable intensidad de selección para fertilidad y para número de pupas en las líneas CI (Figura 3.2).



**Figura 3.5:** Comparación de la evolución teórica de la fecundidad en la escala de medida para cada censo según los modelos MSD (izquierda), y neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro), donde las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.

Por tanto, es más coherente interpretar que tanto la ventaja de CI comparada con CA como la de las líneas grandes frente a las pequeñas son el resultado de una mayor adaptación a la cautividad, en lo que refiere a fecundidad temprana. De hecho, en la práctica, el esquema CI limita el incremento de consanguinidad sin reducir la intensidad de selección sobre fertilidad y, por tanto, es esperable que la media de este carácter sea mayor bajo CI que bajo CA durante todo el experimento y para cualquier censo considerado, lo cual puede reflejarse en una media mayor para la medida de la fecundidad temprana. Las tablas 3.4 y 3.5 presentan los análisis

de varianza que permiten analizar, para cada tamaño, las diferencias entre esquemas para fecundidad, las cuales no resultan significativas considerando el conjunto de las generaciones.

**Tabla 3.4:** Resultados del análisis de varianza para fecundidad en las líneas pequeñas.

<b>Fuente</b>	<b>Suma cuadrados</b>	<b>gl</b>	<b>Media cuadrados</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Esquema</b>	87,184	1	87,184	0,664	0,501
<b>Generación</b>	828,782	2	414,391	3,157	0,241
<b>Esquema x generación</b>	262,483	2	131,241	1,097	0,340
<b>Error</b>	7540,022	63	119,683		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

**Tabla 3.5:** Resultados del análisis de varianza para fecundidad en las líneas grandes.

<b>Fuente</b>	<b>Suma cuadrados</b>	<b>gl</b>	<b>Media cuadrados</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Esquema</b>	1055,048	1	1055,048	7,892	0,107
<b>Generación</b>	12198,123	2	6099,061	45,624	0,021*
<b>Esquema x generación</b>	267,363	2	133,682	0,779	0,461
<b>Error</b>	24524,421	143	171,499		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Para realizar un contraste estadístico en que se considere la hipótesis de que la fecundidad media es mayor bajo CI que bajo CA para cada tamaño y para el conjunto de los dos tamaños, pueden ser más adecuados los análisis Z aproximados, que tienen la ventaja de ser unilaterales y de no asumir igualdad de las varianzas del error entre esquemas, generaciones o tamaños. La tabla 3.6 muestra los contrastes estadísticos para la diferencia de fecundidad media entre esquemas en cada evaluación, realizados mediante pruebas  $t$  unilaterales para la hipótesis alternativa

CI > CA, que también se realizaron sin suponer homogeneidad de varianzas (prueba de Levene de desigualdad de varianzas significativa en la generación 8, tanto para las líneas grandes ( $P < 0,010$ ) como para las pequeñas ( $P < 0,016$ )). La tabla también presenta el análisis combinado de todas las generaciones y de los dos censos mediante el estadístico aproximado Z. La fecundidad media de CIG es significativamente mayor que la de CAG en la generación 8, en el conjunto de las evaluaciones de las líneas grandes y en el conjunto de todas las evaluaciones.

**Tabla 3.6:** *Contrastes estadísticos para la diferencia de fecundidad media entre esquemas para cada generación (prueba t unilateral para la hipótesis alternativa CI > CA suponiendo varianzas no homogéneas) y análisis combinado mediante el estadístico aproximado Z.*

<b>Líneas</b>	<b>Pequeñas</b>			<b>Grandes</b>			
	<b>Generación</b>	<b>8</b>	<b>14</b>	<b>32</b>	<b>8</b>	<b>14</b>	<b>32</b>
<b>t</b>		-0,130	1,446	-0,127	1,816	1,564	0,703
<b>P</b>		0,551	0,082	0,550	0,039*	0,062	0,241
<b>Z por tamaño</b>			1,410			2,357	
<b>P</b>			0,072			0,009**	
<b>Z global</b>				2,664			
<b>P</b>				0,003**			

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Los resultados indican que, o no hay purga bajo CA, o no se relaja sustancialmente la selección bajo CI. Lo último más coherente con los diferenciales de selección y el incremento neto en media observados en el experimento.

3.2.4. RESULTADOS PARA VIABILIDAD HUEVO-ADULTO

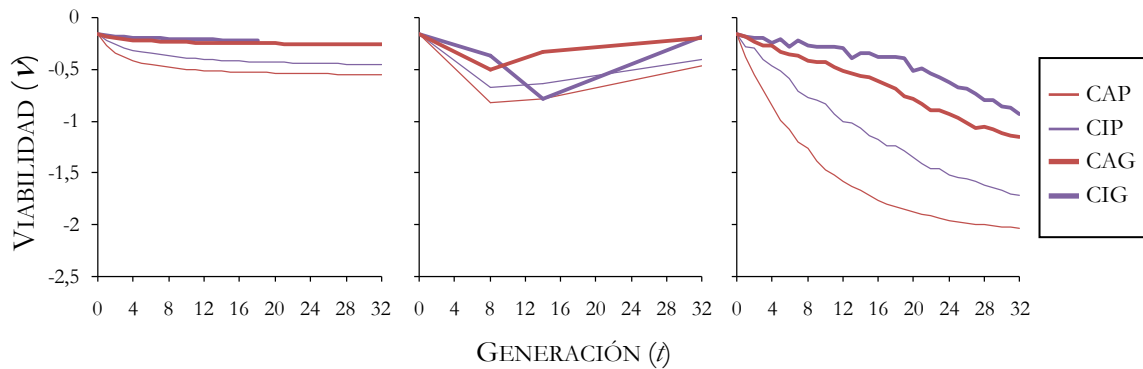
La tabla 3.7 presenta información relativa a la viabilidad huevo-adulto ( $v$ ) análoga a la presentada en la tabla 3.3 para fecundidad. Se muestran las medias obtenidas en cada esquema con sus correspondientes errores típicos (que incluyen, en las líneas pequeñas, el error debido a deriva genética) y las estimas del componente entre líneas de la varianza para CIP y CAP.

*Tabla 3.7: Resultados para viabilidad huevo-adulto. Media ( $\bar{X}$ ) con su error típico empírico, varianza de deriva estimada en las líneas pequeñas ( $\tilde{\sigma}_{IPt}^2$ ), y coeficientes de consanguinidad ( $F_t$ ).*

		Generación			
		0	8	14	32
CAP	$\bar{X}$	0,847 ± 0,012	0,439 ± 0,066	0,451 ± 0,037	0,625 ± 0,045
	$\tilde{\sigma}_{IPt}^2$	0	0,0315	0,0093	0,020
	$F_t$	0	0,569	0,781	0,968
CIP	$\bar{X}$	0,847 ± 0,012	0,507 ± 0,051	0,528 ± 0,032	0,667 ± 0,053
	$\tilde{\sigma}_{IPt}^2$	0	0,0076	0,0077	0,031
	$F_t$	0	0,316	0,472	0,808
CAG	$\bar{X}$	0,847 ± 0,012	0,599 ± 0,037	0,710 ± 0,034	0,817 ± 0,027
	$F_t$	0	0,136	0,211	0,511
CIG	$\bar{X}$	0,847 ± 0,012	0,686 ± 0,035	0,451 ± 0,049	0,829 ± 0,034
	$F_t$	0	0,058	0,097	0,398

Puede verse que la estrategia CI muestra una ventaja a corto plazo (generación 8) cuya tendencia se invierte a medio plazo (generación 14) en las líneas grandes, y en el caso de las pequeñas, en todas las generaciones evaluadas la estrategia CI fue superior.

La figura 3.6 muestra la evolución del logaritmo neperiano de la viabilidad huevo-adulto para ambos esquemas y censos. En conjunto, la caída en media a lo largo del experimento es reducida, y concuerda más con la predicción MSD.

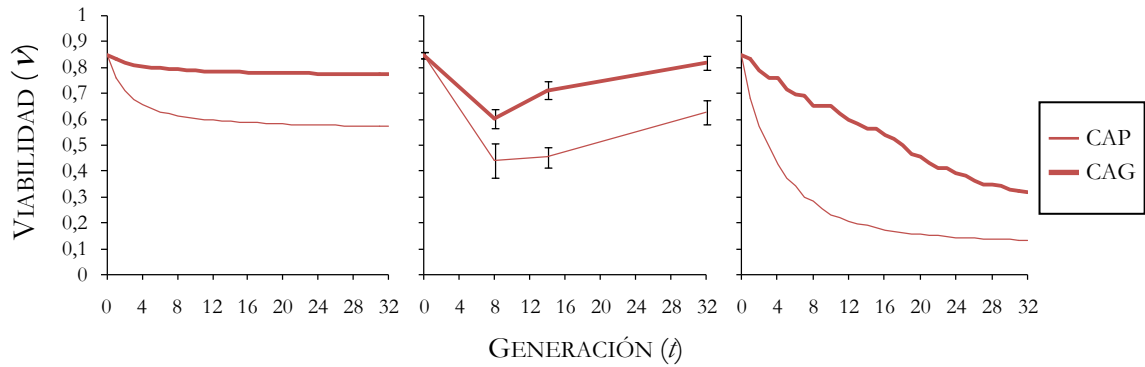


**Figura 3.6:** Evolución teórica del logaritmo neperiano de la media para la viabilidad huevo-adulto según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).

La caída en la generación 14 para CIG (cuya viabilidad huevo-pupa alcanza un valor más pequeño incluso que en CIP) no concuerda con ningún modelo. Tras la generación 18, cuando ambas líneas grandes pasaron a mantenerse bajo un mismo esquema CA, la media en la generación 32 es similar para ambos esquemas.

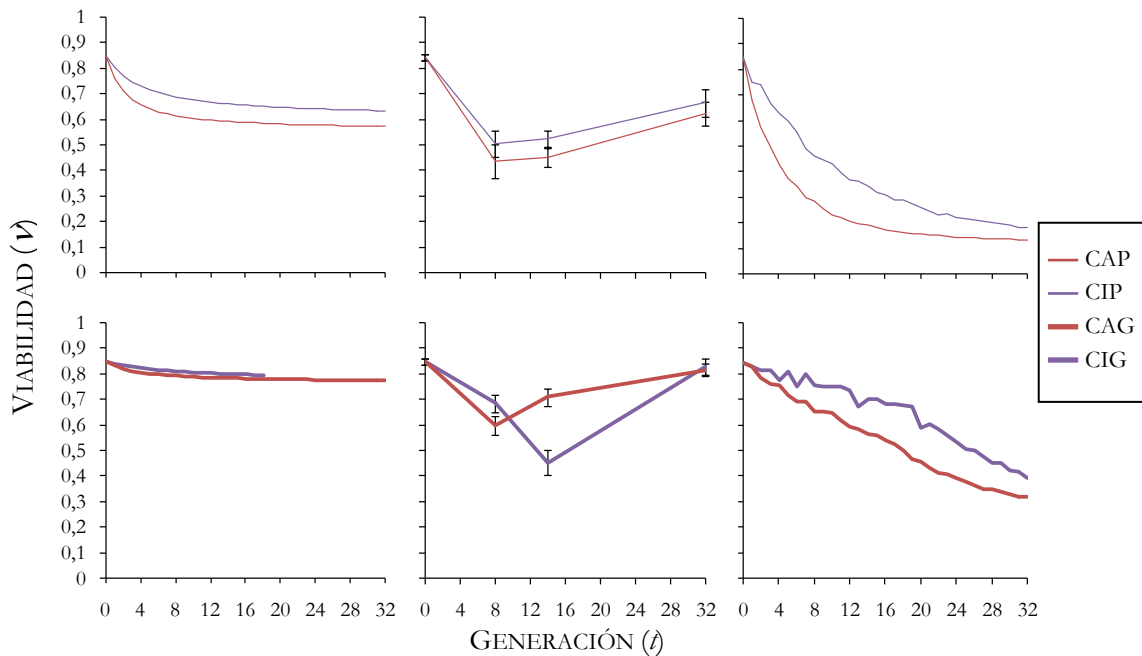
En las líneas pequeñas, se ve una pequeña desventaja permanente de CA cualitativamente más consistente con el modelo MSD.

La figura 3.7, análoga a la 3.4 de fecundidad, muestra la viabilidad huevo-adulto en la escala de medida para CA, donde la diferencia en viabilidad media entre los dos tamaños es, como en escala logarítmica, más parecida a la correspondiente predicción MSD.



**Figura 3.7:** Evolución de la viabilidad buevo-adulto en la escala de medida según la estrategia CA para censo grande (CAG) y pequeño (CAP). Modelo MSD (izquierda), modelo neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro), donde las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.

La figura 3.8 muestra ambos esquemas en la escala de medida, presentándose los análisis de varianza para cada censo en las tablas 3.8 y 3.9.



**Figura 3.8:** Evolución teórica de la viabilidad buevo-adulto en la escala de medida para cada censo según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha) y evolución observada en el experimento (centro), donde las barras verticales representan intervalos de un error típico en torno a cada media.

**Tabla 3.8:** Resultados del análisis de varianza para viabilidad huevo-adulto en las líneas pequeñas.

<b>Fuente</b>	<b>Suma cuadrados</b>	<b>gl</b>	<b>Media cuadrados</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Esquema</b>	0,068	1	0,068	35,234	0,027*
<b>Generación</b>	0,420	2	0,210	109,546	0.009**
<b>Esquema x generación</b>	0,004	2	0,002	0,071	0,931
<b>Error</b>	1,698	63	0,027		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

**Tabla 3.9:** Resultados del análisis de varianza para viabilidad huevo-adulto en las líneas grandes.

<b>Fuente</b>	<b>Suma cuadrados</b>	<b>gl</b>	<b>Media cuadrados</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Esquema</b>	0,107	1	0,107	0,260	0,661
<b>Generación</b>	1,585	2	0,792	1,923	0,342
<b>Esquema x generación</b>	0,824	2	0,412	12,290	0,000***
<b>Error</b>	4,795	143	0,034		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Para las líneas grandes no existen diferencias significativas entre los esquemas para el conjunto de las evaluaciones, pero la interacción esquema  $\times$  evaluación es muy significativa, debido a que la viabilidad media para CI es superior a la de CA en la generación 8 e inferior en la 14. Como ya se ha dicho, ninguna de las predicciones teóricas da cuenta del resultado de esta generación, en la cual la viabilidad de CIG es incluso menor que la de CIP, aunque no significativamente.

Para las líneas pequeñas se observa una desventaja modesta pero consistente de CA, que es globalmente significativa ( $P < 0,027$  en el análisis de varianza), y tanto la magnitud de esta desventaja como la caída global en media son cualitativamente más consistentes con las predicciones MSD que con las predicciones neutras.

La tabla 3.10, análoga a la tabla 3.6, muestra contrastes unilaterales para la hipótesis alternativa  $CI > CA$  que, para este caso, corresponde a la predicción MSD.

**Tabla 3.10:** *Contrastes estadísticos para la diferencia de viabilidad huevo-adulto media entre esquemas para cada generación (prueba t unilateral para la hipótesis alternativa  $CI > CA$  suponiendo varianzas no homogéneas) y análisis combinado mediante el estadístico aproximado Z.*

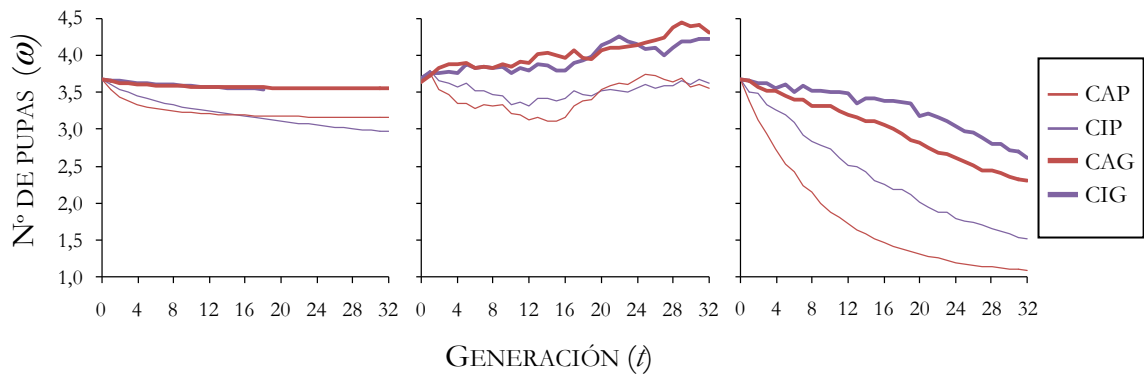
Líneas Generación	Pequeñas			Grandes		
	8	14	32	8	14	32
<b>t</b>	0,820	1,595	0,606	1,706	-4,317	0,266
<b>P</b>	0,211	0,064	0,275	0,047*	0,999	0,396
<b>Z por tamaño</b>		1,744			-1,354	
<b>P</b>		0,041*			0,912	
<b>Z global</b>				0,265		
<b>P</b>				0,396		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

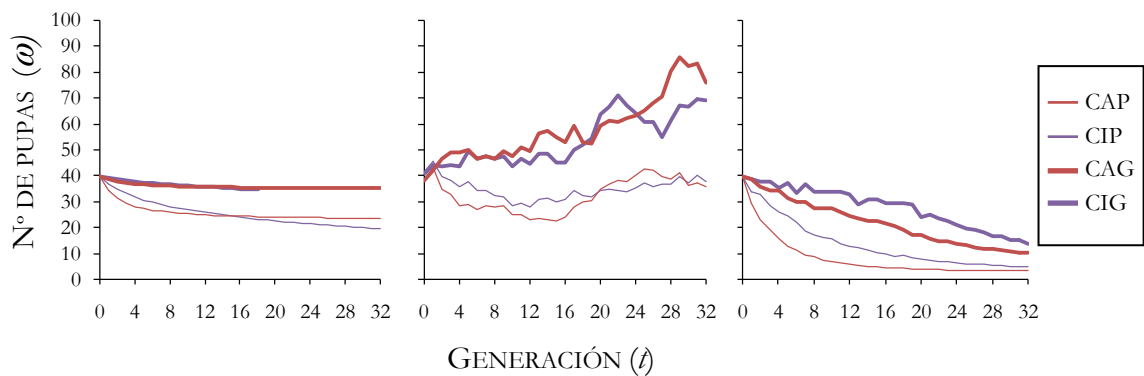
Todos los contrastes individuales se realizaron sin asumir homogeneidad de varianza, al igual que en el caso de fecundidad, aunque en el caso de la viabilidad huevo-adulto las varianzas de error de los dos esquemas solo fueron significativamente diferentes en la evaluación de las líneas grandes en la generación 14 ( $P < 0,022$ ). Los resultados son concordantes con los de los correspondientes análisis de varianza, y sólo el contraste correspondiente a la generación 8 de las líneas grandes y el contraste global de las evaluaciones de las líneas pequeñas resultaron significativos. No obstante, el contraste de la hipótesis alternativa contraria resulta muy significativo en la evaluación de las líneas grandes en la generación 14. No hubo diferencias significativas al considerar globalmente todas las evaluaciones.

### 3.2.5. RESULTADOS PARA EFICACIA EVALUADA COMO NÚMERO DE PUPAS POR PAREJA

Las figuras 3.9 y 3.10 muestran la evolución de la media del número de pupas por pareja a lo largo de las generaciones ( $\omega$ ) en las escalas logarítmica y de medida, respectivamente.



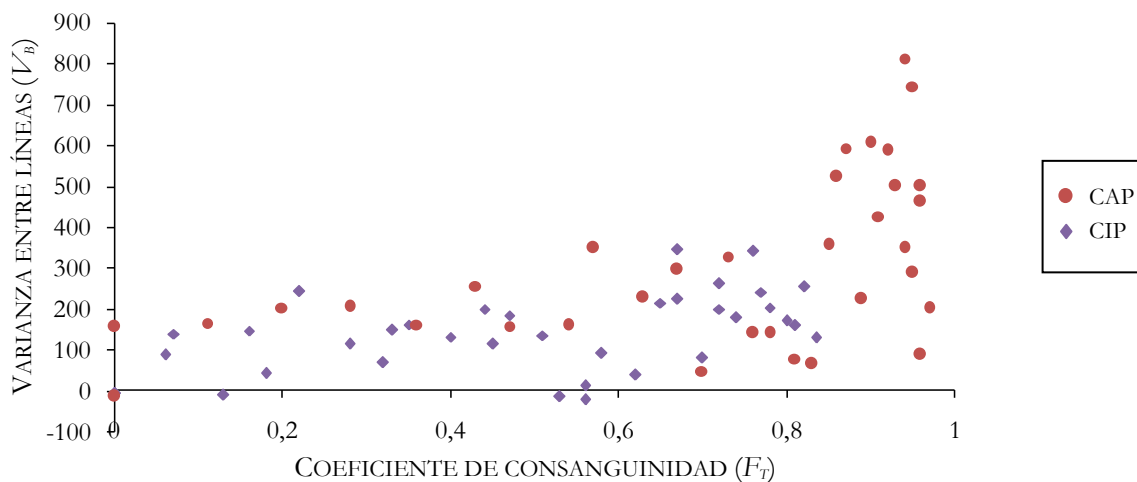
**Figura 3.9:** Evolución teórica del logaritmo neperiano de la eficacia definida como número de pupas por pareja según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).



**Figura 3.10:** Evolución teórica de la eficacia definida como número de pupas por pareja en la escala de medida según los modelos MSD (izquierda) y neutro (derecha), y evolución observada en el experimento (centro).

El desacuerdo más llamativo entre la evolución observada y las predicciones es el incremento temporal de la media, que se mantiene durante casi todo el experimento para las líneas grandes y también en las pequeñas al transcurrir las primeras generaciones de depresión más acusada. Esto no se predice en ninguna de las aproximaciones teóricas, puesto que no consideran el posible efecto de la adaptación a las condiciones experimentales de mantenimiento. Otro resultado evidente, esperable bajo ambos modelos, es la superioridad de las líneas mantenidas con tamaño grande en cualquier esquema. En las líneas grandes no se ve la ventaja de CI esperada bajo el modelo neutro, siendo los resultados más consistentes con las predicciones MSD. En las pequeñas, la ventaja inicial de CI se invierte a partir de la generación 20, lo que de nuevo se ajusta cualitativamente a las predicciones MSD.

La figura 3.11 presenta las estimas del componente de la varianza atribuible a diferencias entre líneas para las líneas pequeñas ( $\sigma_{lp}^2$ ) frente a  $F_t$ .



**Figura 3.11:** Varianza entre líneas para el número de pupas en las líneas pequeñas por generación frente al coeficiente de consanguinidad calculado por genealogías.

No se observan diferencias importantes con respecto a la asociación de  $\sigma_{IP_t}^2$  con  $F_t$  entre los dos esquemas, aunque hay un lento aumento de  $\sigma_{IP_t}^2$  que se acelera para valores de  $F_t$  próximos a 1. La pendiente de regresión de  $\sigma_{IP_t}^2$  sobre  $F_t$  se estimó utilizando las  $\sigma_{IP_t}^2$  de las líneas CIP hasta la generación 15, puesto que a partir de esta generación el  $F_t$  de estas líneas fue superior que el  $F_t$  máximo alcanzado en las líneas grandes ( $F_t = 0,525$ ). La estima de la pendiente de regresión obtenida fue  $258,18 \pm 94,26$ , significativamente mayor que cero ( $P < 0,008$ ). Esta pendiente se usó para inferir una sobreestima de la varianza genética de deriva para las líneas grandes y una sobreestima del error típico de las medias correspondientes que incluye dicha sobreestima. Dicha pendiente es similar a la obtenida utilizando conjuntamente todas las varianzas entre líneas estimadas en las líneas pequeñas para  $F_t < 0,525$  (pendiente  $245,98 \pm 79,93$ , calculada con las estimas de  $\sigma_{IP_t}^2$  de las líneas CIP hasta la generación 15 y de las CAP hasta la generación 6, ambas inclusive).

La tabla 3.11 muestra las comparaciones en las líneas grandes, calculándose en cada generación el estadístico  $Z$  aproximado después de corregir los errores típicos de las medias del número de pupas para incluir la sobreestima del error.

**Tabla 3.11:** Resultados del análisis combinado mediante el estadístico aproximado  $Z$  para eficacia definida como número de pupas por pareja en las líneas grandes.

Intervalo generacional	Media CA	Media CI	Z	P
1-18	49,79	45,36	-2,43556	0,00743**
19-34	68,51	64,03	-0,86487	0,19356
1-34			-2,36543	0,00900**

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Para las primeras 18 generaciones se observa que CA es significativamente superior a CI en 4,42 pupas de promedio ( $P < 0,007$ ), observación particularmente inconsistente con el modelo neutro, que predice una desventaja para CAG durante este periodo, mientras que el modelo MSD predice medias prácticamente iguales bajo los dos esquemas. Estos resultados sugieren que la selección es probablemente incluso más importante de lo esperado bajo el modelo MSD. Después de que, a partir de la generación 18, la línea CIG pasase a mantenerse según el esquema CA, la diferencia es más errática y no es significativa, pero la media de la línea CAG (generaciones 19-34, ambas inclusive) sigue siendo superior en 4,49 pupas a la media de CIG.

Para el caso de las líneas pequeñas se observa una ventaja de CI durante el periodo inicial, en concordancia cualitativa con ambas predicciones, aunque la desventaja en la segunda mitad es coherente con la predicción MSD y no con la neutra. De hecho, el modelo MSD predice una ventaja inicial de la estrategia CI, y una desventaja a partir de la generación 15. Por ello, se han realizado dos análisis de varianza de dos vías (Tablas 3.12 y 3.13), con generaciones como factor aleatorio cruzado con el factor fijo esquemas, uno incluyendo desde la generación 1 hasta la generación 14 y otro desde la generación 16 hasta el final (generación 34).

**Tabla 3.12:** Resultados del análisis de varianza para eficacia definida como número de pupas por pareja en las líneas pequeñas para las generaciones 1-14 ambas inclusive.

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Esquema	3028,392	1	3028,392	19,477	0,001**
Generación	9120,224	13	701,556	4,513	0,005**
Esquema x generación	2020,917	13	155,455	0,694	0,769
Error	67003,377	299	224,092		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

**Tabla 3.13:** Resultados del análisis de varianza para eficacia como número de pupas por pareja en las líneas pequeñas para el intervalo generacional 16-34.

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Esquema	167,481	1	167,481	0,925	0,349
Generación	26682,649	18	1482,369	8,185	0,000***
Esquema x generación	3260,128	18	181,118	0,485	0,964
Error	148758,716	398	373,766		

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

En el primer caso, la media bajo CIP ( $34,215 \pm 1,049$ ) es significativamente mayor que la obtenida para CAP ( $28,640 \pm 1,202$ ), mientras que en el segundo periodo, la media para CIP ( $34,786 \pm 1,117$ ) es un 3% menor que para CAP ( $35,938 \pm 1,625$ ), aunque la diferencia no es significativa ( $P < 0,17$ ). Nótese que aunque las diferencias entre ambos esquemas predichas por el modelo neutro a largo plazo sean muy pequeñas en la escala de medida, son importantes cuando se valoran en relación a la correspondiente eficacia media, que es muy reducida en estos casos. En realidad, la predicción relevante es que, de la generación 16 en adelante, la media de las líneas CIP esperada según el modelo neutro es un 86% mayor que la de las CAP,

mientras que según el modelo MSD es un 11% menor. En este sentido las gráficas dadas en escala logarítmica (Figura 3.9) ilustran mejor la importancia relativa de las diferencias observadas entre distintos esquemas y tamaños en distintos momentos, pues la transformación logarítmica destruye la dependencia entre la media y la magnitud de la diferencia que es subproducto de la naturaleza multiplicativa de la eficacia.

### 3.3. RESULTADOS DEL EXPERIMENTO 3

Después de un periodo de 26 generaciones de mantenimiento en botellas, es decir, en condiciones competitivas y sin manejo de las contribuciones familiares, se evaluaron (Tabla 3.14) la eficacia competitiva ( $\omega_c$ ), el éxito en el apareamiento ( $\varepsilon$ ), ambos en escala logarítmica, y la eficacia biológica medida como número de pupas por pareja reproductora ( $\omega$ ).

*Tabla 3.14: Resultados para eficacia competitiva ( $\omega_c$ ), éxito en el apareamiento ( $\varepsilon$ ) y eficacia biológica definida como número de pupas ( $\omega$ ) al final del experimento 3.*

	Generación	CAP	CIP	CAG	CIG
$\omega_c$	60	0,087 ± 0,368	-0,054 ± 0,215	1,082 ± 0,088	0,695 ± 0,127
$\varepsilon$	61	-0,656 ± 0,301	-0,592 ± 0,173	0,609 ± 0,254	0,343 ± 0,197
$\omega$	63			27,237 ± 1,342	23,0694 ± 1,543

La eficacia competitiva de las líneas grandes fue evidentemente superior a la de las líneas pequeñas. En estas últimas (Tabla 3.15) no hay diferencias significativas entre esquemas ( $P < 0,74$ ) mientras que, en las líneas grandes (Tabla 3.16), la media de CA fue considerablemente superior a la de CI, con una diferencia de 0,39 que resultó significativa ( $P < 0,022$ ).

*Tabla 3.15: Resultados del análisis de varianza para eficacia competitiva de las líneas pequeñas al final del experimento 3.*

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Entre grupos	0,015	1	0,115	0,114	0,739
Intra-grupos	21,037	21	1,002		
<b>Total</b>	<b>21,152</b>	<b>22</b>			

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

*Tabla 3.16: Resultados del análisis de varianza para eficacia competitiva de las líneas grandes al final del experimento 3.*

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Entre grupos	0,751	1	0,751	6,250	0,022*
Intra-grupos	2,163	18	0,120		
<b>Total</b>	<b>2,914</b>	<b>19</b>			

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Con respecto del éxito en el apareamiento, el patrón resultante (Tablas 3.17 y 3.18) fue similar al observado anteriormente para eficacia competitiva aunque, en este caso, la ventaja de CA en las líneas grandes no resultó significativa.

*Tabla 3.17 Resultados del análisis de varianza para el éxito en el apareamiento de las líneas pequeñas al final del experimento 3.*

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Entre grupos	0,023	1	0,023	0,035	0,853
Intra-grupos	13,898	21	0,662		
<b>Total</b>	<b>13,931</b>	<b>22</b>			

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

**Tabla 3.18:** Resultados del análisis de varianza para el éxito en el apareamiento de las líneas grandes al final del experimento 3.

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Entre grupos	0,353	1	0,353	0,683	0,419
Intra-grupos	9,298	18	0,517		
<b>Total</b>	<b>9,651</b>	<b>19</b>			

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

La diferencia en eficacia biológica medida como el número medio de pupas por pareja reproductora (Tabla 3.19) entre los dos esquemas en las líneas grandes se situó en el borde de la significación ( $P < 0,057$ ), con una diferencia de 4,17 pupas a favor de CA.

**Tabla 3.19:** Resultados del análisis de varianza para eficacia biológica como número de pupas en las líneas grandes al final del experimento 3.

Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrados	F	P
Entre grupos	86,855	1	86,855	4,154	0,057
Intra-grupos	376,367	18	20,909		
<b>Total</b>	<b>463,222</b>	<b>19</b>			

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Los anteriores resultados son coherentes con los obtenidos al final del periodo II del experimento 2 cuando, para las líneas grandes, se observó una ventaja media similar, aunque no significativa, de CAG sobre CIG (4,49 pupas promediando de la generación 19 a la 34). Hay que notar, no obstante, que en estas últimas evaluaciones, al desconocerse el coeficiente de consanguinidad, no existe modo de incorporar el error de muestreo atribuible a deriva en la estima del error de las medias de las líneas grandes.

## 4. DISCUSIÓN

---

## 4. DISCUSIÓN

Se ha analizado el comportamiento de la eficacia biológica en poblaciones de *Drosophila melanogaster* mantenidas durante 34 generaciones con 5 o 25 parejas de padres, utilizando un esquema de contribuciones familiares iguales (CI), donde la selección únicamente opera a través del componente intrafamiliar de viabilidad, o bien otro de contribuciones aleatorias (CA) en que la selección opera a través del número de pupas que cada pareja contribuye a la generación siguiente, carácter éste último que proporciona una medida de la eficacia biológica. La evolución de la eficacia y de sus componentes principales durante dicho periodo y tras otro adicional de mantenimiento en condiciones competitivas, se ajusta a algunas de las predicciones que se pueden obtener considerando la acción conjunta de la mutación, la selección purificadora, la deriva y la consanguinidad (modelo MSD), pero no a todas. En esta sección se analizarán las causas de las desviaciones observadas entre los resultados y dichas predicciones y se discutirán sus posibles implicaciones en programas de conservación.

En primer lugar se ha constatado que, bajo ambos esquemas, los coeficientes de consanguinidad aumentaron más rápidamente que sus correspondientes predicciones teóricas. Bajo la estrategia CI, esto se debe al incumplimiento del tipo de mantenimiento programado. Bajo la estrategia CA, las discrepancias observadas se deben probablemente a valores de la varianza del tamaño familiar mayores de lo esperado que son debidos tanto a acción de la selección natural como a causas ambientales. En consecuencia, los censos efectivos correspondientes al coeficiente

de consanguinidad observado en la generación 18 (74,3; 28,4; 11,3 y 4,8 en las líneas CIG, CAG, CIP y CIG, respectivamente) fueron inferiores a sus valores teóricos (100, 50, 20 y 10 respectivamente). En términos relativos, la reducción del censo efectivo es mínima para CIG, debido probablemente a que la única selección posible bajo este esquema se produce contra esterilidad y a que la intensidad de esta selección es proporcional a la esterilidad media que se mantiene en valores reducidos en este caso.

Comenzando por discutir los resultados obtenidos para las líneas grandes ( $N=50$ ), teniendo en cuenta que la línea CI sólo fue mantenida siguiendo esta estrategia hasta la generación 18 y que, posteriormente, pasó a utilizarse un esquema CA. Aunque cada estrategia está representada por una única línea, los resultados de simulación han demostrado que la contribución de la deriva a la varianza entre líneas para componentes de eficacia es muy pequeña para censos efectivos iguales o superiores a 10 (PÉREZ-FIGUEROA *et al.* 2009). Así pues, en tanto que la selección natural continúe operando, como ocurre en el tipo de mantenimiento CA y también con el CI en lo que respecta a viabilidad y, parcialmente, a eficacia, las diferencias observadas entre las líneas grandes (CIG y CAG) se pueden atribuir principalmente a la diferente estrategia de mantenimiento empleada.

La primera observación importante con respecto a las líneas grandes es la mayor fecundidad temprana obtenida bajo CI. Si bien esta observación puede estar afectada por la varianza de muestreo debida a deriva, su consistencia temporal induce a atribuirla al sistema de mantenimiento. En este sentido, no es sorprendente la discrepancia entre los resultados de este experimento y los obtenidos por

SCHOEN *et al.* (1998) mediante simulación. La importante desventaja que detectaron estos autores para fecundidad bajo CI, que se manifestó a corto plazo y se incrementó progresivamente con el paso de las generaciones, es esperable debido al uso de un modelo mutacional que implica un fuerte declive de la fecundidad por acumulación de mutaciones deletéreas en ausencia de selección natural. Sin embargo, los resultados experimentales están también en desacuerdo con las predicciones MSD, basadas en estimas más recientes de las propiedades de la mutación deletérea (GARCÍA-DORADO *et al.* 2004) que implican un declive mutacional mucho menor, pero también una tasa de depresión consanguínea en el equilibrio debida principalmente a unas pocas mutaciones bastante recesivas y con efecto deletéreo relativamente grande (ÁVILA *et al.* 2006; AMADOR *et al.* 2010), que pueden ser eficientemente eliminadas por la selección bajo la estrategia CA. Por consiguiente, la aproximación MSD en ningún modo explica la ventaja observada para CI a lo largo del experimento, sino que predice una ligera desventaja con respecto a fecundidad, debida a la acumulación a medio y largo plazo de mutaciones que hubieran podido ser eliminadas por selección bajo la estrategia CA.

Para entender las causas de la ventaja observada para fecundidad temprana en la línea CIG, debe tenerse en cuenta que las intensidades de selección sobre fertilidad (definida, por oposición a esterilidad, como la capacidad de producir al menos una pupa) correspondientes a ambas estrategias son similares. Bajo CI, esta intensidad, atribuible a desviaciones con respecto al esquema teórico, explica casi toda la intensidad de selección observada para el número de pupas. Esta selección causa un incremento insignificante del coeficiente de consanguinidad con respecto al

esperado cuando el esquema CI se desarrolla a la perfección y, provoca, una reducción despreciable del censo efectivo. En consecuencia, la selección sobre fertilidad puede ser más eficaz bajo CI que bajo CA dado que, a igual intensidad de selección en ambos casos, el censo efectivo es mayor bajo CI. Dado que es esperable que la selección sobre fertilidad induzca una respuesta correlacionada sobre fecundidad temprana, la mayor eficiencia de esta selección bajo CI puede explicar la ventaja observada en la línea CIG para este último carácter, que persiste incluso tras la interrupción de la estrategia CI en dicha línea.

El incremento observado para la fecundidad temprana en la generación 8 para todas las líneas y estrategias, persistió parcialmente a lo largo del experimento 2, lo cual sugiere una posible adaptación a las condiciones de cautividad. Aunque tampoco pueden descartarse efectos ambientales, la adaptación a la cautividad parece haber sido, como se discutirá más adelante, un factor importante en el experimento, debido a la utilización de una población recientemente capturada en la naturaleza.

En lo que refiere a la viabilidad huevo-adulto en las líneas grandes, la estrategia CI muestra una desventaja significativa a medio plazo respecto de CA. Aunque esta desventaja está en concordancia cualitativa con las predicciones MSD, su magnitud es mucho mayor que la predicha y que la obtenida en diversos estudios de simulación (FERNÁNDEZ y CABALLERO 2001a,b; THEODOROU y COUVET 2003). Esta discrepancia sugiere que el papel de la selección natural y de su relajación bajo CI es mayor que el considerado en las predicciones MSD, que sólo tienen en cuenta las consecuencias de la selección purificadora. De nuevo, este hecho puede

atribuirse, al menos en parte, a la selección a favor de la adaptación a las condiciones de cautividad. La desventaja asociada a la estrategia CI desapareció una vez que ésta fue interrumpida, lo que indica que no era atribuible a la fijación en la línea CI de alelos que determinarían una menor viabilidad, sino a un mayor lastre de segregación. Es importante destacar que, bajo CI, la selección para viabilidad ocurre sólo dentro de familias, por lo que la intensidad de selección se reduce por un factor  $1/\sqrt{2}$ , mientras que el censo efectivo se dobla. Por consiguiente, la probabilidad de fijación de los alelos deletéreos, que disminuye de forma aproximadamente exponencial al aumentar el producto de la intensidad de selección por el censo efectivo, es menor bajo CI. Por tanto, la menor viabilidad esperada a medio plazo bajo CI se debe, en concordancia con la observación anterior, a una mayor carga deletérea segregante, lo que implica a su vez una mayor varianza aditiva. De hecho, debido a estos motivos, la desventaja en viabilidad que pueda producirse bajo CI debe ser reversible, independientemente de si es atribuible a la selección purificadora o a la adaptativa.

En cuanto al número de pupas, durante el periodo de 18 generaciones de aplicación de la estrategia CI, la media fue significativamente mayor en la línea CAG, lo cual es contrario a las predicciones neutras y, cualitativamente concordante con las predicciones MSD. Sin embargo, y al igual que ocurría para viabilidad, la ventaja de CAG fue mayor que la esperada según las predicciones MSD. Estos resultados, junto con el constante incremento de la media de pupas que se da en ambas líneas grandes, apoyan la hipótesis de que, además de la selección purificadora, existe una presión selectiva para adaptación a las condiciones del laboratorio. Además, la ventaja de CAG para el número medio de pupas (unas

cuatro pupas más que CIG) persistió durante todo el experimento 2, incluso tras interrumpirse la estrategia CI en la generación 18. Esta ventaja de la eficacia, medida como número de pupas por pareja, persistió también tras las 26 generaciones de mantenimiento en condiciones de competitividad (experimento 3), y estuvo asociada a una ventaja aún mayor para eficacia competitiva y para el éxito en el apareamiento, aunque esta última no resultó significativa. La irreversibilidad de la desventaja asociada a la línea CIG sugiere que se debe a la adaptación a la cautividad respecto de la fecundidad total, dado que, como se ha visto anteriormente, la desventaja de CI para viabilidad revirtió, de acuerdo con las predicciones, una vez interrumpida dicha estrategia.

De esta manera, la adaptación a las condiciones de cautividad, a través de la fecundidad y de la viabilidad huevo-adulto, parece haber jugado un papel clave en el comportamiento de las líneas de censo grande. La adaptación para fecundidad es probable que actúe a través de diferentes mecanismos. En primer lugar, parte de esta adaptación se deberá a la selección sobre la fertilidad, carácter que puede estar mucho más determinado por preferencias individuales respecto del apareamiento y de la naturaleza del sustrato sobre el que tiene lugar la puesta que por la capacidad de puesta en sí misma. Así, los alelos desventajosos en el medio del laboratorio, que determinarían un retraso en el apareamiento o en el inicio de la puesta, serán seleccionados en contra durante el experimento, a pesar de que, en condiciones silvestres, promovieran una puesta normal y una eficacia óptima. En el experimento, la fecundidad temprana se midió como el número de huevos puestos durante las primeras 24 horas después de situar la hembra en medio fresco, mientras que el

número de pupas depende del número de huevos puestos durante 8 días en un mismo tubo. Por tanto, si la esterilidad es debida a genotipos que retrasan el apareamiento o la puesta en condiciones de laboratorio, la fertilidad puede considerarse más próxima a la fecundidad temprana que a la producción total de huevos o de pupas, y el hecho de que la selección adaptativa sobre fertilidad sea incluso más eficiente bajo CI que bajo CA, explicaría la ventaja del esquema CI respecto a la fecundidad temprana. Además, la selección adaptativa actúa también directamente sobre los genes determinantes de la capacidad total de puesta en condiciones de laboratorio, y esta forma de selección debe ser más eficiente bajo CA que bajo CI, debido a la relajación de la selección que ocurre en el último caso.

Por consiguiente, los distintos mecanismos involucrados en la adaptación a las condiciones de cautividad pueden ser responsables de que la línea CAG presente menor fecundidad temprana que CIG, sólo transitoriamente mayor viabilidad huevo-adulto, y un mayor número de pupas. Además, la ventaja persistente de CA respecto de las eficacias competitiva y no competitiva implica que la adaptación a la cautividad no necesariamente se debe a adaptación al correspondiente nivel de competitividad, sino a otras características del ambiente de laboratorio, como la temperatura o la composición nutritiva del medio, etc.

Es interesante constatar que RODRÍGUEZ-RAMILO *et al.* (2006), en su comparación de CI y CA, no observaron adaptación a las condiciones de laboratorio para viabilidad ni para eficacia. Sin embargo, su población de partida había sido mantenida en laboratorio durante muchas generaciones, por lo que era de esperar que la mayor parte de la adaptación ya hubiese tenido lugar previamente. Por el

contrario, múltiples experimentos han demostrado la existencia de adaptación a condiciones de laboratorio en poblaciones de *Drosophila*, especialmente si estas no eran muy pequeñas (WOODWORTH *et al.* 2002; GUILLIGAN y FRANKHAM 2003). En el presente experimento se ha utilizado una población recién capturada con el fin de ilustrar la importancia de la adaptación a las condiciones de cautividad a la hora de determinar el éxito de las estrategias CA y CI durante un programa de conservación *ex situ*, y se ha constatado que dicha adaptación es muy relevante siendo, excepto en el caso de fertilidad, más intensa bajo la estrategia CA.

La consideración de las diferentes medidas de la fecundidad discutidas más arriba (fertilidad, fecundidad temprana, capacidad total de puesta), obliga a reflexionar sobre la validez de nuestra estima de la tasa de depresión consanguínea inicial de la fecundidad temprana para inferir (mediante la adición de las tasas de depresión de viabilidad y fecundidad) la tasa de depresión correspondiente al número de pupas por pareja durante el experimento. Sin embargo, la depresión consanguínea debe ser mayoritariamente atribuible a deletéreos incondicionales, más que a genes implicados en la adaptación a las condiciones de laboratorio, y la tasa de depresión estimada para fecundidad temprana debe ser una aproximación razonable de la de fecundidad total y, por tanto, puede ser utilizada en las ecuaciones de predicción, a sabiendas de que estas sólo contemplan los efectos de la selección purificadora.

En el caso de las líneas pequeñas, las predicciones MSD muestran, a partir de la generación 6, una ventaja cada vez mayor de la fecundidad media bajo CA, que pronto se vuelve importante, aunque esta tendencia no ha sido detectada en el

presente experimento. Las predicciones MSD tampoco explican el comportamiento global de la fecundidad, que se mantiene, bajo ambos esquemas y durante todo el experimento, en promedios superiores al de la generación inicial. Al igual que ocurre en el caso de las líneas grandes, el diferencial de selección para fertilidad observado para CI, atribuible al incumplimiento de esta estrategia, es responsable de casi todo el diferencial de selección observado para el número de pupas y, aunque similar al observado para fertilidad bajo CA, debe de ser más eficiente debido al mayor censo efectivo. En consecuencia, las desviaciones de los resultados con respecto a las predicciones MSD, aunque menores que las que se dan en las líneas grandes, van en la misma dirección. Con respecto a la viabilidad huevo-adulto, la pequeña tasa de declive y la reducida, aunque consistente, ventaja de CI son más coherentes con las predicciones MSD que con las neutras. Asimismo, la evolución del número de pupas, caracterizada por una pequeña pero significativa ventaja de CI hasta la generación 15, se ajusta también a las predicciones del modelo MSD. El pequeño declive inicial observado para el número de pupas también coincide cualitativamente con las predicciones MSD y con los resultados obtenidos por BORLASE *et al.* (1993) utilizando *Drosophila*. En el presente experimento, el modesto pero consistente incremento del número de pupas observado tras la generación 15 sugiere una adaptación a las condiciones experimentales, cuyas consecuencias iniciales quedarían enmascaradas por la depresión consanguínea. En conjunto, los resultados obtenidos para las líneas pequeñas pueden explicarse básicamente por los efectos conjuntos de la mutación, la selección purificadora y la deriva, tal y como predice el modelo MSD, pues, aunque se observa una cierta adaptación a la cautividad para fecundidad

temprana y para eficacia, su importancia es menor que la observada en las líneas grandes, como cabía esperar.

## **5. CONCLUSIONES**

---

## **5. CONCLUSIONES**

En resumen, los resultados experimentales pueden explicarse considerando conjuntamente las predicciones MSD para alelos incondicionalmente deletéreos y la acción de una selección sobre viabilidad y sobre fecundidad, en parte a través de fertilidad, que conduce a la adaptación a condiciones de cautividad. Como se esperaba, las diferencias en viabilidad a largo plazo entre ambas estrategias fueron reversibles tras interrumpirse la estrategia CI, independientemente de en qué medida puedan deberse a adaptación a las condiciones de cautividad, pero las diferencias en cuanto a fecundidad son irreversibles. Con respecto a las consecuencias de los tipos de mantenimiento sobre la variación incondicionalmente deletérea, la ralentización de la depresión obtenida mediante CI proporciona cierta ventaja para la eficacia a corto o medio plazo en líneas formadas por unas pocas parejas reproductoras, puesto que la selección purificadora (purga incluida) no es muy efectiva bajo CA para censos efectivos tan reducidos. Así pues, de acuerdo con las predicciones MSD, la estrategia CI, a menudo usada para limitar la pérdida de diversidad genética y potencial adaptativo, puede también recomendarse en el caso de poblaciones pequeñas para minimizar su declive en eficacia a lo largo de un número de generaciones del orden del censo efectivo, pero posteriormente inducirá una desventaja creciente debida a la relajación de la selección sobre fecundidad. Para poblaciones grandes donde la consanguinidad progresa lentamente, como es el caso de líneas constituidas por unas decenas de parejas reproductoras, la mayor eficiencia de la purga bajo CA se ve aproximadamente compensada durante un tiempo por la pequeña ventaja de ralentizar la consanguinidad bajo CI hasta que, a largo plazo, la

degradación de la fecundidad debida a la relajación de la selección bajo CI adquiere importancia. Por ello, el procedimiento CI puede utilizarse en poblaciones grandes con el objetivo de retener variabilidad genética a corto plazo sin que ello produzca modificaciones importantes de la eficacia media durante bastantes generaciones. Además, la selección para adaptación a las condiciones de cautividad es también menos eficiente bajo CI, con la excepción de la adaptación para fertilidad, que puede ser aún más eficiente bajo CI que bajo CA debido a las inevitables desviaciones con respecto al esquema teórico. Así pues, durante el periodo de mantenimiento *ex situ*, es esperable una ventaja adicional en eficacia para CA y posiblemente una ventaja en fertilidad para CI, pero ambas serían debidas a la adaptación a las condiciones de cautividad, generalmente indeseables por asociarse a la desadaptación a las condiciones originales y, por tanto, a una reducción en el éxito de la reintroducción en el medio natural. Nuestros resultados muestran que debe siempre prestarse especial atención a minimizar la presión selectiva a favor de la adaptación a la cautividad, en particular en lo que se refiere a los componentes de fecundidad y, en el caso de establecerse un esquema de mantenimiento CI, deben estudiarse las causas de las desviaciones del sistema práctico respecto del teórico. El objetivo es minimizar estas desviaciones simulando lo más fielmente que sea posible las condiciones reproductivas que maximizan la fertilidad en el medio natural.

## **6. BIBLIOGRAFÍA**

---

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- ALLENDORF, F. W., 1993 Delay of adaptation to captive breeding by equalizing family size. *Conserv. Biol.* **7**: 416-419.
- AMADOR, C., A. GARCÍA-DORADO, D. BERSABÉ y C. LÓPEZ-FANJUL, 2010 Regeneration of the variance of metric traits by spontaneous mutation in a *Drosophila* population. *Genetics Research* (enviado).
- ARAÚJO, M. B., J. M. LOBO y J. C. MORENO, 2007 The effectiveness of Iberian Protected Areas in conserving terrestrial biodiversity. *Conserv. Biol.* **21**: 1423-1432.
- ÁVILA, V., D. CHAVARRÍAS, E. SÁNCHEZ, A. MANRIQUE, C. LÓPEZ-FANJUL y A. GARCÍA-DORADO, 2006 Increase of the spontaneous mutation rate in a long-term experiment with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **173**: 267-277.
- BARTON N. H. y M. TURELLI, 2004 Will population bottlenecks and multilocus epistasis increase additive genetic variance? *Evolution* **60**: 1763-1779.
- BENTON, M. J., y R. J. TWITCHETT, 2003 How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 358-365.
- BOE, 1989 *Ley 4/1989, de 27 de marzo, de conservación de los espacios naturales y de la flora y fauna silvestre*, Boletín Oficial del Estado, Madrid (España).
- BOE, 1990 *Real Decreto 439/1990, de 30 de marzo, por el que se regula el catálogo nacional de especies amenazadas*, Boletín Oficial del Estado, Madrid (España).

- BORLASE, S. C., D. A. LOEBEL, R. FRANKHAM, R. K. NURTHEN, D. A. BRISCOE, y G. E. DAGGARD, 1993 Modeling problems in conservation genetics using captive *Drosophila* populations: consequences of equalization of family sizes. *Conserv. Biol.* **7**: 122-131.
- BRYANT, E. H., y D. H. REED, 1999 Fitness decline under relaxed selection in captive populations. *Conserv. Biol.* **13**: 665-669.
- CABALLERO, A., y P. D. KEIGHTLEY, 1994 A pleiotropic nonadditive model of variation in quantitative traits. *Genetics* **138**: 883-900.
- CABALLERO, A., y M. A. TORO, 2000 Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations. *Genet. Res. Camb.* **75**: 331-343.
- DEROSE, M. A., y D. A. ROFF, 1999 A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals. *Evolution* **53**: 1288-1292.
- DIAMOND J. M., 1989 The present, past and future of human-caused extinctions. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **325**: 469-477.
- FALCONER, D. S., y T. F. C. MACKAY, 1996 *Introducción a la genética cuantitativa*, Ed. Acirbia, Zaragoza (España).
- FERNÁNDEZ, J., y A. CABALLERO, 2001a Accumulation of deleterious mutations and equalization of parental contributions in the conservation of genetic resources. *Heredity* **86**: 480-488.
- FERNÁNDEZ, J., y A. CABALLERO, 2001b A comparison of management strategies for conservation with regard to population fitness. *Conserv. Genet.* **2**: 121-131.

- FERNÁNDEZ, J., M. A. TORO, y A. CABALLERO, 2004 Managing individuals' contributions to maximize the allelic diversity maintained in small, conserved populations. *Conserv. Biol.* **18**: 1358-1367.
- FERRER, M., y V. PENTERIANI, 2003 A process of pair formation leading to assortative mating: passive age-assortative mating by habitat heterogeneity. *Anim. Behaviour* **66**: 137-143.
- FISHER, R. A., 1948 Combining independent tests of significance. *American Statistician* **2**(5): 30.
- FORCADA, J., P. S. HAMMOND, y A. AGUILAR, 1999 Status of the Mediterranean monk seal *Monachus monachus* in the western Sahara and the implications of a mass mortality event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **188**: 249-261.
- FRANKHAM, R., H. MANNING, S. H. MARGAN, y D. A. BRISCOE, 2000 Does equalization of family sizes reduce genetic adaptation to captivity?. *Anim. Conserv.* **4**: 357-363.
- FRANKHAM, R., J. D. BALLOU, y D. A. BRISCOE, 2004 *Introduction to conservation genetics*, Ed. Cambridge University Press, Cambridge (England).
- GARCÍA-DORADO, A., 2003 Tolerant versus sensitive genomes: the impact of deleterious mutations on fitness and conservation. *Conserv. Genet.* **4**:311-324.
- GARCÍA-DORADO, A., 2007 Shortcut predictions for fitness properties at the Mutation–Selection–Drift balance and for its buildup after size reduction under different management strategies. *Genetics* **176**: 983-997.

- GARCÍA-DORADO, A., 2008 A simple method to account for natural selection when predicting inbreeding depression. *Genetics* **180**: 1559-1566.
- GARCÍA-DORADO, A., y A. CABALLERO, 2000 On the average coefficient of dominance of deleterious spontaneous mutations. *Genetics* **155**:1991-2001.
- GARCÍA-DORADO, A., C. LÓPEZ-FANJUL, y A. CABALLERO, 2004 Rates and effects of deleterious mutations and their evolutionary consequences, pp. 20–32 en *Evolution: From Molecules to Ecosystems*, editado por A. Moya y E. Font. Oxford University Press, Oxford.
- GARNER, K. J., y O. A. RYDER, 1996 Mitochondrial DNA Diversity in Gorillas. *Molec. Phil. Evol.* **6**: 39-48.
- GILLIGAN, D. M., y R. FRANKHAM, 2003 Dynamics of genetic adaptation to captivity. *Conserv. Genet.* **4**: 189-197.
- HILL, W. G., A. CABALLERO, y L. DEMPFLER, 1996 Prediction of response to selection within families. *Genet. Sel. Evol.* **28**: 379-383.
- HILTON-TAYLOR, C., 2008 *2008 IUCN Red List of Threatened Species*, Ed. IUCN The World Conservation Union, Gland (Switzerland).
- HOCKEY, P. A. R., 1987 The influence of coastal utilisation by man on the presumed extinction of the Canarian black oystercatcher *Haematopus meadewaldoi* Bannerman. *Biol. Conserv.* **39**: 49-62.
- JACKSON, J. A., y B. J. S. JACKSON, 2007 Extinction: The passenger pigeon, last hopes, letting go. *The Wilson Journal of Ornithology* **119**: 767-772.
- KEIGHTLEY, P. D., A. CABALLERO, y A. GARCÍA-DORADO, 1998 Surviving under mutation pressure. *Curr. Biol.* **8**: R235-R237.

- KIMURA, M., 1969 The number of heterozygous nucleotide sites maintained in a finite population due to steady flux of mutations. *Genetics* **61**: 893-903.
- LATTER, B. D. H., y J. C. MULLEY, 1995 Genetic adaptation to captivity and inbreeding depression in small laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **139**: 255-266.
- LEWIS, O. T., y C. D. THOMAS, 2001 Adaptation to captivity in the butterfly *Pieris brassicae* (L.) and the implications for *ex situ* conservation. *Journal of Insect Conservation* **5**: 55-63.
- LEWISON, R., 2007 Population responses to natural and human-mediated disturbances: assessing the vulnerability of the common hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*). *Afr. J. Ecol.* **45**: 407-415.
- LOEBEL, D. A., R. K. NURTHEN, R. FRANKHAM, D. A. BRISCOE, y D. CRAVEN, 1992 Modeling problems in conservation genetics using captive *Drosophila* populations: consequences of equalizing founder representation. *Zoo. Biol.* **11**: 319-332.
- LÓPEZ-FANJUL, C., A. FERNÁNDEZ, y M. A. TORO, 2002 The effect of epistasis on the excess of the additive and non-additive variances after population bottlenecks. *Evolution* **56**: 865-876.
- PENG, J., Z. JIANG, y J. HU, 2001 Status and conservation of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*): a review. *Folia zoologica* **50**: 81-88.
- PÉREZ-FIGUEROA, A., A. CABALLERO, A. GARCÍA-DORADO y C. LÓPEZ-FANJUL, 2009 The action of purifying selection, mutation and drift on fitness epistatic systems. *Genetics* **183**: 299-313.

- PRIMACK, R. B., 1998 *Essentials of conservation biology*, Ed. Sinauer, Sunderland (England).
- RAUP, D. M., y J. J. SEPKOSKI, 1982 Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science* **215**: 1501-1503.
- RODRIGUEZ-RAMILO, S. T., P. MORÁN, y A. CABALLERO, 2006 Relaxation of selection with equalization of parental contributions in conservation programs: An experimental test with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **172**: 1043-1054.
- SHABALINA, S. A., L. Y. YAMPOLSKY, y A. S. KONDRASHOV, 1997 Rapid decline of fitness in panmictic populations of *Drosophila melanogaster* maintained under relaxed natural selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**: 13034-13039.
- SCHOEN, D. J., J. L. DAVID, y T. M. BATAILLON, 1998 Deleterious mutation accumulation and the regeneration of genetic resources. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**: 394-399.
- THEODOROU, K., y D. COUVET, 2003 Familial versus mass selection in small populations. *Genet. Sel. Evol.* **35**: 425-444.
- TILMAN, D., R. M. MAY, C. L. LEHMAN, y M. A. NOWAK, 2002 Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**: 65-66.
- WANG, J., y W. G. HILL, 2000 Marker assisted selection to increase effective population size by reducing mendelian segregation variance. *Genetics* **154**: 475-489.

WOODWORTH, L. M., M. E. MONTGOMERY, D. A. BRISCOE y R. FRANKHAM, 2002  
Rapid genetic deterioration in captive populations: Causes and conservation  
implications. *Conserv. Genet.* **3**: 277-288.

WRIGHT, S., 1938 Size of population and breeding structure in relation to evolution.  
*Science* **87**: 430-431.

ZOUROS, E., M. LOUKAS, A. ECONOMOPOULOS, y B. MAZOMENOS, 1982 Selection  
at the alcohol dehydrogenase locus of the olive fruit fly *Dacus oleae* under  
artificial rearing. *Heredity* **48**: 169-185.