

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Departamento de Genética



TESIS DOCTORAL

**Estudio de las diferencias genéticas entre poblaciones de  
*Drosophila melanogaster* para un carácter cuantitativo**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR

**María Concepción Salgado Morales**

DIRECTOR:

**Carlos López-Fanjul de Arguelles**

Madrid, 2015

TP  
1984  
163

María Concepción Salgado Morales



v. 33 - 010482 - 1

ESTUDIO DE LAS DIFERENCIAS GENÉTICAS ENTRE POBLACIONES DE DROSOPHILA  
MELANOGASTER PARA UN CARACTER CUANTITATIVO

Departamento de Genética  
Facultad de Ciencias Biológicas  
Universidad Complutense de Madrid

1984



BIBLIOTECA

**Colección Tesis Doctorales. Nº 163/84**

© María Concepción Salgado Morales  
Edita e imprime la Editorial de la Universidad  
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía  
Noviciado, 3 Madrid-8  
Madrid, 1984  
Xerox 9200 XB 480  
Depósito Legal: M-20364-1984

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESTUDIO DE LAS DIFERENCIAS GENÉTICAS ENTRE POBLACIONES DE  
"DROSOPHILA MELANOGASTER" PARA UN CARACTER CUANTITATIVO

M E M O R I A

*que para optar al grado de Doctor  
en Ciencias Biológicas*

PRESENTA

MARIA CONCEPCION SALGADO MORALES

MADRID, 1979



ESTUDIO DE LAS DIFERENCIAS GENÉTICAS ENTRE POBLACIONES DE  
"DROSOPHILA MELANOGASTER" PARA UN CARACTER CUANTITATIVO

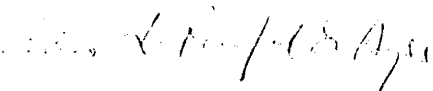
MARIA CONCEPCION SALGADO MORALES

*Trabajo presentado para optar al  
grado de Doctor en Ciencias Bio-  
lógicas por la Universidad Com-  
plutense de Madrid por María  
Concepción Salgado Morales.*

*Madrid, 1979*

Vº Bº

EL DIRECTOR DE LA TESIS



Fdo.: Carlos López-Fanjul de Argüelles



A Julia



## I N D I C E

	<u>Página</u>
<u>INTRODUCCION</u> .....	1
1. Diferencias genéticas entre poblaciones....	1
2. Utilización de las diferencias genéticas entre poblaciones en la Mejora.....	2
2.1. Aspectos teóricos.....	2
2.2. Experimentación con animales.....	4
3. Significado evolutivo de las diferencias genéticas entre poblaciones.....	7
4. Objetivos del presente trabajo.....	9
 <u>EXPERIMENTO I</u> .....	 11
<u>MATERIAL Y METODOS</u> .....	12
1. Material.....	12
1.1. Material biológico y condiciones de laboratorio.....	12
1.2. Poblaciones utilizadas.....	13
1.3. La línea seleccionada (B).....	13
2. Métodos experimentales.....	14
2.1. Formación de las poblaciones sintéti- cas.....	14
2.2. Diseño del experimento de selección...	15
2.3. Relajación de la selección.....	17
2.4. Análisis de los efectos cromosómicos..	17
2.5. Análisis dialélico.....	18
3. Métodos estadísticos.....	18
3.1. Cálculo de heredabilidades.....	18
3.2. Análisis de los efectos cromosómicos..	20
3.3. Análisis dialélico.....	20

	<u>Página</u>
RESULTADOS.....	22
1. La línea B.....	22
2. Las poblaciones base.....	24
3. Las poblaciones sintéticas.....	24
4. Las repeticiones seleccionadas (5/25).....	28
5. Cruzamientos de tres vías (15/75).....	34
6. Cruzamientos de seis vías (30/150).....	35
7. Cruzamiento de orden superior (BADS <sup>18</sup> )...	42
8. Relajación de la selección en los cruza- mientos de seis vías.....	51
9. Selección en sentido opuesto.....	51
10. Análisis cromosómico.....	54
11. Análisis dialélico.....	57
DISCUSION.....	63
<u>EXPERIMENTO II</u> .....	69
MATERIAL Y METODOS.....	70
1. Material.....	70
1.1. Material biológico y condiciones de laboratorio.....	70
1.2. Poblaciones utilizadas.....	70
1.3. La línea seleccionada (M).....	70
2. Métodos experimentales.....	71
2.1. Formación de las poblaciones sinté- ticas.....	71
2.2. Diseño del experimento de selección..	71
2.3. Relajación de la selección.....	73
3. Métodos estadísticos.....	74
3.1. Cálculo de heredabilidades.....	74

	<u>Página</u>
RESULTADOS.....	75
1. La línea M.....	75
2. Las poblaciones base.....	78
3. Las poblaciones sintéticas.....	81
4. Las repeticiones seleccionadas (5/25).....	83
5. Cruzamientos de tres vías (15/75).....	88
6. Cruzamientos de seis vías (30/150).....	94
7. Cruzamientos de orden superior.....	103
8. Relajación de la selección.....	110
DISCUSION.....	133
<u>DISCUSION GENERAL</u> .....	138
<u>CONCLUSIONES</u> .....	143
<u>RESUMEN</u> .....	145
<u>AGRADECIMIENTOS</u> .....	148
<u>BIBLIOGRAFIA</u> .....	149



## INTRODUCCION

### 1. Diferencias genéticas entre poblaciones

El estudio de las diferencias genéticas entre poblaciones es objeto de un considerable número de trabajos de investigación. Estas diferencias pueden ser de dos tipos: cualitativas, si existen alelos en unas poblaciones que están ausentes en otras, y cuantitativas si estando presentes los mismos alelos, las frecuencias a las que segregan en las distintas poblaciones son diferentes.

En lo que respecta a la variación génica que, en principio, pudiera atribuirse a loci individuales, la experimentación se ha centrado en el estudio de polimorfismos bioquímicos y grupos sanguíneos, especialmente en Drosophila (revisión en LEWONTIN, 1975), ratones (revisión en SELANDER, 1976) y en la especie humana (revisión en CAVALLI-SFORZA y BODMER, 1971). Las especies mejor estudiadas en cuanto a diferencias entre poblaciones procedentes de orígenes geográficos distintos son: Drosophila melanogaster (O'BRIEN y MACINTYRE, 1969; SMITH y Col., 1978), Drosophila pseudoobscura (PRAKASH y Col., 1969, 1973), Drosophila willinstonii (AYALA y Col., 1971, 1972) Drosophila persimilis (PRAKASH, 1977) y Mus musculus (SELANDER y Col., 1969 a,b).

Los resultados obtenidos en estos trabajos pueden generalizarse, de tal manera que, en los loci bialélicos las poblaciones pueden diferir en frecuencia génica, pero no suelen presentarse diferentes alelos en unas poblaciones que en otras. Si se trata de loci multialélicos, dos de estos alelos suelen estar segregando con frecuencias razonablemente elevadas, mientras que el resto lo está a frecuencias muy bajas y, en estos últimos, sí suelen encontrarse diferencias genéticas cualitativas entre poblaciones. Si los loci están asociados con inversiones cromosómicas muestran las pautas de distribución geográfica características de las inversiones (PRAKASH y LEWONTIN, 1968). Las poblaciones marginales suelen presentar menos variabilidad que las que se encuentran en el centro de distribución de la especie (PRAKASH, 1973, 1977).

Recientemente, mediante utilización de técnicas más precisas, la divergencia genética observada entre poblaciones puede resultar mayor que la que sugieren los estudios anteriores, puesto que, llevando a cabo electroforesis en condiciones variables de concentración de gel, pH, temperatura, etc., se han podido detectar más alelos de los que normalmente aparecían por electroforesis en gel de almidón, en lo que respecta al locus esterasa-5 (COBBS, 1976; McDOWELL y PRAKASH, 1976; COBBS y PRAKASH, 1977) y al locus xantina-deshidrogenasa (COYNE, 1976; SINGH, LEWONTIN y FELSTON, 1976) ambos en Drosophila pseudoobscura. Sin embargo, estos resultados pueden no ser generales (BECKENBACH y PRAKASH, 1977).

El número de trabajos de investigación sobre la naturaleza de las diferencias genéticas entre poblaciones para caracteres cuantitativos, es mucho menor que el anterior y, prácticamente, los únicos caracteres estudiados detalladamente hasta el momento son defectos en las venas del ala (MILKMAN, 1965; 1970) y quetas esternopleurales (LOPEZ-FANJUL y HILL 1973 a,b) ambos en Drosophila melanogaster y puesta de hembras vírgenes en Tribolium castaneum (TORO, 1978). Los resultados obtenidos en estos trabajos, apuntan en la misma dirección que los referentes a polimorfismos enzimáticos comentados anteriormente; es decir, presencia de diferencias esencialmente cuantitativas. Esto no quiere decir que no se haya acumulado información sobre diferencias genéticas entre poblaciones de Drosophila para multitud de caracteres (PREVOSTI, 1955; McFARQUHAR y ROBERTSON, 1963; ANDERSON, 1968) y en otros animales experimentales como Tribolium castaneum (SOLIMAN y LINTS, 1975), sin embargo, en estos trabajos no se ha intentado analizar estas diferencias con respecto a efectos génicos específicos.

## 2. Utilización de las diferencias genéticas entre poblaciones en la Mejora

### 2.1. Aspectos teóricos.

Desde el punto de vista teórico, si la situación genética es aditiva sabemos que, a nivel de un solo locus, la varianza  $q(1-q)$  de una población sintética será mayor que

la varianza media  $\overline{q(1-q)}$  de sus poblaciones parentales, siempre que existan diferencias genéticas entre ellas (WAHLUND, 1928), puesto que  $q(1-q) = \overline{q(1-q)} + \sigma_q^2$ , siendo  $\sigma_q^2$  la varianza de la frecuencia génica entre poblaciones. Se podría esperar, por tanto, que la población sintética presentara mayor respuesta a corto plazo a la selección artificial que la respuesta media de sus poblaciones parentales. Sin embargo, para un locus no aditivo o para loci aditivos ligados, el principio de Wahlund no se cumple a no ser que, en el segundo caso, las poblaciones parentales estén en equilibrio (LOPEZ-FANJUL, 1973; SINNOCK, 1975). Si el carácter está controlado por un conjunto de loci aditivos e independientes, se cumple el principio de Wahlund, pero la diferencia entre la varianza de la población sintética y la varianza media de sus poblaciones parentales, es inversamente proporcional al número de loci involucrados (WRIGHT, 1952). Así, si consideramos dos poblaciones que difieren  $y_i$  en la frecuencia génica de  $n$  loci aditivos e independientes de igual efecto, la diferencia entre la varianza de la sintética  $V_{A_s}$  y la varianza media de las poblaciones parentales  $\bar{V}_A$ , será:

$$V_{A_s} - \bar{V}_A = \frac{n}{2} \left( V_y + \frac{d^2}{4n^2} \right) \quad (\text{LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973a})$$

donde  $V_y$  es la varianza de las  $y_i$  y  $d$  es la diferencia entre las medias de las poblaciones ( $d = 2\bar{y}_i$ ). Si las diferencias en frecuencias génicas son iguales para todos los loci,

$V_{A_s} - \bar{V}_A = \frac{d^2}{8n}$  (WRIGHT, 1952). JACKSON y JAMES (1970) demostraron que el incremento de la varianza de una población sintética es la mitad de la varianza entre sus líneas parentales, para genes aditivos en equilibrio de ligamiento. Es de esperar, por tanto, que, para caracteres cuantitativos, la ventaja de la población sintética sea, en la mayor parte de los casos, inapreciable (HILL, 1971).

En cuanto a la respuesta a largo plazo, considerando el límite a la selección en modelos de un solo locus, la probabilidad de fijación de un alelo favorable  $u(\bar{p})$  en una sintética, formada por cruzamiento de dos poblaciones, es

mayor que la probabilidad media de fijación  $\overline{u(p)}$  en sus poblaciones parentales para cualquier tipo de acción génica (UNDERWOOD, 1971). Suponiendo que las tres poblaciones tienen el mismo tamaño N:

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = \left[ \int_{p_2}^{\bar{p}} G(\alpha) d\alpha - \int_{\bar{p}}^{p_1} G(\alpha) d\alpha \right] / 2 \int_0^1 G(\alpha) d\alpha$$

donde  $G(\alpha) = e^{-2Ns\alpha\{d(1-\alpha)+1\}}$  siendo d la ventaja selectiva del heterocigoto sobre el homocigoto recesivo y s la diferencia entre los coeficientes de selección de los dos homocigotos en el locus considerado,  $\bar{p}$ ,  $p_1$  y  $p_2$  son las frecuencias génicas en las poblaciones sintética y parentales respectivamente. Esta expresión es siempre positiva.

Para genes aditivos, utilizando la aproximación de ROBERTSON (1960):

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = \frac{Ns(p_1-p_2)^2}{4}$$

es decir, el límite es el mismo si no existen diferencias en frecuencias génicas.

Para loci aditivos independientes, MARUYAMA (1970) ha demostrado que cuando k líneas de tamaño N, procedentes de la misma población, se seleccionan hasta alcanzar el límite con intensidad i, se cruzan, y la línea resultante se vuelve a seleccionar con tamaño kN e igual intensidad, el límite alcanzado es el mismo que al seleccionar una sola línea a tamaño kN desde el principio y con intensidad i. Sin embargo, si existen alelos recesivos a baja frecuencia, favorables a la dirección de la selección practicada, el límite alcanzado, con un esquema de subdivisión y cruce, es más alto aunque se tarde más tiempo en alcanzarlo (ROBERTSON, 1952; MADALENA y HILL, 1972; MADALENA y ROBERTSON, 1975).

## 2.2. Experimentación con animales.

En experimentos de selección, es un fenómeno comúnmente observado el que líneas seleccionadas independientemente a partir de la misma población base, presenten diferencias genéticas entre sí. Este hecho se ha presentado en distintas especies y caracteres como longitud del tórax en Drosophila

subobscura (F.W. ROBERTSON, 1955), alto número de quetas abdominales (FRANKHAM, JONES y BARKER, 1968) y bajo número de quetas esternopleurales (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973a) ambos en Drosophila melanogaster y alto peso en ratones (FALCONER y KING, 1952; ROBERTS, 1967a). Sin embargo, la utilización de las diferencias interraciales, con objeto de superar los límites alcanzados por las líneas, mediante formación de razas sintéticas que reúnan las características favorables de sus razas parentales, no parece haber dado resultado en ganadería, lo cual puede deberse a que en muy pocas ocasiones se han mantenido estas razas el tiempo necesario para poder evaluarlas objetivamente (Revisión en LOPEZ-FANJUL, 1974).

La superación del límite a la selección mediante introducción de material genético nuevo procedente de otras poblaciones es otro aspecto a considerar.

OSMAN y ROBERTSON (1968), estudiaron la posibilidad de introducir material genético nuevo, en una línea muy seleccionada para bajo número de quetas esternopleurales en Drosophila melanogaster, procedente de la población base sin seleccionar. Algunas de las líneas sobrepasaron a la línea muy seleccionada, ésto implica que tal población contenía variabilidad genética que no había sido utilizada en el proceso de selección a que se sometió la línea primitiva. Esta variabilidad debe proceder de loci, con efectos considerables sobre el carácter, cuya frecuencia es baja en la población base y/o de loci con efectos pequeños.

LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a,b) estudiaron los límites a la selección artificial para bajo número de quetas esternopleurales en Drosophila melanogaster de dos poblaciones de laboratorio y una sintética formada por cruzamiento entre ambas. Los niveles alcanzados fueron similares en las tres poblaciones lo que sugiere que las dos poblaciones de laboratorio deben estar segregando para los mismos alelos. En un segundo experimento cruzaron una línea sintética, altamente seleccionada, con cuatro poblaciones y volvieron a seleccionar estos cruzamientos hasta el límite consiguiendo que uno de ellos sobrepasase a la línea seleccionada. Esta introducción de material genético fue interpretada como evidencia de exis-

tencia de diferencias genéticas cualitativas entre esta población y las restantes; entre estas últimas, las diferencias genéticas serían meramente cuantitativas.

TORO (1978) en un experimento de planteamiento similar al de LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a) selecciona para alto tamaño de puesta de hembras vírgenes de Tribolium castaneum dos poblaciones y la sintética resultante del cruzamiento entre ellas. Cada población se seleccionó a tres tamaños diferentes con un esquema de subdivisión y posteriores cruzamientos. En todas las poblaciones, encuentra diferencias entre líneas seleccionadas a diferentes tamaños ya que superan el límite de sus líneas parentales y estas diferencias parecen ser de tipo cualitativo. La población sintética no superó ni aún igualó el límite alcanzado por su mejor población parental, lo cual es evidencia de ausencia de diferencias genéticas cualitativas entre las dos poblaciones estudiadas.

ROBERTS (1967b) cruzó una línea sintética seleccionada para alto peso en ratones con una línea no seleccionada, retrocruzando con la primera y reseleccionando después, consiguiendo una ganancia clara sobre el límite establecido. Esto podría interpretarse como presencia de diferencias genéticas cualitativas entre las poblaciones origen de las líneas sintética y no seleccionada.

El tiempo necesario para sobrepasar este límite varía de unos experimentos a otros, siendo un factor importante a la hora de valorar la rentabilidad del método para su aplicación práctica. En el experimento de LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b), la introducción se hizo rápidamente pero no ocurrió así en el de ROBERTS (1967b).

En un programa de Mejora, lo que interesa es superar el límite lo máximo posible en cuanto a ganancia en la media y lo más rápidamente posible, pero a veces también compensa superarlo substancialmente aunque sea a largo plazo o bien superarlo ligeramente a corto plazo, lo que no es rentable es la superación en poca magnitud y muchas generaciones. El éxito o fracaso de un determinado programa es difícil de predecir y dependerá del tipo de diferencias existentes entre las poblaciones implicadas.

### 3. Significado evolutivo de las diferencias genéticas entre poblaciones

Las diferencias genéticas entre poblaciones de distinto origen geográfico pueden ser un reflejo de la estructura poblacional de la especie, es decir, producto de la acción conjunta de migración y deriva, y, en su caso, de la acción de la selección natural en medios ambientes distintos. En este contexto se han estudiado las diferencias entre poblaciones naturales y de laboratorio.

KING y DONALDSON (1929; 1939), estudiaron los resultados de 50 generaciones de adaptación a condiciones de laboratorio de una población silvestre de Rattus norvaegicus. Se observó un aumento de peso del 20% durante las 25 primeras generaciones que fue acompañado de una disminución en la varianza, fenómeno atribuido a un incremento de la homogeneidad genética, que pudiera deberse a selección y/o deriva. KAWAHARA (1972; 1973) ha comparado poblaciones silvestres de codorniz japonesa con poblaciones domésticas. Presentan diferencias fisiológicas y de crecimiento importantes. El peso medio de las poblaciones naturales es 20% inferior al de las domésticas, asimismo, las poblaciones silvestres presentan un mayor porcentaje de hembras no ponedoras; una madurez sexual retardada y una producción de huevos más baja. TORO (1978) estudia seis poblaciones recolectadas en el sur de España y dos de laboratorio. Respecto al carácter peso de pupa, las poblaciones de laboratorio pesan un 20% más que las silvestres siendo estas últimas más variables fenotípica y genéticamente. Las conclusiones son muy similares respecto al peso de adulto y puesta de hembras vírgenes. DIEZ y LOPEZ-FANJUL (1979) encuentran mayor variabilidad en poblaciones silvestres que en las de laboratorio para capacidad voladora de Tribolium castaneum. En lo referente a polimorfismos enzimáticos, las poblaciones de laboratorio de Drosophila melanogaster no parecen presentar diferencias genéticas cualitativas con respecto a las poblaciones silvestres (O'BRIEN y MACINTYRE, 1969; SMITH, LANGLEY y JOHNSON, 1978), aún cuando se pueden apreciar cambios direccionales de las frecuencias génicas, durante el periodo de mantenimiento de estas poblaciones en el laboratorio,

que los últimos autores citados atribuyen a la acción de la selección natural, aún cuando la presencia de dicha acción con respecto a este tipo de variabilidad, siga siendo muy discutida (LEWONTIN, 1974). Fenómenos semejantes se han observado con respecto a la frecuencia de diferentes inversiones en Drosophila pseudoobscura (ANDERSON, DOBZHANSKY y PAVLOWSKY, 1972) y en Drosophila melanogaster (LATTER y ROBERTSON, 1962), en el sentido de que una serie de inversiones con frecuencia baja en condiciones naturales, desaparecen al cabo de cierto tiempo de estancia en el laboratorio, lo cual, en este tipo de variabilidad genética, puede deberse, muy probablemente, a la acción de la selección natural.

LEVINS (1968), sugirió que debe existir relación entre el grado de variación genética y la heterogeneidad del ambiente. NEVO (1976) encontró una correlación positiva entre la heterocigosis, medida por electroforesis, y la heterogeneidad ambiental para las especies Pelobates syriacus, Rana ridibunda, Hyla arborea y Bufo viridis. POWELL (1971), mantuvo poblaciones de Drosophila willistoni en cajas, en algunas de las cuales el ambiente (incluyendo el medio alimenticio) era relativamente constante y en otras variable. Después de 45 semanas se estudiaron las frecuencias génicas en 22 loci. La heterocigosis media por individuo y el número medio de alelos por locus resultó ser más alto en las poblaciones mantenidas en ambiente heterogéneo que en las que lo fueron en ambiente constante. McDONALD y AYALA (1974) estudiaron la variación de 20 loci enzimáticos en 18 poblaciones de Drosophila pseudoobscura, encontrando una correlación positiva entre el porcentaje de loci heterocigóticos por individuo y el grado de diversificación ambiental. Sin embargo, en los trabajos de MINAWA y BIRLEY (1975; 1978) no aparece relación directa entre heterocigosis y heterogeneidad ambiental en Drosophila melanogaster.

Parece, pues, que el proceso de domesticación puede llevar consigo una pérdida de variabilidad genética, tanto por consanguinidad y deriva como por selección natural favoreciendo los genes que confieran una mayor adaptación a condiciones constantes de laboratorio, aunque la importancia relativa de cada una de estas dos fuerzas en la determinación del fenómeno no

está aún dilucidada, ni es de esperar que sea la misma con respecto a todos los tipos de variación observados.

Desde el punto de vista seleccionista, la presencia de diferencias entre poblaciones, suele tomarse como evidencia de la selección natural, la cual modificaría la distribución de frecuencias génicas de distinta manera en ambientes diferentes. El enfoque neutralista considera que, al menos a nivel molecular, la variación genética existente en las poblaciones se debe, en gran parte, al establecimiento de un equilibrio entre las fuerzas antagonistas de mutación y deriva en ausencia de fuerzas selectivas importantes (KIMURA, 1968).

Desde el punto de vista seleccionista, la selección natural preferirá diferentes alelos en distintos nichos, y, como consecuencia, el grado de variación genética en una determinada población estará relacionado con el grado de heterogeneidad del medio en el que vive. Por el contrario, bajo la hipótesis neutralista, tal relación no debe existir. De la comparación de poblaciones silvestres se pueden obtener datos que ayuden a dilucidar la alternativa propuesta.

#### 4. Objetivos del presente trabajo

El trabajo que presentamos tiene por objeto obtener información sobre las diferencias genéticas existentes entre diez poblaciones de Drosophila melanogaster con respecto a los loci que controlan el carácter quietas esternopleurales y su posible aplicación en el campo de la Mejora.

Una forma de establecer el tipo de diferencias genéticas existentes entre poblaciones, es compararlas con una línea patrón que reúna características especiales. En nuestro caso, esta línea ha sido seleccionada para bajo número de quietas esternopleurales, siendo su respuesta, en el momento de su utilización, prácticamente nula. Como la selección se ha practicado con un número de individuos lo suficientemente elevado, se supone que contiene toda la variación, utilizable por selección, presente en sus poblaciones origen.

Esta línea la cruzaremos con las poblaciones no seleccionadas, seleccionando hasta el límite las poblaciones sinté-

ticas así obtenidas.

Si hay introducción de material genético, el límite establecido por la línea patrón se superará lo cual indicaría, en la población objeto de estudio, la existencia de alelos ausentes en las poblaciones origen de la línea seleccionada.

Las poblaciones utilizadas tienen orígenes geográficos muy diversos, distinguiendo también entre poblaciones recientemente capturadas y aquéllas con una larga historia de permanencia en condiciones constantes de laboratorio. Las poblaciones pertenecen a cuatro continentes y cada uno de éstos está representado al menos por una población de laboratorio y otra silvestre.

La selección se ha practicado a tres tamaños diferentes con el fin de evitar, en lo posible, que el límite alcanzado sea un artefacto del tamaño de población utilizado, ya que, el límite alcanzado por una línea no es una cualidad de la población base sino que depende del tamaño efectivo y de la intensidad de selección practicada, pero los límites alcanzados por distintas líneas extraídas de la misma población base y seleccionadas con la misma intensidad y tamaños efectivos crecientes, se convierte en una propiedad de la variación genética presente en la población base.

Se ha seguido un esquema de subdivisión y cruce ya que permite un rastreo más eficaz de la variación genética existente en la población base si existen alelos recesivos a baja frecuencia favorables a la dirección de la selección practicada.

También se compara la respuesta a la selección permitiendo o no unas generaciones de panmixia antes de seleccionar, con el fin, en el primer caso, de dar oportunidad a la formación de recombinantes favorables. En el periodo de panmixia también se corre el riesgo de perder alelos favorables a la dirección de la selección practicada pero desfavorables en cuanto a eficacia biológica.

EXPERIMENTO I

## MATERIAL Y METODOS

### 1. MATERIAL

#### 1.1. Material biológico y condiciones de laboratorio.

Hemos utilizado poblaciones de la especie Drosophila melanogaster (Familia Drosophilidae, Orden Diptera, Clase Insecta).

Desde la recolección en el campo hasta su utilización, las poblaciones se mantuvieron en cajas de laboratorio en las que el tamaño de población fue aproximadamente de 5000 individuos.

Desde el comienzo del experimento de selección, se utilizaron botellas de 250 c.c. para mantener las líneas seleccionadas, y tubos de 45 c.c. para separar los machos de las hembras antes de aparearlos.

La temperatura se mantuvo constante a  $25\pm 1^{\circ}\text{C}$  y la humedad relativa fue del 70% durante todo el experimento. La luz de la cámara acondicionada permaneció encendida las 24 horas del día.

El medio alimenticio está compuesto por azúcar, levadura viva y agar-agar en las siguientes proporciones: 100 grs. de azúcar, 100 de levadura viva y 11 de agar-agar por litro de agua, se añaden también 5 c.c. de ácido propiónico por litro de agua para evitar la formación de hongos.

El alimento se solidifica en el fondo de los recipientes y la cantidad por recipiente se mantuvo constante durante todo el experimento.

La duración del ciclo biológico en nuestras condiciones de laboratorio fue de nueve días desde la puesta hasta la emergencia del adulto, éste es apto para aparearse antes de las ocho horas contadas a partir de la emergencia.

El caracter evaluado fue el número de quetas esternopleurales, suma de las placas derecha e izquierda. Los conteos se llevaron a cabo utilizando una lupa binocular de 40 aumentos.

## 1.2. Poblaciones utilizadas.

Hemos utilizado tres poblaciones de Drosophila melanogaster de distintas procedencias geográficas:

- Amherst (A). Capturada a finales de 1973 en la Costa Este de los Estados Unidos cuya muestra inicial estaba compuesta por más de 500 hembras. Nos fue facilitada por el Dr. D.A. Briscoe del Instituto de Genética Animal de la Universidad de Edimburgo.
- Dahomey (D). Capturada en Dahomey en 1973 con una muestra inicial de unos 1000 adultos, nos fue facilitada igualmente por el Dr. D.A. Briscoe.
- Stellenbosch. Recolectada en Stellenbosch (Sudáfrica) en 1969 con una muestra inicial de unas 100 hembras y descrita por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b). Desde su captura se mantuvo en caja de laboratorio a 25°C y con humedad, luz y alimento controlados y constantes. De esta caja se extrajo una muestra en 1971 que constituyó la población Stellenbosch (St) y que se mantuvo en botellas durante dos años hasta el comienzo del presente experimento.

En 1973 se extrajo una segunda muestra denominada población Stellenbosch (S) para su uso inmediato en este trabajo.

Contamos pues con dos poblaciones de larga permanencia en condiciones de laboratorio, Stellenbosch (St) y Stellenbosch (S) y otras dos que al comienzo del experimento, principios de 1974, habían sido recientemente recolectadas, Amherst (A) y Dahomey (D).

## 1.3. La línea seleccionada (B).

Denominada B y descrita por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b), proviene de un cruzamiento de las poblaciones Kaduna y Pacific. Por estudios anteriores (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973 a,b) se cree que contiene toda la variación, utilizable por selección, de las poblaciones de que procede.

Al comenzar este experimento habían transcurrido 82 generaciones de selección para bajo número de quetas esternopleurales en la línea B, su media era entonces de cinco quetas aproximadamente y su respuesta a la selección prácticamente nula.

Una vez comenzado el experimento, la línea B se siguió seleccionando para bajo número de quetas esternopleurales durante 14 generaciones, al final de las cuales se extinguió por infertilidad. En la selección se evaluaban 25 individuos por sexo y generación de los que se seleccionaban los cinco con menor número de quetas de cada sexo.

Al mismo tiempo, y durante el mismo período de 14 generaciones, se practicaron relajación y selección en sentido contrario a partir de la generación 82. La relajación se hizo evaluando 25 individuos por sexo y generación, y la selección en sentido opuesto se practicó evaluando 25 individuos por sexo y generación, y seleccionando los cinco de cada sexo con mayor número de quetas.

## 2. METODOS EXPERIMENTALES

### 2.1. Formación de las poblaciones sintéticas.

La línea B se cruzó con las poblaciones Amherst (A), Dahomey (D) y Stellenbosch (S) y (St) constituyéndose las poblaciones sintéticas BA, BD, BS y BSt respectivamente.

Para formar cada población sintética se tomaron al azar 75 individuos de cada sexo de la línea B e igual número de la población con la cual se cruzaba, practicándose los dos cruzamientos recíprocos.

De los individuos de ambas  $F_1$  resultantes se tomaron 75 individuos de cada sexo que se aparearon al azar, resultando la generación  $F_2$ .

Las cuatro poblaciones sintéticas así formadas se mantuvieron 12 generaciones, sin seleccionar, en botellas, al término de las cuales se procedió a la selección.

## 2.2. Diseño del experimento de selección.

Se expone esquemáticamente en la Figura 1. En ella, cada línea seleccionada viene representada por las siglas correspondientes a la población sintética de origen, con un superíndice que indica el número de líneas parentales, y un subíndice que indica el número de orden dentro de un mismo tipo de línea. Por ejemplo,  $BA_1^3$  corresponde a un cruzamiento de tres vías y, dentro de este tipo de líneas, se trata de la número uno. Se ha omitido el superíndice 1.

Cuando en una de las líneas descritas se relaja la selección, la línea relajada se identifica por las mismas siglas que la seleccionada que le ha dado origen, precedidas de la letra r. Si se ha practicado selección en sentido opuesto, la letra que precede es una o. Por ejemplo  $rBA_1^3$  y  $oBA_1^3$  corresponden a las líneas, relajada y seleccionada en sentido opuesto, extraídas de la línea  $BA_1^3$ .

De cada una de las cuatro poblaciones sintéticas BA, BD, BS y BSt, y después de las 12 generaciones de relajación, se extrajeron seis líneas ( $BX_{1-6}$ ). En cada una de éstas se evaluaron 25 individuos por sexo y generación y se seleccionaron los cinco de cada sexo con menor número de quetas como padres de la siguiente generación. La selección se practicó durante nueve generaciones, al cabo de las cuales la respuesta era prácticamente nula por lo que se procedió a cruzar las líneas en grupos de tres al azar, obteniéndose así los cruzamientos de tres vías ( $BX^3$ ). Las líneas  $BX_1$ ,  $BX_2$  y  $BX_3$  se cruzaron para formar  $BX_1^3$  y las  $BX_4$ ,  $BX_5$  y  $BX_6$  formaron  $BX_2^3$ . De este modo resultaron dos líneas por población, ambas cruzamientos de tres vías. El número de individuos evaluados en estas líneas (75) fue el triple del de las poblaciones parentales y se seleccionaron con igual intensidad (15/75 de cada sexo) en estirpe cerrada durante ocho generaciones. Al finalizar este período se había alcanzado un límite práctico a la selección por lo que se cruzaron las dos líneas de cada población sintética para formar un cruzamiento de seis vías, en cuanto que proviene de las seis repeticiones iniciales, que se seleccionó manteniendo

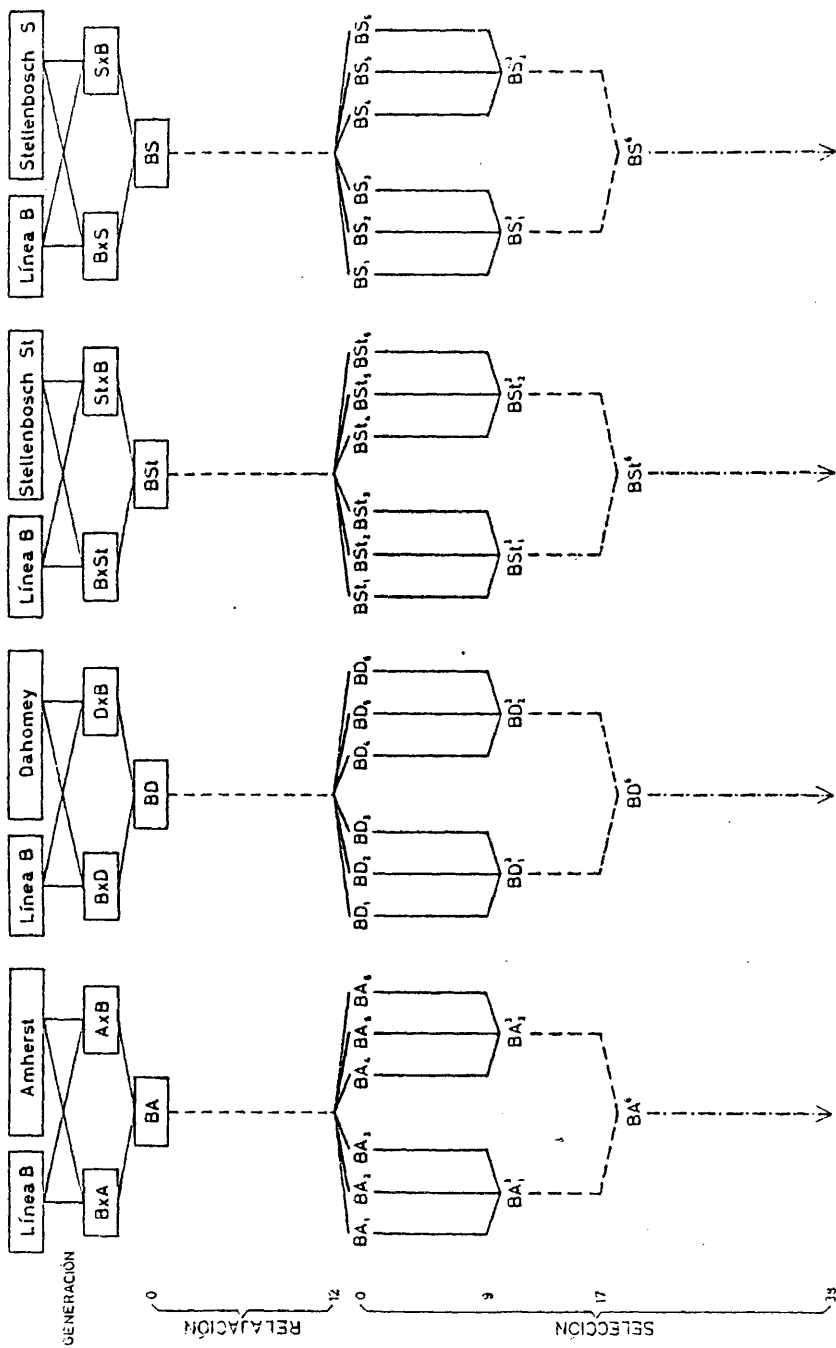


Figura 1.- Diseño del experimento de selección.

la intensidad (20%) y con un número de individuos evaluados doble (150 por sexo) del de los cruzamientos de tres vías. La selección para bajo número de quetas esternopleurales, en estos cruzamientos de seis vías, se practicó durante 21 generaciones, pero a partir de la generación ocho, en que la respuesta empezó a hacerse prácticamente nula, se redujo el número de individuos evaluados y seleccionados a la tercera parte (10/50 para cada sexo).

Después de cuatro generaciones de selección, se evaluaron 50 individuos de cada sexo en cada una de las líneas BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup> y BS<sup>6</sup>, a partir de las cuales se seleccionó el 20% de cada sexo y línea. Estos 60 individuos se aparearon al azar para constituir un cruzamiento de orden superior BADS<sup>18</sup>, que se seleccionó para bajo número de quetas durante 17 generaciones, con proporción 30/150 para cada sexo, al final de las cuales se dió por terminado el proceso de selección.

En la generación correspondiente a la 30 de selección desde el comienzo del experimento, las líneas BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup> y BS<sup>6</sup> se seleccionaron en sentido contrario durante ocho generaciones con proporción seleccionada 10/50 para cada sexo e igualmente en la línea BSt<sup>6</sup> durante cuatro generaciones y con la misma proporción seleccionada.

### 2.3. Relajación de la selección.

En la generación 25 de selección, los cruzamientos de seis vías se relajaron durante ocho generaciones, evaluándose 50 individuos de cada sexo por generación.

### 2.4. Análisis de efectos cromosómicos.

Con el fin de estudiar los efectos que los cromosomas II y III de las líneas seleccionadas tienen sobre el número de quetas esternopleurales, se llevó a cabo un análisis cromosómico de las líneas BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup>, BS<sup>6</sup> y BSt<sup>6</sup>, en la generación 10 de selección de estos cruzamientos, mediante utilización de cepas marcadoras según la técnica empleada por OSMAN y ROBERTSON (1968). Los mutantes marcadores empleados fueron Plum (Pm) en el cromosoma II y Stubble (Sb)

localizado en el cromosoma III.

Se cruzaron 25 hembras vírgenes de cada una de las líneas con 25 machos PmSb(0) con el fin de obtener en la descendencia machos marcados PmSb(1) y con un cromosoma II y III procedente de la población objeto de estudio.

Cada línea se comparó consigo misma y con las otras tres, efectuándose los 16 cruzamientos posibles, utilizándose por cruzamiento 25 machos PmSb(1) y 25 hembras vírgenes. En la descendencia se evaluó el número de quetas esternopleurales de 20 individuos de cada sexo y fenotipo (Silvestre, Pm, Sb, PmSb) en cada uno de los 16 cruzamientos.

### 2.5. Análisis dialélico.

En la generación 29 y cuando los cruzamientos de seis vías llevaban 11 generaciones de selección, se llevó a cabo un análisis dialélico 4 x 4 con las líneas BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup>, BS<sup>6</sup> y BSt<sup>6</sup>. De cada uno de los 16 cruzamientos posibles se hicieron cuatro réplicas. El número de individuos cruzados fue de cinco por sexo, línea y réplica y en su descendencia se evaluó el número de quetas esternopleurales a 10 individuos de cada sexo.

## 3. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

### 3.1. Cálculo de heredabilidades.

En las poblaciones base, el coeficiente de heredabilidad se calculó a partir del coeficiente de regresión de medias familiares en la media de los padres, ajustándose al modelo matemático:  $y_i = a + bx_i + \epsilon_i$  en donde  $y_i$  es la media de la familia  $i$ -ésima para el carácter estudiado,  $x_i$  es la media de los padres de la familia  $i$ -ésima,  $a$  y  $b$  son los coeficientes de la recta de regresión y  $\epsilon_i$  son las desviaciones de los valores de  $x_i$  con respecto a la línea ajustada.

En nuestro caso, el coeficiente de heredabilidad viene dado directamente por el coeficiente de regresión  
 $b_{E.T.}(b) = h^2 \pm E.T.(h^2)$ .

Para una heredabilidad de 0,4 y un error deseado de 0,05 se calcula que en el diseño óptimo, según el método de HILL (1970), en el que se practica selección de los padres, y el de REEVE (1961) que lleva consigo apareamientos discriminativos de estos padres, hay que evaluar el carácter en 131 individuos de cada sexo y seleccionar el 12% de las parejas en cada dirección, efectuándose los apareamientos de forma discriminativa positiva. De cada pareja de padres seleccionados evaluamos cuatro hijos de cada sexo.

En cuanto a las poblaciones sintéticas, se han calculado heredabilidades realizadas para tres y cinco generaciones de selección como coeficientes de regresión de respuesta sobre diferencial de selección acumulado. El error típico se ha corregido para efecto de deriva genética según el modelo propuesto por HILL (1972b) en el que la varianza  $V_{(b_C)}$  del coeficiente de regresión ( $b_C$ ) de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado viene dado por la fórmula:

$$V_{(b_C)} = \frac{12}{\bar{S}^2 t(t+1)(t+2)} \left( \frac{t^2+2t+2}{10} \sigma_d^2 + \sigma_e^2 \right)$$

siendo  $t$  el número de generaciones,  $\bar{S}$  el diferencial de selección medio en  $t$  generaciones (el modelo supone que los diferenciales de selección en cada generación son iguales),  $\sigma_d^2$  la varianza de deriva y  $\sigma_e^2$  la varianza residual.

$\sigma_d^2$  viene dada por  $\frac{h^2 \sigma^2}{N} (1-(1-p)h^2)$  en donde  $N$  es el número de individuos evaluados,  $h^2$  la heredabilidad,  $\sigma^2$  la varianza fenotípica y  $p$  la proporción seleccionada.

La varianza residual ( $\sigma_e^2$ ) toma el valor  $\sigma_e^2 = \frac{\sigma^2(1-h^2)}{M} + \sigma_C^2$  en donde  $M$  es el número de individuos seleccionado y  $\sigma_C^2$  la varianza debida al ambiente común en una generación y se estima según la fórmula:

$$\sigma_c^2 = U(b_c) \sum_{i=0}^t (S_i - \bar{S})^2 - \frac{(t+3)\sigma_d^2}{15} - \frac{\sigma^2(1-h^2)}{M}$$

$U(b_c)$  es la varianza del coeficiente de regresión sin corregir y  $S_i$  el diferencial de selección acumulado en la generación  $i$ -ésima.

### 3.2. Análisis de los efectos cromosómicos.

Con el fin de estudiar los efectos de sustitución de los cromosomas II y III con respecto al número de quetas esternopleurales, se obtuvieron los efectos mínimo-cuadráticos correspondientes a las cuatro clases genotípicas (Silvestre, Pm, Sb y PmSb) en cada uno de los 16 cruzamientos practicados entre las cuatro líneas. Se llevaron a cabo los análisis de varianza de los datos obtenidos para comparar los efectos autosómicos correspondientes a cada cruzamiento, los 16 efectos de interacción y los efectos correspondientes a los distintos cruces para un determinado cromosoma.

A partir de los efectos se estimaron las diferencias entre líneas  $(X - Y) = - \{ (X \times X - Y \times X) + (X \times Y - Y \times Y) \}$ , los efectos globales de heterosis  $XY = \{ (X \times Y + Y \times X) - (X \times X + Y \times Y) \} / 2$  y el grado de heterosis  $D_{XY} = XY / (X - Y)$  siendo X e Y la pareja de líneas comparadas.

### 3.3. Análisis dialélico.

El análisis dialélico ( $r \times s$ ) se llevó a cabo según el modelo propuesto por HAYMAN (1954a)  $y_{rs} = m + j_r + j_s + j_{rs} + k_r - k_s + k_{rs}$  en donde  $m$  es la media general,  $j_r$  las desviaciones debidas a los padres  $r$ ,  $j_s$  las desviaciones debidas a los padres  $s$ ,  $j_{rs}$  mide los efectos de dominancia,  $2k_r$  las diferencias existentes al utilizar el padre  $r$  como macho o como hembra,  $2k_s$  los efectos maternos únicos de cada  $F_1$  y  $2k_{rs}$  el residuo.

	Ctes	S.C.	g.l.
a	$j_r$	$\Sigma (y_{r.} + y_{.r})^2 / 2n - y_{..}^2 / n^2$	n-1
b	$j_{rs}$	$\Sigma (y_{rs} + y_{sr})^2 / 4 - \Sigma (y_{r.} + y_{.r})^2 / 2n + y_{..}^2 / n^2$	$\frac{1}{2} n(n-1)$
c	$k_r$	$\Sigma (y_{r.} - y_{.r})^2 / 2n$	n-1
d	$k_{rs}$	$\Sigma (y_{rs} - y_{sr})^2 / 4 - \Sigma (y_{r.} - y_{.r})^2 / 2n$	$\frac{1}{2} (n-1) (n-2)$
Total		$2y_{rs}^2 - y_{..}^2 / n^2$	$n^2 - 1$

a mide los efectos aditivos,

b los debidos a dominancia,

c los efectos maternos y

d el residuo.

## RESULTADOS

### 1) La línea B

La respuesta a la selección de la línea B, durante las 50 primeras generaciones, fue analizada por López-Fanjul y Hill (1973 a,b). La media alcanzada al final de este período fue, aproximadamente, de siete quetas. Se continuó la selección durante 36 generaciones más, obteniéndose así una respuesta adicional, lenta y gradual, de unas tres quetas (0,08 quetas/generación).

A partir de este momento iniciamos el presente experimento, por lo cual denominaremos generación cero a la 87 de selección. En la Tabla 1 se presentan los parámetros de la línea B durante las siguientes 14 generaciones de selección, al final de las cuales (generación 14 = generación 101) la línea se extinguió por infertilidad total de los padres seleccionados. La respuesta a la selección obtenida durante este último período fue también gradual y muy pequeña en magnitud, correspondiendo a una heredabilidad realizada de  $0,48 \pm 0,005$  y alcanzando la línea, al final del proceso, una media de 3,3 quetas (0,05 quetas/generación).

Al final de las 14 generaciones de selección practicadas, se observa, en la varianza, una disminución del 60% aproximadamente, manteniéndose el coeficiente de variación.

Paralelamente se practicaron en dicha línea relajación de la selección y selección en sentido opuesto partiendo, igualmente, de la generación cero de nuestro experimento. En ambos casos la línea respondió positivamente lo cual demuestra la inestabilidad de las respuestas alcanzadas durante el proceso selectivo previo, así como el antagonismo existente entre las fuerzas de la selección natural y artificial. Al final de las 14 generaciones se obtuvieron medias de 6,6 y 7,8 quetas para relajación y selección en sentido opuesto, respectivamente. Los parámetros se presentan en las Tabla 1.

En ambos casos, tanto las varianzas como los coeficientes de variación disminuyeron sensiblemente.

TABLA 1

PARAMETROS DE LA LINEA B DURANTE LA SELECCION

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	4,7	2,19	31,49
4-5	4,0	2,96	42,18
9-10	3,1	1,15	34,82
13-14	3,3	1,45	35,96

PARAMETROS DE LA LINEA B DURANTE LA RELAJACION

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	4,3	3,17	41,4
4-5	6,6	2,73	25,16
9-10	7,4	2,82	22,46
13-14	6,6	1,96	21,24

PARAMETROS DE LA LINEA B DURANTE LA SELECCION EN SENTIDO CONTRARIO

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	4,6	2,70	35,72
4-5	6,7	1,10	15,54
9-10	7,5	1,18	14,49
13-14	7,8	1,62	16,31

Los resultados de la selección, en ambos sentidos, y la relajación de la línea B, durante estas 14 generaciones, se representan gráficamente en la Figura 2.

## 2) Las poblaciones base

Los parámetros de las poblaciones base se presentan en la Tabla 2. Las heredabilidades se estimaron por regresión de media de hijos sobre media de padres según el método de HILL (1970), que incluye selección en los padres, y el de REEVE (1961), que lleva consigo la práctica de apareamientos discriminativos entre ellos; todo ello con objeto de aumentar el grado de precisión estadística de dichas estimas.

Los parámetros de las poblaciones Amherst y Stellenbosch son bastante semejantes mientras que la población Dahomey presenta una mayor variabilidad, tanto genética como fenotípica, que se pone de manifiesto en las magnitudes de su heredabilidad y varianza fenotípica, respectivamente.

En la población Stellenbosch se han realizado tres estimas de la heredabilidad en tres momentos distintos. Se observa una disminución en variabilidad a medida que aumenta el período de estancia en condiciones de laboratorio, aunque no se han podido detectar diferencias significativas ( $p > 0,05$ ) entre las tres estimas consideradas.

En la generación 84 de selección, la línea B se cruzó con las poblaciones base para formar las poblaciones sintéticas, los parámetros de la línea B, en ese momento, se presentan en la Tabla 2. La heredabilidad realizada fue calculada por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b) para 19 generaciones de selección.

## 3) Las poblaciones sintéticas

Los parámetros de las poblaciones sintéticas en las generaciones  $F_1$  y  $F_2$ , así como sus heredabilidades realizadas durante las tres primeras generaciones de selección, se presentan en la Tabla 3.

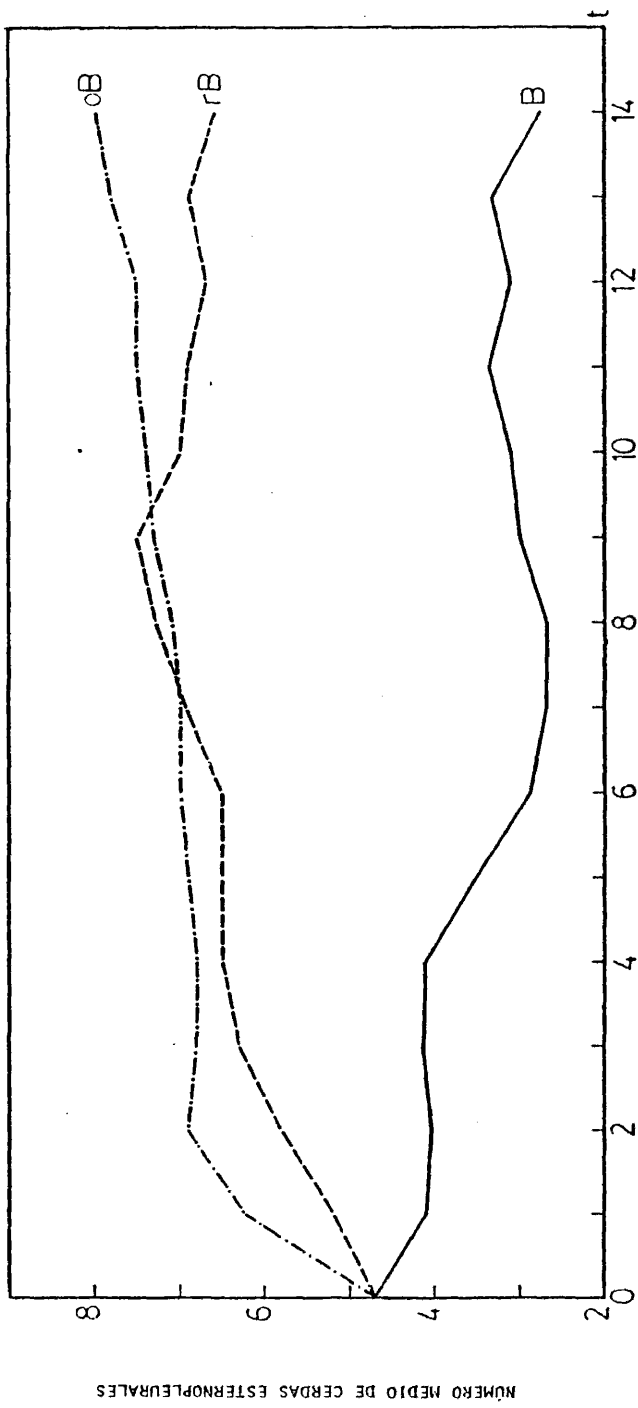


Figura 2.- Selección y Relajación de la línea B.

TABLA 2

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES BASE<sup>(1)</sup>

<u>POBLACION</u>	<u>MEDIA</u>	<u>VARIANZA</u>	<u>C.V. %</u>	<u>h<sup>2</sup></u>
Amherst	17,08	3,07	10,25	0,58±0,05
Dahomey	17,80	8,02	15,91	0,69±0,06
Stellenbosch <sup>(2)</sup>	18,74	4,37	11,15	0,58±0,12
Stellenbosch <sup>(3)</sup>	18,34	3,92	10,80	0,47±0,08
Stellenbosch <sup>(4)</sup>	18,46	3,05	9,46	0,37±0,07
Línea B	5,54	3,49	33,57	0,053±0,007 <sup>(5)</sup>

(1) Cada estima basada en 100 observaciones.

(2) Enero de 1971. Tomada de López-Fanjul y Hill (1973b)

(3) Junio de 1971. López-Fanjul (comunicación personal)

(4) Agosto de 1973

(5) Heredabilidad realizada calculada para 19 generaciones de selección. Tomada de López-Fanjul y Hill (1973b).

TABLA 3

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (1,2)

POBLACION	MEDIA		VARIANZA		C.V. (%)		h <sup>2</sup> (3)
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	
BA	12,47 (0,70***)	12,83	2,07 (2,14)	6,93	11,53	20,51	0,40±0,05
BD	12,31 (0,81***)	12,83	2,70 (1,92)	5,42	13,35	18,13	0,44±0,05
BSt (4)	-	13,46	-	5,32	-	17,14	0,26±0,04
BS	12,64 (0,53***)	13,24	1,91 (1,87)	5,71	10,93	18,04	0,48±0,05

(1) Cada estima basada en 100 observaciones

(2) Entre paréntesis desviación del valor correspondiente a la generación F<sub>1</sub> con respecto al valor medio de sus poblaciones parentales.

(3) Heredabilidades realizadas estimadas para 3 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

(4) Media, varianza y C.V. tomados de López-Fanjul y Hill (1973b).

\*\*\* p < 0,001

Las medias, varianzas y coeficientes de variación fueron muy semejantes en las cuatro poblaciones. Para las medias y varianzas se da, entre paréntesis, el valor absoluto de la diferencia entre el valor medio de las poblaciones parentales y el de la  $F_1$ . En todos los casos, la media parental fue inferior a la de la  $F_1$  y ésta a la de la  $F_2$ . Las varianzas de la generación  $F_1$  fueron semejantes a los valores medios parentales correspondientes, mientras que las de  $F_2$  resultaron ser del orden del doble o el triple de los valores estimados en la  $F_1$ . Este incremento se debe a la segregación de cromosomas enteros en la  $F_2$ , unos procedentes de poblaciones sin seleccionar (A, D y S) y otros de la línea seleccionada (B). Resultados semejantes fueron obtenidos por OSMAN y ROBERTSON (1968).

Como consecuencia de los cambios observados en medias y varianzas, los coeficientes de variación de todas las poblaciones sintéticas aumentaron, al pasar de la generación  $F_1$  a la  $F_2$ .

Las heredabilidades realizadas se estimaron, para tres generaciones de selección, en las seis repeticiones seleccionadas de cada población. No se encontraron diferencias significativas ( $p > 0,05$ ) entre repeticiones dentro de cada población, por lo que solamente se presentan en la Tabla 3 las estimas globales correspondientes. Los errores típicos de estas heredabilidades se corrigieron para efecto de deriva genética según el método propuesto por HILL (1972).

En las poblaciones BA, BD y BS, las heredabilidades fueron muy semejantes entre sí ( $p > 0,05$ ) mientras que las de la población BSt resultó significativamente menor que las otras tres anteriores.

#### 4) Las repeticiones seleccionadas (5/25)

Después de cruzar cada una de las poblaciones base con la línea B, las cuatro poblaciones sintéticas obtenidas se mantuvieron relajadas durante 12 generaciones, al final de las cuales se inició un proceso de selección de nueve generaciones de duración, en seis repeticiones por cada población sintética considerada.

Las medias, varianzas, coeficientes de variación y heredabilidades realizadas de estas líneas, se presentan en la Tabla 4 (a,b,c,d). Las correspondientes curvas de selección se presentan en las Figuras 3, 4, 5 y 6.

Las medias de la generación cero fueron más elevadas que las correspondientes a la  $F_2$  debido a las 12 generaciones de relajación que transcurrieron entre ambas, ya que la línea B había respondido a la relajación de la selección y suponemos que, en este período de 12 generaciones, la media de sus poblaciones sintéticas se debió elevar por la misma razón.

Todas las repeticiones respondieron a la selección positivamente con una velocidad alta al principio, alcanzándose el 75% de la respuesta final durante las cinco primeras generaciones, reduciéndose considerablemente aquélla en las cuatro generaciones restantes.

Las líneas BD muestran una respuesta inicial más acelerada que las demás, como cabría esperar de la mayor heredabilidad estimada en la población Dahomey; no obstante, el límite alcanzado al final del proceso selectivo fue similar al de las poblaciones BA y BS (alrededor de 10,5 quetas). La población BSt presentó una respuesta menor que las otras, lo cual se pone de manifiesto en la magnitud de la heredabilidad realizada durante las tres primeras generaciones de selección, significativamente menor que en las restantes poblaciones. La media final alcanzada por las líneas BSt fue aproximadamente de 12 quetas.

Al final de las nueve generaciones de selección practicadas, la respuesta se hizo prácticamente nula en la mayoría de las repeticiones seleccionadas de las cuatro poblaciones estudiadas.

Respecto a las varianzas de las líneas seleccionadas, el valor inicial es muy semejante en todos los grupos de repeticiones y superior al valor observado en la  $F_1$  aunque menor que el correspondiente a la  $F_2$ . A medida de que el proceso selectivo avanza encontramos una disminución de la varianza, sobre todo en las primeras generaciones, llegando al 40% de su valor inicial en la generación cinco. Dicha reducción es, al menos en parte, debida

TABLA 4

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25) DURANTE LA SELECCION.

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones		
	0	4-5	8-9
BA <sub>1</sub>	14,6	11,1	11,1
BA <sub>2</sub>	14,7	10,4	9,8
BA <sub>3</sub>	14,2	10,6	9,5
BA <sub>4</sub>	14,7	10,9	8,3
BA <sub>5</sub>	14,6	13,3	11,8
BA <sub>6</sub>	14,8	11,8	11,2
Promedio	14,6	11,35	10,28
BD <sub>1</sub>	14,6	10,3	10,1
BD <sub>2</sub>	14,7	10,6	11,1
BD <sub>3</sub>	14,6	11,3	10,2
BD <sub>4</sub>	14,5	10,7	10,2
BD <sub>5</sub>	14,2	12,4	12,3
BD <sub>6</sub>	14,5	10,8	10,2
Promedio	14,52	11,02	10,68
BSt <sub>1</sub>	15,3	13,1	12,8
BSt <sub>2</sub>	14,5	12,4	11,4
BSt <sub>3</sub>	14,2	13,1	12,2
BSt <sub>4</sub>	14,7	12,5	11,1
BSt <sub>5</sub>	14,6	13,3	13,0
BSt <sub>6</sub>	14,5	12,8	12,7
Promedio	14,63	12,87	12,2
BS <sub>1</sub>	15,5	10,9	9,2
BS <sub>2</sub>	14,9	11,4	10,3
BS <sub>3</sub>	15,0	11,3	10,5
BS <sub>4</sub>	14,7	12,0	10,9
BS <sub>5</sub>	14,6	11,3	10,2
BS <sub>6</sub>	15,1	12,4	10,5
Promedio	14,97	11,55	10,43

TABLA 4

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25) DURANTE LA SELECCION.

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones		
	0	4-5	8-9
BA <sub>1</sub>	3,43	1,19	1,22
BA <sub>2</sub>	3,56	1,27	1,02
BA <sub>3</sub>	2,19	1,41	1,02
BA <sub>4</sub>	3,91	2,76	0,95
BA <sub>5</sub>	2,08	2,02	1,22
BA <sub>6</sub>	3,52	1,48	1,20
Promedio	3,11	1,69	1,10
BD <sub>1</sub>	3,84	1,55	1,22
BD <sub>2</sub>	4,43	0,98	1,40
BD <sub>3</sub>	3,96	1,09	0,87
BD <sub>4</sub>	2,70	1,22	0,86
BD <sub>5</sub>	3,15	1,06	1,32
BD <sub>6</sub>	3,97	1,38	1,24
Promedio	3,67	1,21	1,15
BSt <sub>1</sub>	4,13	1,09	0,91
BSt <sub>2</sub>	3,56	1,07	0,69
BSt <sub>3</sub>	2,20	0,90	0,80
BSt <sub>4</sub>	3,90	1,82	0,90
BSt <sub>5</sub>	2,08	1,30	0,79
BSt <sub>6</sub>	2,50	1,50	1,11
Promedio	3,06	1,28	0,87
BS <sub>1</sub>	3,40	1,56	1,06
BS <sub>2</sub>	3,07	2,06	1,75
BS <sub>3</sub>	3,08	1,64	1,34
BS <sub>4</sub>	5,07	1,03	1,13
BS <sub>5</sub>	3,26	1,36	1,04
BS <sub>6</sub>	4,05	1,32	0,87
Promedio	3,65	1,49	1,20

TABLA 4

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25) DURANTE LA SELECCION.

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones		
	0	4-5	8-9
BA <sub>1</sub>	12,7	9,8	9,9
BA <sub>2</sub>	12,8	10,9	10,3
BA <sub>3</sub>	10,4	11,2	10,5
BA <sub>4</sub>	13,4	14,7	11,8
BA <sub>5</sub>	9,9	10,7	9,2
BA <sub>6</sub>	12,7	10,2	9,7
Promedio	12,0	11,2	10,2
BD <sub>1</sub>	13,4	11,5	10,6
BD <sub>2</sub>	14,3	9,1	10,6
BD <sub>3</sub>	13,6	9,2	9,1
BD <sub>4</sub>	11,3	10,3	9,0
BD <sub>5</sub>	12,5	8,3	9,2
BD <sub>6</sub>	13,7	10,8	10,9
Promedio	13,1	9,9	9,9
BSt <sub>1</sub>	13,3	7,9	7,4
BSt <sub>2</sub>	13,0	8,3	7,2
BSt <sub>3</sub>	10,4	7,2	7,3
BSt <sub>4</sub>	13,4	10,7	8,5
BSt <sub>5</sub>	9,9	8,6	6,8
BSt <sub>6</sub>	10,9	9,4	8,2
Promedio	11,8	8,7	7,6
BS <sub>1</sub>	11,9	11,4	11,2
BS <sub>2</sub>	11,7	12,5	12,4
BS <sub>3</sub>	11,7	11,2	11,0
BS <sub>4</sub>	15,3	8,4	9,7
BS <sub>5</sub>	12,4	10,3	10,0
BS <sub>6</sub>	13,3	9,3	8,1
Promedio	12,7	10,5	10,4

TABLA 4

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25)  
DURANTE LA SELECCION

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS <sup>(1)</sup>

Líneas	$h_3^2$	$h_5^2$
BA <sub>1</sub>	0,45 ± 0,14	0,38 ± 0,09
BA <sub>2</sub>	0,46 ± 0,11	0,51 ± 0,07
BA <sub>3</sub>	0,60 ± 0,15	0,53 ± 0,09
BA <sub>4</sub>	0,42 ± 0,14	0,48 ± 0,09
BA <sub>5</sub>	0,22 ± 0,11	0,18 ± 0,07
BA <sub>6</sub>	0,37 ± 0,11	0,36 ± 0,07
Promedio	0,40 ± 0,05	0,37 ± 0,03
BD <sub>1</sub>	0,55 ± 0,14	0,46 ± 0,09
BD <sub>2</sub>	0,48 ± 0,14	0,46 ± 0,09
BD <sub>3</sub>	0,68 ± 0,13	0,42 ± 0,12
BD <sub>4</sub>	0,48 ± 0,13	0,47 ± 0,08
BD <sub>5</sub>	0,21 ± 0,09	0,27 ± 0,07
BD <sub>6</sub>	0,58 ± 0,12	0,45 ± 0,09
Promedio	0,44 ± 0,05	0,43 ± 0,04
BSt <sub>1</sub>	0,34 ± 0,14	0,30 ± 0,07
BSt <sub>2</sub>	0,38 ± 0,09	0,28 ± 0,08
BSt <sub>3</sub>	0,16 ± 0,09	0,15 ± 0,06
BSt <sub>4</sub>	0,31 ± 0,09	0,27 ± 0,07
BSt <sub>5</sub>	0,16 ± 0,12	0,22 ± 0,07
BSt <sub>6</sub>	0,19 ± 0,10	0,27 ± 0,09
Promedio	0,26 ± 0,04	0,22 ± 0,03
BS <sub>1</sub>	0,68 ± 0,18	0,53 ± 0,11
BS <sub>2</sub>	0,38 ± 0,14	0,44 ± 0,10
BS <sub>3</sub>	0,59 ± 0,10	0,42 ± 0,09
BS <sub>4</sub>	0,42 ± 0,09	0,32 ± 0,08
BS <sub>5</sub>	0,40 ± 0,13	0,41 ± 0,09
BS <sub>6</sub>	0,48 ± 0,10	0,33 ± 0,09
Promedio	0,48 ± 0,05	0,41 ± 0,04

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

a la pérdida de variabilidad que lleva consigo el proceso selectivo, pero es considerablemente mayor que la disminución esperada bajo las condiciones impuestas en el modelo infinitesimal (Bulmer, 1971). Se observó en las líneas BD una reducción más rápida de las varianzas en relación con el resto de las líneas.

Los coeficientes de variación presentan una débil tendencia a disminuir, a medida que el proceso selectivo avanza, debido a los cambios descritos en medias y varianzas.

Dentro de cada población, la variabilidad de la respuesta entre líneas fue muy semejante.

En cuanto a las heredabilidades realizadas, éstas se calcularon en cada repetición para tres y cinco generaciones de selección. Se observa una ligera disminución de este parámetro al incluir la cuarta y quinta generaciones, lo cual es debido a que la respuesta empieza a hacerse algo más débil.

Los errores típicos de estas heredabilidades realizadas, se corrigieron para efecto de deriva genética según el método propuesto por HILL (1972). No se encontraron diferencias significativas ( $p > 0,05$ ) entre las heredabilidades de las seis repeticiones correspondientes a una población determinada.

##### 5) Cruzamientos de tres vías (15/75)

En la generación novena de selección de las repeticiones seleccionadas (5/25), la respuesta era prácticamente nula por lo que se procedió a cruzarlas en grupos de tres al azar dentro de cada población, obteniéndose así dos líneas por población de tamaño triple (15/75) que las anteriores, que se seleccionaron manteniendo la misma intensidad. La selección se practicó en estirpe cerrada durante ocho generaciones, al cabo de las cuales la respuesta se hizo prácticamente nula en la mayoría de las líneas.

Las medias, varianzas y coeficientes de variación durante el proceso selectivo se presentan en la Tabla 5 (a,b,c). Las curvas de selección correspondientes se presentan en las Figuras 3,4, 5 y 6.

En todas los casos la respuesta total fue débil y muy similar, extinguiéndose prácticamente a las ocho generaciones, en este momento, la respuesta total era del orden de alrededor de una queta, lo que supone el 25% de la respuesta obtenida en las líneas parentales a lo largo de un período similar (nueve generaciones). La magnitud de la respuesta en las líneas BSt fue aproximadamente igual a la de las restantes poblaciones aunque, como es obvio, al partir de una media más alta, al final del proceso se conserva la distancia con respecto a las demás poblaciones.

Las varianzas iniciales de los cruzamientos de tres vías no difirieron significativamente de los valores medios de sus líneas parentales en el momento en que se llevó a cabo el cruzamiento. A lo largo del proceso selectivo, estas varianzas se mantuvieron estables en las líneas pertenecientes a las poblaciones BS y BSt y disminuyeron ligeramente en las BA y BD, lo cual no fue acompañado de una mayor respuesta de estas líneas.

Los coeficientes de variación se mantuvieron constantes en todas las líneas durante el proceso.

En las primeras generaciones de selección, las respuestas fueron diferentes en las cuatro poblaciones como puede deducirse de las diferencias entre las heredabilidades realizadas calculadas para tres generaciones de selección (Tabla 5, d). La respuesta se igualó más tarde, resultando muy semejantes, en las cuatro poblaciones, las heredabilidades realizadas calculadas para las cinco primeras generaciones de selección, al cabo de las cuales, la media había descendido alrededor de media queta en todas las líneas.

La media final de los cruzamientos de tres vías, sobrepasó en todos los casos tanto a la obtenida en las repeticiones (5/25) parentales como a la mejor de éstas (Tabla 8) (Figura 8). El tiempo necesario para que esta superioridad se manifestase osciló entre 1 y 5 y 2 y 7 generaciones respectivamente.

#### 6) Cruzamientos de seis vías (30/150).

En la generación 17, los padres seleccionados en los dos cruzamientos de tres vías correspondientes a cada población sin-

TABLA 5

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION.

A) MEDIAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>1</u>	<u>3-4</u>	<u>7-8</u>
BA <sub>1</sub> <sup>3</sup>	9,90	9,30	8,50
BA <sub>2</sub> <sup>3</sup>	10,00	9,70	8,20
Promedio	9,95	9,50	8,35
BD <sub>1</sub> <sup>3</sup>	9,80	9,55	9,65
BD <sub>2</sub> <sup>3</sup>	9,90	9,10	8,90
Promedio	9,85	9,32	9,27
BSt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	12,10	11,70	10,60
BSt <sub>2</sub> <sup>3</sup>	11,30	10,60	10,50
Promedio	11,70	11,15	10,55
BS <sub>1</sub> <sup>3</sup>	9,30	9,05	8,95
BS <sub>2</sub> <sup>3</sup>	11,00	10,65	9,60
Promedio	10,15	9,85	9,27

TABLA 5

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION.

B) VARIANZAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>1</u>	<u>3-4</u>	<u>7-8</u>
BA <sub>1</sub> <sup>3</sup>	1,15	1,09	1,03
BA <sub>2</sub> <sup>3</sup>	2,06	1,73	1,31
Promedio	1,60	1,41	1,17
BD <sub>1</sub> <sup>3</sup>	1,51	1,15	0,72
BD <sub>2</sub> <sup>3</sup>	2,23	0,96	0,99
Promedio	1,87	1,05	0,85
BSt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,83	1,45	0,76
BSt <sub>2</sub> <sup>3</sup>	0,94	0,86	0,95
Promedio	0,88	1,15	0,85
BS <sub>1</sub> <sup>3</sup>	1,32	0,96	1,12
BS <sub>2</sub> <sup>3</sup>	0,89	1,18	1,08
Promedio	1,10	1,07	1,10

TABLA 5

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION.

C) COEFICIENTES DE VARIACION

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>1</u>	<u>3-4</u>	<u>7-8</u>
BA <sub>1</sub> <sup>3</sup>	10,8	11,2	12,0
BA <sub>2</sub> <sup>3</sup>	14,3	13,6	13,5
promedio	12,5	12,4	12,7
BD <sub>1</sub> <sup>3</sup>	12,5	11,2	8,8
BD <sub>2</sub> <sup>3</sup>	15,1	10,8	11,2
Promedio	13,8	11,0	10,0
BSt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	7,5	10,3	8,2
BSt <sub>2</sub> <sup>3</sup>	8,6	8,7	9,3
Promedio	8,0	9,5	8,7
BS <sub>1</sub> <sup>3</sup>	12,3	10,8	11,8
BS <sub>2</sub> <sup>3</sup>	8,6	10,1	10,8
Promedio	10,4	10,4	11,3

TABLA 5

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION.

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS <sup>(1)</sup>

Líneas	$h_3^2$	$h_5^2$
BA <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,07 ± 0,03	0,18 ± 0,05
BA <sub>2</sub> <sup>3</sup>	0,07 ± 0,10	0,16 ± 0,07
Promedio	0,07 ± 0,03	0,17 ± 0,04
BD <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,20 ± 0,05	0,12 ± 0,04
BD <sub>2</sub> <sup>3</sup>	0,27 ± 0,09	0,24 ± 0,06
Promedio	0,21 ± 0,04	0,15 ± 0,03
BSt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,07 ± 0,17	0,17 ± 0,07
BSt <sub>2</sub> <sup>3</sup>	0,34 ± 0,16	0,33 ± 0,08
Promedio	0,21 ± 0,12	0,24 ± 0,05
BS <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,16 ± 0,09	0,13 ± 0,04
BS <sub>2</sub> <sup>3</sup>	-0,04 ± 0,02	0,15 ± 0,07
Promedio	-0,05 ± 0,02	0,14 ± 0,04

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

tética, se aparearon en panmixia, obteniéndose una sola línea por población sintética (cruzamiento de seis vías en cuanto procede de las seis repeticiones seleccionadas) que se seleccionó con tamaño doble (30/150) e igual intensidad de selección que las anteriores.

Esta línea se mantuvo bajo selección en estirpe cerrada durante ocho generaciones (Periodo I) al cabo de las cuales se redujo su tamaño a un tercio, evaluándose 50 individuos de cada sexo de los que se seleccionaron 10 durante 13 generaciones más (Periodo II), al cabo de las cuales se dió por terminado el experimento.

Las medias, varianzas y coeficientes de variación de estas líneas se presentan en la Tabla 6 (a,b,c) en distintos momentos del proceso selectivo. Las curvas de selección correspondientes se presentan hasta la generación 25 (Periodo I) en las Figuras 3, 4, 5 y 6, y en su totalidad (Periodos I y II) en la Figura 7.

Todos los cruzamientos de seis vías respondieron a la selección, aunque muy lentamente, alcanzando una media de unas siete quetas al finalizar el Periodo I, con la excepción de la línea BSt<sup>6</sup>, cuya media final fue aproximadamente de nueve cerdas, lo cual es lógico, puesto que desde el primer momento su media fue más alta que la del resto, debido a una menor respuesta en las primeras generaciones.

A lo largo del Periodo II, la situación se mantuvo prácticamente estable en las líneas BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup> y BSt<sup>6</sup>, no obteniéndose en él ninguna ganancia selectiva adicional. La línea BS<sup>6</sup> sin embargo, presentó, a partir de la generación 29, una respuesta rápida que la condujo a una media final de 4,7 quetas. Cualquiera que fuese la causa genética a que pudiera obedecer esta respuesta retrasada, debe estar conectada con una disminución de la eficacia biológica de esta línea, tan drástica que en la generación 38 se extinguió debido a infertilidad total de los padres seleccionados.

En las varianzas se observa una tendencia ascendente en BD<sup>6</sup> y BSt<sup>6</sup> a lo largo del proceso, lo cual no se pone de manifiesto en BA<sup>6</sup> y BS<sup>6</sup>, en éstas las varianzas no muestran una ten-

TABLA 6

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (30/150), CRUZAMIENTO DE SEIS VIAS, DURANTE LA SELECCION.

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones				
	1	5-6	10-11	15-16	20-21
BA <sup>6</sup>	7,90	7,60	7,10	6,55	7,60
BD <sup>6</sup>	9,00	7,75	7,95	7,10	6,55
BSt <sup>6</sup>	10,40	10,00	9,85	9,35	-
BS <sup>6</sup>	9,10	8,05	8,40	7,00	4,70

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones				
	1	5-6	10-11	15-16	20-21
BA <sup>6</sup>	0,83	0,92	0,71	0,78	0,63
BD <sup>6</sup>	1,02	1,32	1,37	1,47	1,52
BSt <sup>6</sup>	0,54	0,61	0,63	1,30	-
BS <sup>6</sup>	0,69	1,79	1,06	1,38	0,98

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones				
	1	5-6	10-11	15-16	20-21
BA <sup>6</sup>	11,5	12,6	11,9	13,5	10,5
BD <sup>6</sup>	11,2	14,7	14,6	17,0	18,9
BSt <sup>6</sup>	7,1	7,8	8,1	12,0	-
BS <sup>6</sup>	9,1	16,6	12,2	16,9	21,0

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS (1)

Líneas	h <sup>2</sup>	
	h <sub>3</sub> <sup>2</sup>	h <sub>5</sub> <sup>2</sup>
BA <sup>6</sup>	0,04±0,06	0,12±0,03
BD <sup>6</sup>	0,27±0,08	0,27±0,05
BSt <sup>6</sup>	0,10±0,08	0,14±0,04
BS <sup>6</sup>	0,11±0,05	0,20±0,06

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección.  
Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972)

dencia clara. También en los coeficientes de variación encontramos la misma tendencia que la observada para las correspondientes varianzas.

Aunque los resultados de la selección en los cruzamientos de tres vías y en los de seis vías no son comparables directamente puesto que no disponemos de las líneas parentales (cruzamientos de tres vías) para hacer comparaciones contemporáneas con los de seis vías todas éstas sobrepasaron significativamente tanto a la media parental final como a la mejor línea parental en aquel momento y el tiempo requerido para ello fue de 2 a 4 generaciones (Tabla 8) (Figura 8).

En cuanto a las heredabilidades realizadas, (Tabla 6) son ligeramente inferiores cuando se calculan para tres generaciones de selección que para cinco, lo que indica cierto retraso en la presentación de las respuestas. La línea  $BD^6$  presenta una heredabilidad igual en ambos períodos y mayor que el resto de las líneas, lo cual pone de manifiesto una respuesta mayor y más uniforme en esta línea.

#### 7) Cruzamiento de orden superior ( $BADS^{13}$ ).

En la generación 21, en cada una de las líneas  $BA^6$ ,  $BD^6$  y  $BS^6$  se evaluaron 50 individuos de cada sexo seleccionándose, a partir de ellos, el 20%. Los 60 individuos seleccionados se cruzaron en panmixia, obteniéndose así una línea  $BADS^{18}$  (cruzamiento de dieciocho vías) que se seleccionó en estirpe cerrada durante 17 generaciones con tamaño 30 (30/150) para cada sexo, y proporción, por tanto, del 20%. Los parámetros se presentan en la Tabla 7.

La línea  $BADS^{18}$  reúne, de esta forma, toda la variación genética, utilizada por selección, procedente de la línea B y de las poblaciones Amherst, Dahomey y Stellenbosch.

La respuesta a la selección fue débil en un principio correspondiendo a una heredabilidad realizada baja, tanto para las tres como para las cinco primeras generaciones de selección. A partir de la generación sexta se produjo una respuesta retrasada y acelerada que llevó a la línea a una media de 4,95 quetas al finalizar las 17 generaciones de selección (Figura 7).

TABLA 7

PARAMETROS DE LA LINEA BADS<sup>18</sup> DURANTE LA SELECCION

	<u>Generaciones</u>			
	<u>1</u>	<u>5-6</u>	<u>10-11</u>	<u>16-17</u>
MEDIAS	7,80	7,10	5,55	4,98
VARIANZAS	1,63	1,51	1,31	1,54
C.V. (%)	16,4	17,3	20,7	25,0

HEREDABILIDAD REALIZADA<sup>(1)</sup>

<u><math>h^2_3</math></u>	<u><math>h^2_5</math></u>
0,11 ± 0,03	0,12 ± 0,03

(1) Calculada para 3 y 5 generaciones de selección.  
 Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972)

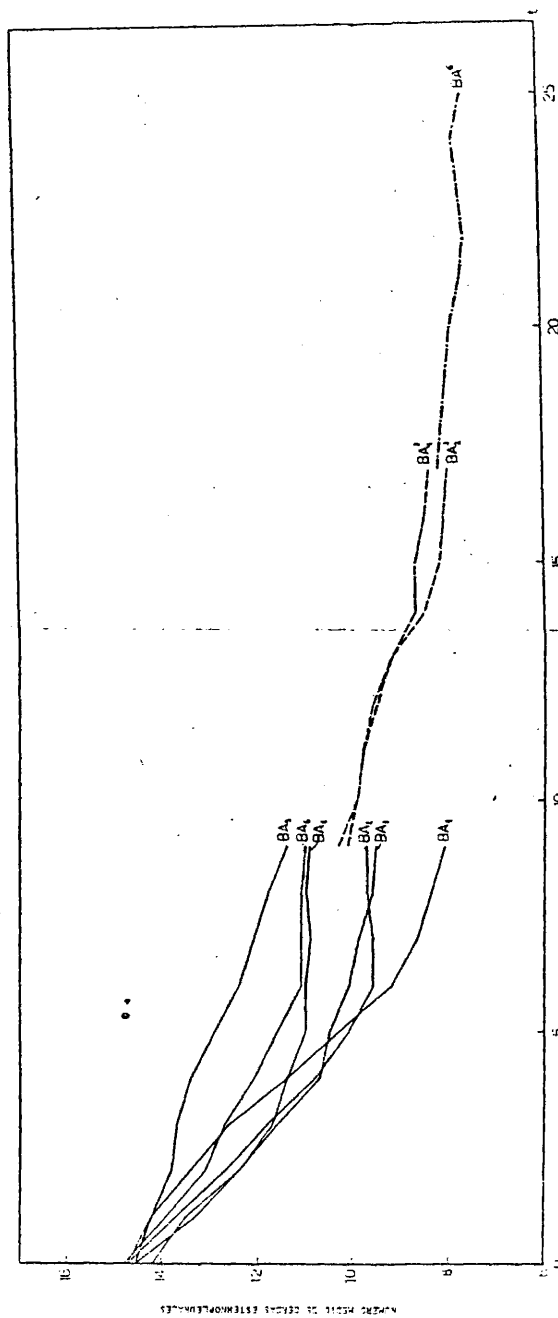


Figura 1.- Selección de la población sintética BA.

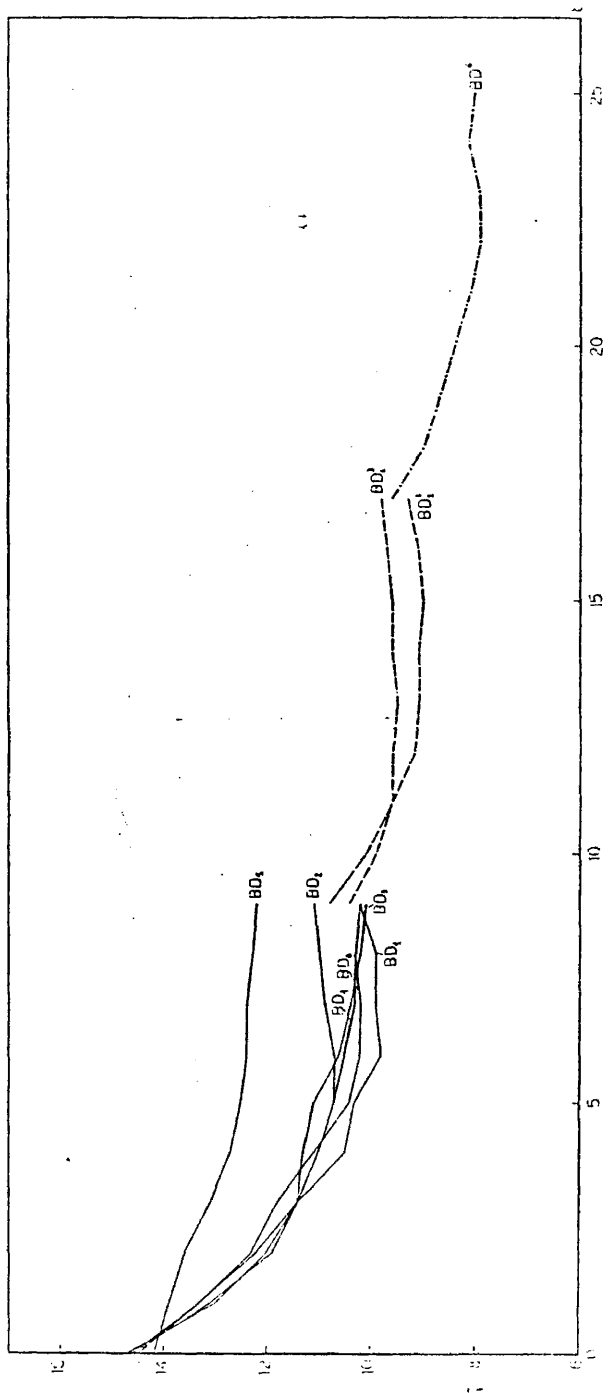


Figura 1.- Selección de la población sintética BD.

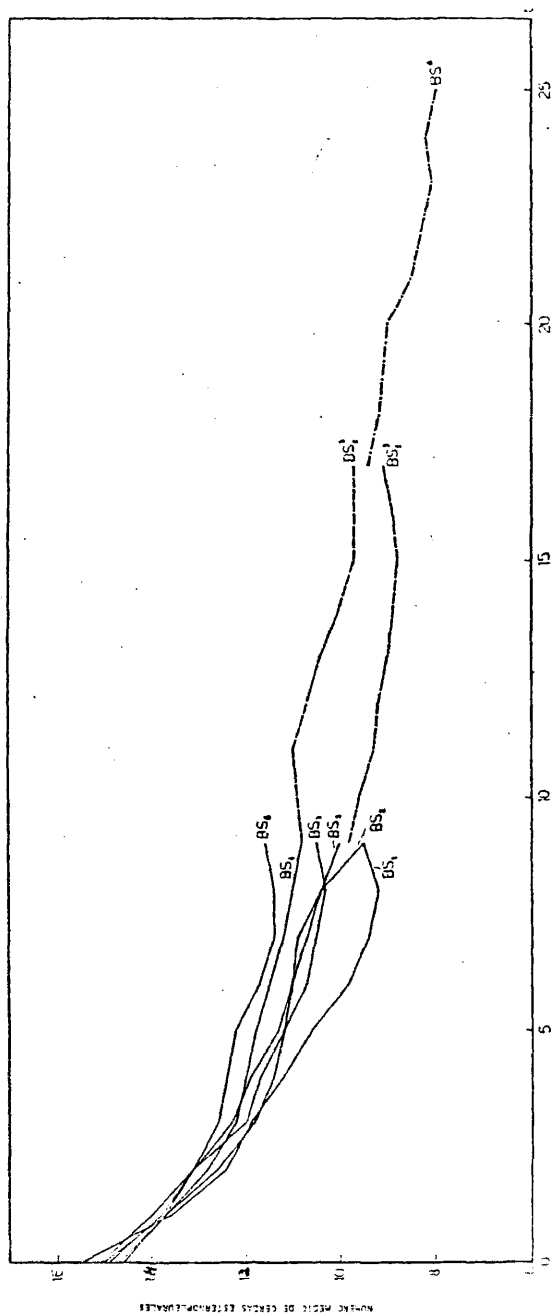


Figura 5.- Selección de la población sintética BS.

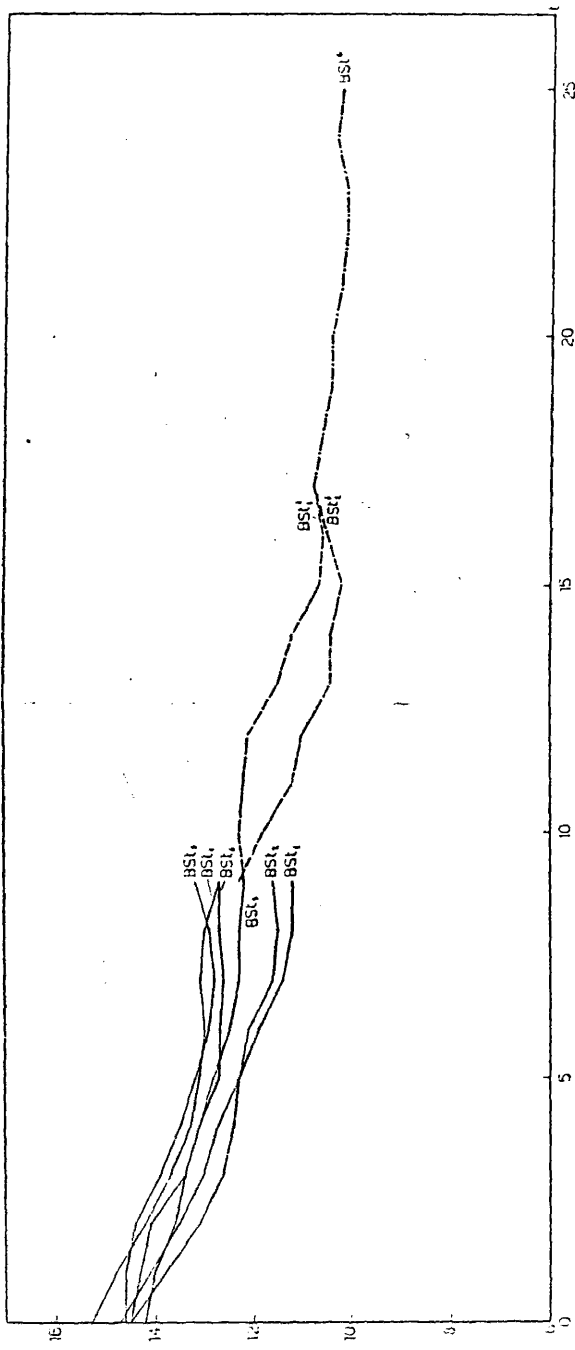


Figura b.- Selección de la población sintética BST.

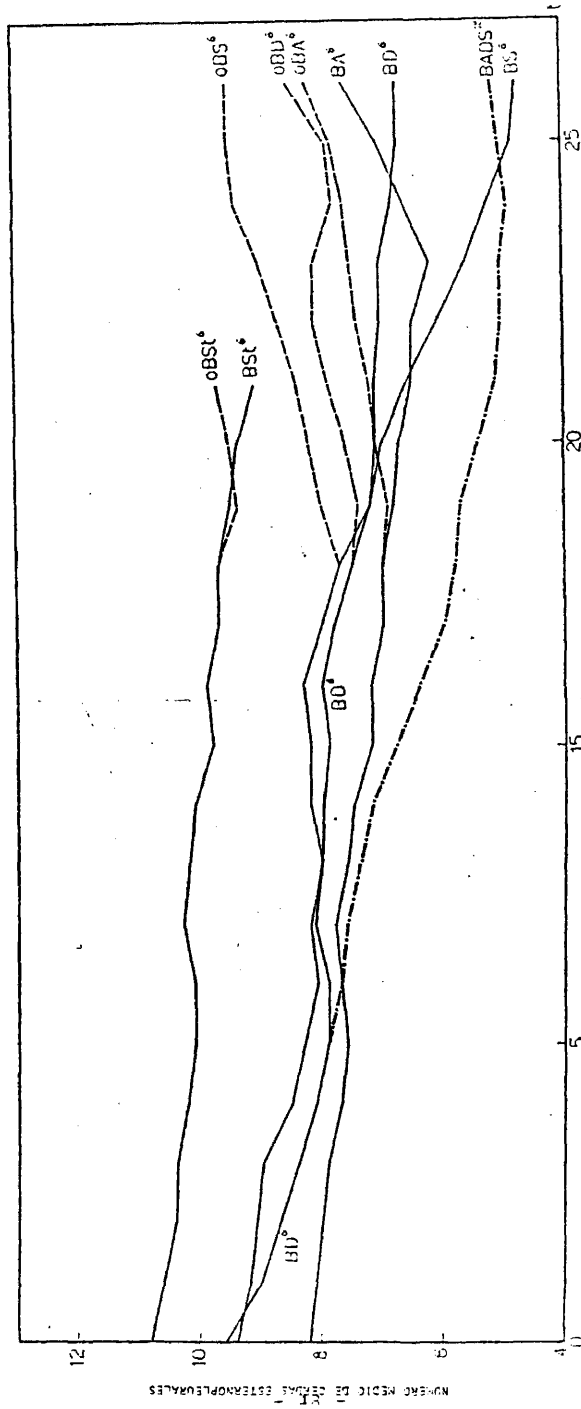


Figura 7.- Selección de los cruzamientos de seis vías GADS<sup>18</sup>.

TABLA 8

GANANCIAS OBTENIDAS POR SELECCION EN LAS LINEAS SINTETICAS PRODUCTO DEL CRUZAMIENTO ENTRE LINEAS PREVIAMENTE SELECCIONADAS.

Líneas	Número de generaciones necesarias para sobre- pasar a la media pa- rental	Ganancia final (nº de cerdas)	Número de generaciones necesarias para sobre- pasar a la mejor línea parental	Ganancia final (nº de cerdas)
BA <sup>3</sup> <sub>1</sub>	2	1,65	5	1,10
BA <sup>3</sup> <sub>2</sub>	2	2,20	7	0,20 NS
BD <sup>3</sup> <sub>1</sub>	1	0,83	2	0,40
BD <sup>3</sup> <sub>2</sub>	1	2,02	1	1,20
BSt <sup>3</sup> <sub>1</sub>	1-4	1,57	5	0,80
BSt <sup>3</sup> <sub>2</sub>	1	1,77	3	0,70
BS <sup>3</sup> <sub>1</sub>	1	1,07	3	0,30 NS
BS <sup>3</sup> <sub>2</sub>	4	1,23	5	0,70
BA <sup>6</sup>	2	1,35	2	1,20
BD <sup>6</sup>	2	2,70	2	2,40
BSt <sup>6</sup>	2-4	1,15	4	1,10
BS <sup>6</sup>	2	4,50	5	4,10
BADS <sup>18</sup>	8	1,07	-	-

Todas las ganancias finales que no están seguidas de las siglas NS son significativas (P < 0,05)

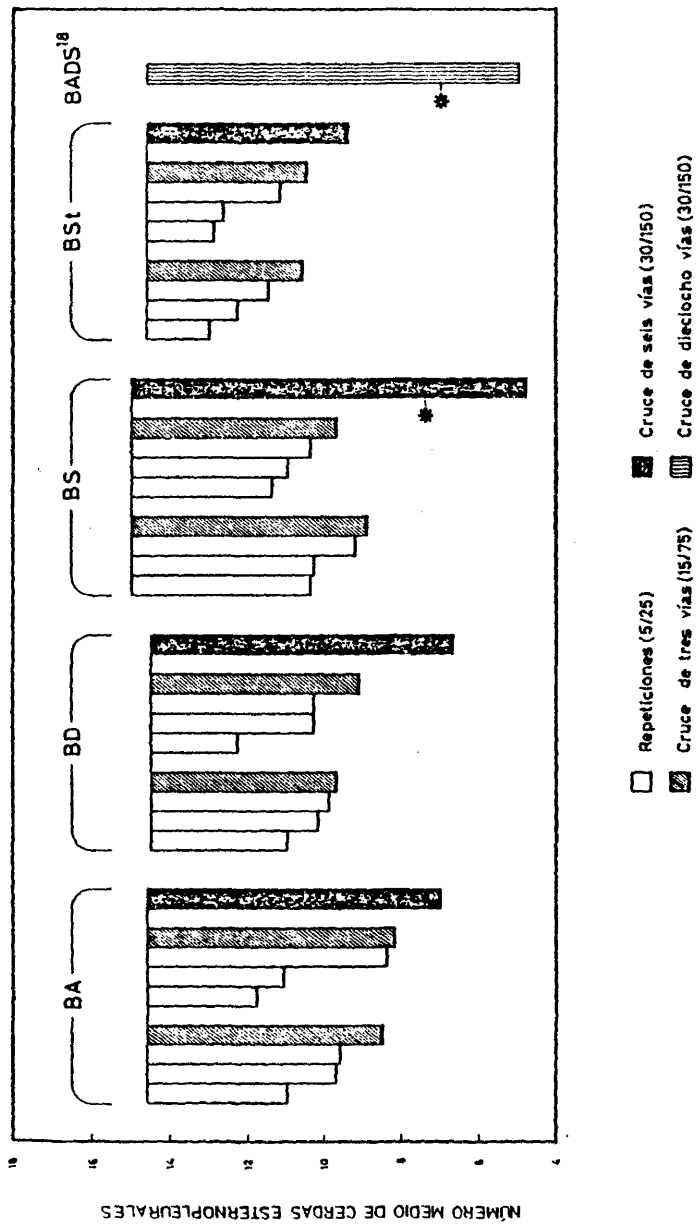


Figura 8.- Niveles alcanzados por las réplicas y sus cruces, al final del proceso de selección.

Esta medida final fue muy semejante a la alcanzada por la línea BS<sup>6</sup>, obteniéndose una ganancia de unas dos quetas respecto a las líneas BA<sup>6</sup> y BD<sup>6</sup>.

La varianza de la línea BADS<sup>18</sup> se mantuvo constante durante todo el proceso de selección. Como consecuencia de una disminución en las medias y de la uniformidad de las varianzas, los coeficientes de variación aumentaron a lo largo de las 17 generaciones de selección.

#### 8) Relajación de la selección en los cruzamientos de seis vías.

En todos los cruzamientos de seis vías, correspondiente cada uno de ellos a una de las cuatro poblaciones sintéticas, se relajó la selección en la generación 25, después de haberla practicado en dichas líneas durante ocho generaciones.

A partir de este momento se evaluaron 50 individuos de cada sexo por línea y generación durante ocho generaciones. Los parámetros de las líneas relajadas se presentan en la Tabla 9 y la evolución de sus medias en la Figura 9.

En ningún caso se produjo cambio significativo en las medias de las líneas. Esto se refleja en los valores de los coeficientes de regresión de media sobre número de generaciones de relajación (Tabla 9), todos ellos muy pequeños e insignificantes ( $p > 0,05$ ).

En cuanto a las varianzas y coeficientes de variación, se mantuvieron constantes durante todo el proceso de relajación.

#### 9) Selección en sentido opuesto.

Una vez transcurridas 30 generaciones de selección para bajo número de quetas esternopleurales, contadas a partir del comienzo del experimento, se evaluaron 50 individuos de cada sexo en cada uno de los cruzamientos de seis vías, a partir de los cuales se practicó selección en sentido opuesto (aumento del número de quetas) durante ocho generaciones, con proporción 20% y tamaño 10 (10/50).

TABLA 9

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS, CRUZAMIENTO DE SEIS VIAS,  
DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION.

A) MEDIAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	0	3-4	7-8
rBA <sup>6</sup>	7,70	7,60	7,35
rBD <sup>6</sup>	8,00	7,80	7,55
rBSt <sup>6</sup>	10,30	9,90	9,75
rBS <sup>6</sup>	8,20	8,60	8,30

B) VARIANZAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	0	3-4	7-8
rBA <sup>6</sup>	1,03	1,10	0,74
rBD <sup>6</sup>	0,83	0,98	1,12
rBSt <sup>6</sup>	0,98	0,67	0,70
rBS <sup>6</sup>	1,30	0,98	1,11

C) COEFICIENTES DE VARIACION

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	0	3-4	7-8
rBA <sup>6</sup>	13,2	13,8	11,7
rBD <sup>6</sup>	11,4	12,7	13,9
rBSt <sup>6</sup>	9,6	8,3	8,4
rBS <sup>6</sup>	13,9	11,5	12,3

D) COEFICIENTES DE REGRESION DE RESPUESTA SOBRE NUMERO  
DE GENERACIONES DE RELAJACION.

<u>Líneas</u>	<u>b ± E.T. (b)</u>
rBA <sup>6</sup>	-0,006 ± 0,03
rBD <sup>6</sup>	-0,004 ± 0,03
rBSt <sup>6</sup>	-0,044 ± 0,01
rBS <sup>6</sup>	-0,034 ± 0,02

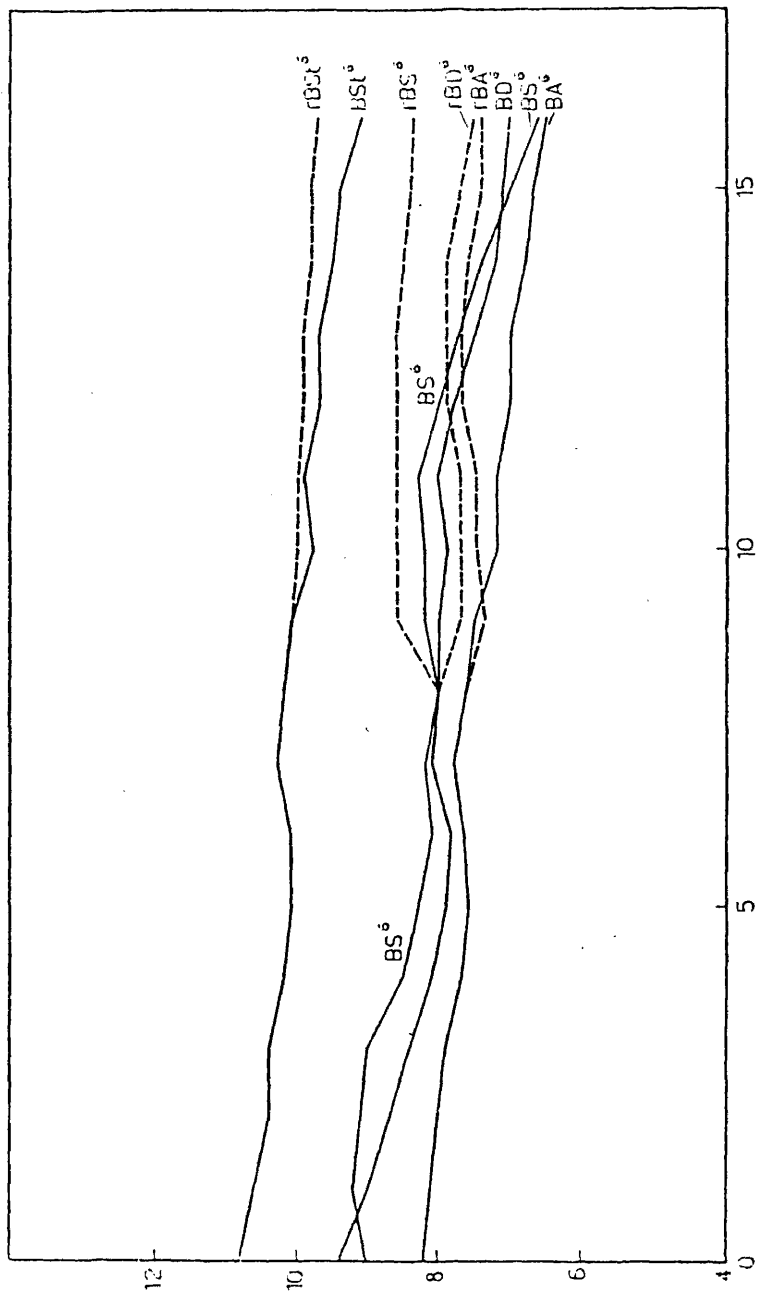


Figura 9.- Respuesta a la relajación de los cruzamientos de seis vías.

En la línea BSt, la selección en sentido opuesto sólo se practicó durante cuatro generaciones.

Los parámetros de estas líneas se presentan en la Tabla 10 , y las curvas de selección correspondientes, en la Figura 7.

La respuesta a la selección fue positiva en las cuatro líneas aunque débil, correspondiendo a heredabilidades y coeficientes de regresión de media sobre generaciones de selección, de escasa magnitud (Tabla 11 ).

Tanto las varianzas como los coeficientes de variación se mantuvieron estables a lo largo de todo el proceso de selección.

El comportamiento de la línea BS<sup>6</sup> fue diferente al de las otras tres. La selección en sentido opuesto en esta línea comenzó cuando ya se había producido la respuesta retrasada y acelerada para bajo número de quetas, como consecuencia de ello, la línea experimentó una mayor respuesta a la selección en sentido contrario que el resto de las líneas consideradas.

#### 10) Análisis cromosómico.

En la generación 28, se estimaron los efectos de sustitución de los cromosomas II y III con respecto al número de quetas. Estas estimas se realizaron en los cruzamientos de seis vías cuando estas líneas llevaban 11 generaciones de selección para bajo número de quetas y antes de que se produjera la respuesta retrasada en la línea BS<sup>6</sup>.

En cada uno de los 16 cruzamientos practicados entre las cuatro líneas, se obtuvieron los efectos mínimo-cuadráticos correspondientes a las cuatro clases genotípicas posibles (Silvestre, Pm, Sb y PmSb). Se llevaron a cabo los pertinentes análisis de varianza de los datos obtenidos, no resultando significativamente diferentes de cero ( $p > 0,05$ ) ninguno de los 16 efectos de interacción calculados, por esta razón, solamente se presentan en la Tabla 12 los efectos autosómicos correspondientes a cada cruzamiento, todos ellos significativamente diferentes de cero.

TABLA 10

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTEICAS, CRUZAMIENTO DE SEIS VIAS,  
DURANTE LA SELECCION EN SENTIDO CONTRARIO.

A) MEDIAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>3-4</u>	<u>7-8</u>
oBA <sup>6</sup>	6,80	7,20	7,95
oBD <sup>6</sup>	7,50	7,95	8,10
oBSt <sup>6</sup>	9,50	9,70	-
oBS <sup>6</sup>	7,70	8,40	9,55

B) VARIANZAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>3-4</u>	<u>7-8</u>
oBA <sup>6</sup>	0,51	0,68	0,84
oBD <sup>6</sup>	1,36	0,96	1,04
oBSt <sup>6</sup>	0,82	0,86	-
oBS <sup>6</sup>	1,14	0,90	0,86

C) COEFICIENTES DE VARIACION

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>3-4</u>	<u>7-8</u>
oBA <sup>6</sup>	10,5	11,4	11,5
oBD <sup>6</sup>	15,5	12,3	12,6
oBSt <sup>6</sup>	9,5	9,6	-
oBS <sup>6</sup>	13,9	11,3	9,7

TABLA 11

COEFICIENTES DE REGRESION DE RESPUESTA SOBRE NUMERO DE GENERACIONES DE SELECCION, Y HEREDABILIDADES REALIZADAS DURANTE LAS TRES PRIMERAS GENERACIONES DE SELECCION, DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS SELECCIONADOS EN SENTIDO CONTRARIO.

<u>Líneas</u>	<u><math>b \pm E.T. (b)</math></u>	<u><math>h^2 \pm E.T. (h^2) (1)</math></u>
oBA <sup>6</sup>	0,16 $\pm$ 0,02	0,16 $\pm$ 0,06
oBD <sup>6</sup>	0,12 $\pm$ 0,04	0,15 $\pm$ 0,13
oBS <sup>6</sup>	0,25 $\pm$ 0,02	0,48 $\pm$ 0,55
oBSt <sup>6</sup>	0,09 $\pm$ 0,09	0,08 $\pm$ 0,08

(1) Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

A partir de los efectos se estimaron:

- Las diferencias entre líneas. Representamos por (A-D) la diferencia entre los efectos de la línea BA = A y la línea BD = D.

- Los efectos globales de heterosis. Para las dos líneas antes citadas los representamos por AD.

- El grado de heterosis representado como  $D_{AD}$ .

(A-D), (AD) y ( $D_{AD}$ ) se estimaron por cromosoma obteniéndose los resultados expuestos en la Tabla 13.

Los valores del grado de heterosis de 0, 0,5 y mayores de 0,5 corresponden respectivamente a situaciones de aditividad, dominancia completa y sobredominancia para el cromosoma entero. Dominancia, en el contexto de este experimento, indica que los recesivos son favorables para la disminución del número de quetas esternopleurales.

A efectos prácticos, y con excepción del cromosoma III de la línea BD<sup>6</sup>, ni las diferencias entre líneas ni los efectos hetéroticos correspondientes son, en general, significativamente diferentes de cero ( $p < 0,05$ ). En esta situación, las magnitudes estimadas del grado de heterosis no tienen demasiado sentido, las damos a título puramente informativo.

El cromosoma III de la línea BD<sup>6</sup> disminuye considerablemente el número de quetas en sus portadores. Aunque la magnitud global de la heterosis, correspondiente a dicho cromosoma, resulte siempre significativamente diferente de cero ( $p < 0,05$ ), el grado de heterosis, a pesar del elevado error de la estima, indica siempre la presencia de efectos de dominancia incompleta débiles.

#### 11) Análisis dialélico.

Después de 12 generaciones de selección en los cuatro cruzamientos de seis vías, se realizaron análisis en éstas mediante un diseño dialélico en el que se llevaron a cabo los 16 cruzamientos posibles, repitiéndose cada uno de ellos cuatro

TABLA 12

ESTIMAS DE LOS EFECTOS DE LOS CROMOSOMAS II y III SOBRE  
EL NUMERO DE QUETAS CON RESPECTO A LA CEPA MARCADORA PmSb

CROMOSOMA

	II				III			
	BA <sup>6</sup>	BD <sup>6</sup>	BSt <sup>6</sup>	BS <sup>6</sup>	BA <sup>6</sup>	BD <sup>6</sup>	BSt <sup>6</sup>	BS <sup>6</sup>
♀								
♂								
BA <sup>6</sup>	1,35	1,21	1,51	1,32	0,55	0,43	1,08	0,62
BD <sup>6</sup>	0,91	0,77	0,98	0,95	1,96	2,68	1,50	1,80
BSt <sup>6</sup>	0,99	0,94	1,27	0,71	0,91	1,15	1,23	1,16
BS <sup>6</sup>	1,46	0,91	1,31	0,66	1,08	0,91	0,96	0,73

<u>Grado de significación</u>	<u>p &lt; 0,05</u>	<u>p &lt; 0,01</u>
Efecto > 0	0,33	0,44
Diferencia entre dos efectos > 0	0,47	0,62

TABLA 13

COMPARACIONES ENTRE LAS ESTIMAS DE LOS EFECTOS CROMOSOMICOS DE PAREJAS DE LINEAS (ej. notación  $BA^6 = A$ )

Comportamiento en estirpe cerrada (ej. A-D), magnitud de la heterosis (ej. AD) y grado de heterosis (ej.  $D_{AD}$ ).

Cromosoma	D-A	DA	$D_{DA}$	D-S	DS	$D_{DS}$	D-St	DSt	$D_{DSt}$
II	0,88	0	0	-0,15	0,21	1,5	0,46	-0,06	0,1
III	-3,66	-0,42	0,1	-2,84	-0,35	0,1	-1,80	-0,63	0,3
E.T.	0,34	0,17		0,34	0,17		0,34	0,17	

Cromosoma	A-S	AS	$D_{AS}$	A-St	ASt	$D_{ASt}$	S-St	SSt	$D_{SSt}$
II	-0,55	0,38	0,7	-0,60	0,06	0,1	0,01	0,04	5,0
III	0,64	0,21	0,3	0,51	0,10	0,2	0,70	0,08	0,1
E.T.	0,34	0,17		0,34	0,17		0,34	0,17	

veces y evaluándose 10 individuos de cada sexo por celdilla y repetición. En esta generación, fue cuando la línea BS<sup>6</sup> empezó a manifestar su respuesta tardía y acelerada a la selección.

El análisis se efectuó según el modelo de Hayman (1954) y se evaluaron los efectos aditivos (a), dominantes (b), maternos (c) y residuales (d).

Los resultados se presentan en la Tabla 14 para cada repetición por separado y para el conjunto de todas ellas.

En las cuatro repeticiones, sólo los efectos aditivos (a) parecen ser de forma consistente significativamente diferentes de cero ( $p < 0,05$ ). En el análisis global, tanto los efectos aditivos (a) como los maternos (c) resultaron significativos tanto frente a los cuadrados medios de sus correspondientes interacciones como frente al de la interacción entre repeticiones. En este caso, la existencia de efectos aditivos debe contrastarse frente al cuadrado medio de dichos efectos maternos (Wear-den, 1964), resultando ser de nuevo significativos.

Eliminando la línea BSt, cuyas diferencias con las demás son obvias, se volvió a llevar a cabo el análisis dialélico cuyos resultados se exponen en la Tabla 15 para las cuatro repeticiones por separado y para el conjunto de ellas.

Sólo en una de las cuatro repeticiones aparecieron los efectos aditivos y los dominantes significativamente diferentes de cero ( $p < 0,05$ ), pero en el análisis conjunto, los efectos maternos resultaron significativos al comparar sus cuadrados medios con los de sus correspondientes interacciones o con el de la interacción entre repeticiones. En esta situación, el contraste correspondiente a los efectos aditivos es el que resulta de la comparación entre su cuadrado medio y el de los efectos maternos medios, comparación que no resulta ser significativamente diferente de cero ( $p > 0,05$ ).

Los resultados obtenidos deben considerarse únicamente como indicativos ya que se cuenta en el análisis con muy pocos grados de libertad.

Parecen existir grandes semejanzas entre las líneas BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup> y BS<sup>6</sup> distintas a su vez a la BSt<sup>6</sup>. Estas diferencias genéticas parecen deberse a loci aditivos.

TABLA 14

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS

(a) Análisis de las cuatro repeticiones por separado.

Fuente	<u>g.l.</u>	<u>C.M. 1</u>	<u>C.M. 2</u>	<u>C.M. 3</u>	<u>C.M. 4</u>
a	3	3,281*	2,105*	2,667*	2,514*
b	6	0,146	0,069	0,183*	0,199
c	3	0,072	0,392	0,283*	0,294
d	3	0,017	0,085	0,013	0,244

(b) Análisis conjunto de las cuatro repeticiones

Fuente	<u>g.l.</u>	<u>C.M.</u>
a	3	10,138*
b	6	0,306
c	3	0,944*
d	3	0,098
Repeticiones (R)	3	0,017
R x a	9	0,143
R x b	18	0,097
R x c	9	0,032
R x d	9	0,087
Interacción entre repeticiones	15	0,274

\*  $P < 0,05$

TABLA 15

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS BA<sup>6</sup>, BD<sup>6</sup>  
Y BS<sup>6</sup>.

(a) Análisis de las cuatro repeticiones por separado.

Fuente	g.l.	C.M. <sub>1</sub>	C.M. <sub>2</sub>	C.M. <sub>3</sub>	C.M. <sub>4</sub>
a	2	1,189*	0,096	1,042	0,886
b	3	0,270*	0,014	0,271	0,135
c	2	0,020	0,038	0,139	0,015
d	1	0,0004	0,002	0,034	0,350

(b) Análisis conjunto de las cuatro repeticiones.

Fuente	g.l.	C.M.
a	2	2,509
b	3	0,411
c	2	0,166*
d	1	0,459
Repeticiones (R)	3	0,016
R x a	6	0,235
R x b	9	0,111
R x c	6	0,015
R x d	3	0,113
Interacción entre repeticiones	8	0,355

\*  $p < 0,05$

## DISCUSION

Tanto las medias iniciales como la respuesta a la selección de las poblaciones sintéticas BA, BD y BS fueron muy semejantes. En las repeticiones iniciales, las tres poblaciones respondieron rápidamente durante las cinco primeras generaciones de selección estabilizándose gradualmente la media a continuación. La respuesta total de los cruzamientos de tres vías fue aproximadamente un 25% de la obtenida en las repeticiones iniciales, pero en todos los casos se sobrepasó la media alcanzada por las líneas parentales correspondientes. En cuanto a los cruzamientos de seis vías, tanto en comportamiento como en la ganancia obtenida fueron muy similares a los cruzamientos de tres vías, sobrepasando asimismo a las líneas parentales en todos los casos.

El 75% de la respuesta total, considerando ésta como la diferencia entre la media inicial y la de la última generación de selección de los cruzamientos de seis vías, se obtuvo en las cinco primeras generaciones de selección.

En el caso concreto de la línea BS<sup>6</sup> se observó una respuesta retrasada acelerada a partir de la generación 29, que la condujo a una media final de 4,7 quetas y que supuso una ganancia de 2,3 quetas.

En cuanto al cruzamiento de orden superior BADS<sup>18</sup>, la respuesta fue pequeña en las cinco primeras generaciones de selección pero después se produjo una respuesta acelerada que supuso una ganancia de aproximadamente 2,2 quetas y que puede estar relacionada con el comportamiento semejante en la línea BS<sup>6</sup>, llegando al mismo límite que ésta al final del proceso de selección. Respuestas de este tipo han ocurrido con frecuencia en experimentos de selección en *Drosophila* para sistemas de quetas esternopleurales y abdominales (CLAYTON, MORRIS y ROBERTSON, 1957; LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973a; MADALENA y ROBERTSON, 1975) y pueden ser atribuidas a distintas causas: recesivos favorables a frecuencia baja en la población base, recombinantes poco frecuentes favorables a la dirección de la selección prac-

ticada, mutación, modificaciones del fondo genético, etc.; descartamos la contaminación puesto que en nuestro laboratorio no existían en ese momento poblaciones con una media de quetas tan baja. En general, estas respuestas aceleradas suelen ir acompañadas de un descenso de eficacia biológica y, en algunos casos, ha podido comprobarse que se deben a la presencia de letales que, en heterocigosis, presentan un efecto pleiotrópico favorable a la dirección de la selección practicada. Sabemos que este tipo de letales existen en nuestra línea B (Prof. A. ROBERTSON, comunicación personal). En cualquier caso, la ocurrencia de estos fenómenos tardíos e imprevisibles sólo afecta a la comparación de poblaciones en el sentido de introducir en ella un ruido de fondo mayor.

La semejanza de los comportamientos de las líneas BS<sup>6</sup> y BADS<sup>6</sup> sugiere una causa común, ya que BS<sup>6</sup> es una de las líneas parentales de BADS<sup>18</sup>; lo que ya no puede afirmarse es cual de las dos componentes de BS<sup>6</sup> es responsable, pues tanto la población Stellenbosch como la línea B poseían variación deletérea (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973b) pero, sin embargo, la línea BS<sup>6</sup> no parecía contener este tipo de variación en relación con el número de quetas, como indica la estabilidad de la media en la línea relajada pocas generaciones antes de que se presentara la respuesta retrasada.

En cuanto a la población sintética BSt, la respuesta a la selección fue menor que la obtenida en las otras tres poblaciones, siendo también más bajos los parámetros (media, varianza y heredabilidad) medidos en la población base Stellenbosch. Esta menor respuesta puede ser debida, en parte, a que esta población se mantuvo en botellas durante dos años antes del comienzo de este experimento y, en estas condiciones, aumenta la endogamia perdiéndose parte de la variabilidad genética; fenómenos semejantes de pérdida de variabilidad en poblaciones mantenidas en botellas han sido observados por CLAYTON y ROBERTSON (1955, 1964) y LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a).

Las varianzas fenotípicas disminuyeron en las repeticiones iniciales a un 68% de su valor inicial al finalizar el proceso de selección de estas líneas; el 85% de esta disminución se alcanzó en las cinco primeras generaciones de selección. En los cruzamientos de tres vías, las varianzas muestran un descenso muy débil re-

presentando éste tan sólo el 16% de la disminución observada en las repeticiones iniciales. Tanto en los cruzamientos de seis vías como en el cruzamiento de orden superior BADS<sup>18</sup>, el valor de las varianzas se mantiene constante en el tiempo.

A lo largo de todo el proceso selectivo, la disminución de la varianza fenotípica es de un 60%, habiéndose alcanzado el 80% de esta disminución en las cinco primeras generaciones de selección de las repeticiones iniciales.

Considerando que la varianza ambiental permanece constante a lo largo de la selección y en ausencia de epistasia e interacción genotipo-ambiente, en el modelo infinitesimal (BULMER, 1971), se puede predecir un descenso en la varianza aditiva de un carácter sujeto a selección. Para una heredabilidad de 0,4 y una proporción seleccionada del 20%, la reducción esperada de la varianza fenotípica inicial es de alrededor del 9% en el proceso de selección.

En nuestro caso, la reducción del 60% es mucho mayor que la esperada según el modelo infinitesimal, ello puede ser debido a que el número de loci implicados en la determinación del carácter sea pequeño y, por tanto, de efecto considerable -ROBERTSON (1967) en un estudio de la población Kaduna, calcula que éste puede ser del orden de 10 loci- y/o existencia de ligamiento- MCPHEE y ROBERTSON (1960), en experimentos de selección han señalado la existencia de ligamiento con respecto a los loci que determinan la variabilidad genética de este carácter.

Los coeficientes de variación experimentan modificaciones ligeras como consecuencia de la evolución que siguen las medias y varianzas. En las repeticiones iniciales disminuyeron ligeramente durante las cinco primeras generaciones como consecuencia de un descenso más brusco en las varianzas que en las medias. En los cruzamientos de tres y seis vías se mantienen constantes, excepto en la línea BS<sup>6</sup> que experimenta un aumento, al producirse la respuesta acelerada, como consecuencia de la brusca disminución de la media. En la línea BADS<sup>18</sup> también se observa un aumento en las últimas generaciones como consecuencia de la respuesta retrasada acelerada.

El límite práctico a la selección se alcanzó en los cuatro tipos de líneas. En todos los casos, el límite alcanzado por un

determinado cruzamiento fue superior al de sus líneas parentales.

Al analizar la naturaleza del límite debemos tener en cuenta:

- Que la selección se practicó a tres tamaños distintos para evitar, en lo posible, que el límite alcanzado fuera un artificio del tamaño de población utilizado.
- Que el esquema de subdivisión es más eficaz, a la hora de fijar alelos recesivos a frecuencia baja favorables a la dirección de la selección practicada, que otro esquema de selección en el que no exista subdivisión (MA-DALENA y HILL, 1972).
- Que al relajar la selección en los cruzamientos de seis vías no hubo variación de la media en las ocho generaciones que se mantuvieron en relajación.
- Que la selección en sentido opuesto de estos cruzamientos elevó la media débilmente, consiguiendo una ganancia de alrededor de una queta en ocho generaciones.

Por todo ello, creemos que la situación genética de las poblaciones sintéticas, al finalizar el proceso de selección, es de agotamiento de la variabilidad genética.

En el límite, ninguna de las líneas, ni aún las BS<sup>6</sup> y BADS<sup>18</sup> después de la respuesta retrasada acelerada, superó, ni siquiera igualó, el límite establecido por la línea B. El hecho de que las poblaciones sintéticas no igualasen a su mejor parental indica que, los letales con efecto sobre el número de quetas existentes en la línea B (Prof. A. ROBERTSON, comunicación personal), probablemente se perdiesen en las poblaciones sintéticas durante las 12 generaciones que precedieron al proceso de selección. Pero, si esto es así, sería de esperar que las líneas igualasen o superasen el nivel que alcanzó la línea B al relajar la selección. Ninguna de las líneas, a excepción de la BS<sup>6</sup> y BADS<sup>18</sup> después de la respuesta retrasada, superó este límite, siendo ligeramente superiores sus medias finales (aproximadamente 0,5 quetas en BA, BD y BS y 3 quetas en el caso de BSt que durante todo el proceso se mantuvo distanciada de las demás).

Al no haberse superado el límite impuesto por la línea B, no podemos hablar de una introducción de material genético en ella

procedente de las poblaciones Amherst, Dahomey y Stellenbosch. Por tanto no parece que estas poblaciones sean distintas genéticamente, en cuanto a alelos segregando para el carácter estudiado, que las poblaciones Kaduna y Pacific de las que procede la línea B, al menos dentro de los límites impuestos por los tamaños de población utilizados en el presente trabajo.

Lo anterior, no excluye diferencias entre las poblaciones Amherst, Dahomey y Stellenbosch pero estas diferencias, si las hay, no deben ser muy importantes ya que:

- El límite alcanzado por las poblaciones sintéticas es muy similar así como la velocidad de respuesta.
- El cruzamiento de orden superior BADS<sup>18</sup> presenta, antes de producirse la respuesta retrasada, una respuesta muy débil.
- El análisis dialéctico de los cruzamientos de seis vías no pone de manifiesto diferencias genéticas entre ellas.

La única evidencia que tenemos, en cuanto a la presencia de diferencias entre estas poblaciones, proviene del análisis cromosómico de los cruzamientos de seis vías en el que se pudieron detectar diferencias entre el efecto del cromosoma III de BD y los de las demás líneas. Los parámetros (media, varianza y heredabilidad) de la población base Dahomey tienen un valor más alto que los de las poblaciones Amherst y Stellenbosch, pero ello puede deberse a diferencias en frecuencias génicas y no a la presencia de alelos distintos, en los loci que rigen la expresión del carácter, en estas poblaciones.

No hemos encontrado diferencias entre poblaciones recientemente recolectadas y las que llevaban largo tiempo mantenidas en cajas de población en condiciones de laboratorio, si bien, la menor respuesta de BSt puede ser debida a que la población Stellenbosch (St) se mantuvo en botellas, como hemos comentado anteriormente y, como consecuencia, hubiera perdido variabilidad genética, fenómeno que no parece haber ocurrido en la misma medida con la población Stellenbosch mantenida en cajas. Es interesante subrayar que las diferencias cualitativas encontradas por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b) entre esta población y Kaduna y Pacific, ya no aparecen en nuestro trabajo, esto puede deberse a la pérdida de los alelos correspon-

dientes durante el período de mantenimiento en el laboratorio. El proceso de domesticación llevó pues consigo, una pérdida de variación genética como indica también la disminución de la heredabilidad detectada en esta población a medida que aumenta su estancia en el laboratorio.

La pérdida de variabilidad en estas condiciones, ha sido descrita con respecto a polimorfismos bioquímicos (POWELL, 1971; McDONALD y AYALA, 1974), genes letales (ALAHOTIS, 1976) e inversiones cromosómicas (ANDERSON, DOBZHANSKY y PAWLOVSKY, 1972) en *Drosophila*, fenómeno que se amplía ahora a los loci que rigen un carácter cuantitativo.

Podemos resumir pues, que las poblaciones comparadas en este experimento, Kaduna, Pacific, Amherst, Dahomey y Stellenbosch, son muy semejantes y que esta última ha perdido lo que antes la hacía diferente. En este grupo estaría incluida también la población Cambera puesto que LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b) no encontraron diferencias entre ella y Kaduna y Pacific.

EXPERIMENTO II

## MATERIAL Y METODOS

### 1. MATERIAL

#### 1.1. Material biológico y condiciones de laboratorio

Descrito en el apartado 1.1. del capítulo correspondiente del Experimento I.

#### 1.2. Poblaciones utilizadas

Hemos utilizado cuatro poblaciones de Drosophila melanogaster, dos de ellas recientemente recolectadas, Draytons (Dr) y Carboneras (Cr) y las otras dos con larga historia de permanencia en condiciones de laboratorio, Vallecas (V) y Prat de Llobregat (Pt).

- Draytons (Dr): La población fue recolectada en Australia a mediados de 1974 por el Dr. B. Sheldon (C.S.I.R.O.) con una muestra inicial de más de 500 hembras.
- Carboneras (Cr): Población capturada en Almería a finales de 1974 por el Dr. E. Torroja (C.S.I.C.) con una muestra inicial de más de 500 hembras.
- Vallecas (V): Proviene de una población recogida en Madrid en 1967 por el Dr. E. Torroja, con una muestra inicial de unos 1.500 adultos de ambos sexos, y mantenida en una caja de población en el Departamento de Genética de Poblaciones del C.S.I.C. de Madrid.
- Prat de Llobregat (Pt): Fue recolectada en Barcelona en 1965 por el Dr. A. Prevosti. La muestra inicial fue de unas 100 hembras y la población se mantuvo desde entonces en cajas de laboratorio a 25°C en el Departamento de Genética de la Universidad de Barcelona.

#### 1.3. La línea seleccionada (M)

Descrita por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a) con el nombre de KPS<sup>21</sup>, la denominaremos M en nuestro trabajo. Proviene,

al igual que la línea B, de las poblaciones Kaduna y Pacific.

Al comenzar este experimento había sido seleccionada durante 100 generaciones para bajo número de quetas esternopleurales, alcanzando una media final estable (4-4,5 quetas) al cabo de las diez primeras (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973a). En la generación 87, se practicaron relajación de la selección y selección en sentido opuesto, ambas durante 14 generaciones, evaluándose 25 individuos por sexo y generación con intensidad de selección del 20% en la línea seleccionada.

En este experimento se practicaron 29 generaciones de selección en la línea M con proporción seleccionada 5/25 para cada sexo, al cabo de las cuales se extinguió por infertilidad total de los padres seleccionados.

## 2. METODOS EXPERIMENTALES

### 2.1. Formación de las poblaciones sintéticas.

La línea M se cruzó con cada una de las poblaciones Draytons (Dr), Carbonera (Cr), Vallecas (V) y Prat de Llobregat (Pt) dando lugar a las poblaciones sintéticas MDr, MCr, MV y MPt respectivamente. La formación de estas poblaciones se hizo según el diseño expuesto en el Experimento I (apartado 2.1. del capítulo correspondiente).

### 2.2. Diseño del experimento de selección.

En la Figura 10 se presenta esquemáticamente. La clave utilizada es la misma detallada en el capítulo correspondiente del Experimento I.

De cada una de las poblaciones sintéticas se extrajeron seis muestras al azar ( $MX_{1-6}$ ) en la generación  $F_2$ , de tamaño 25 individuos de cada sexo. Estas seis muestras constituyeron la generación cero a partir de la cual se practicó selección, con proporción 5/25 de cada sexo, durante 15 generaciones al cabo de las cuales la respuesta fue prácticamente nula.

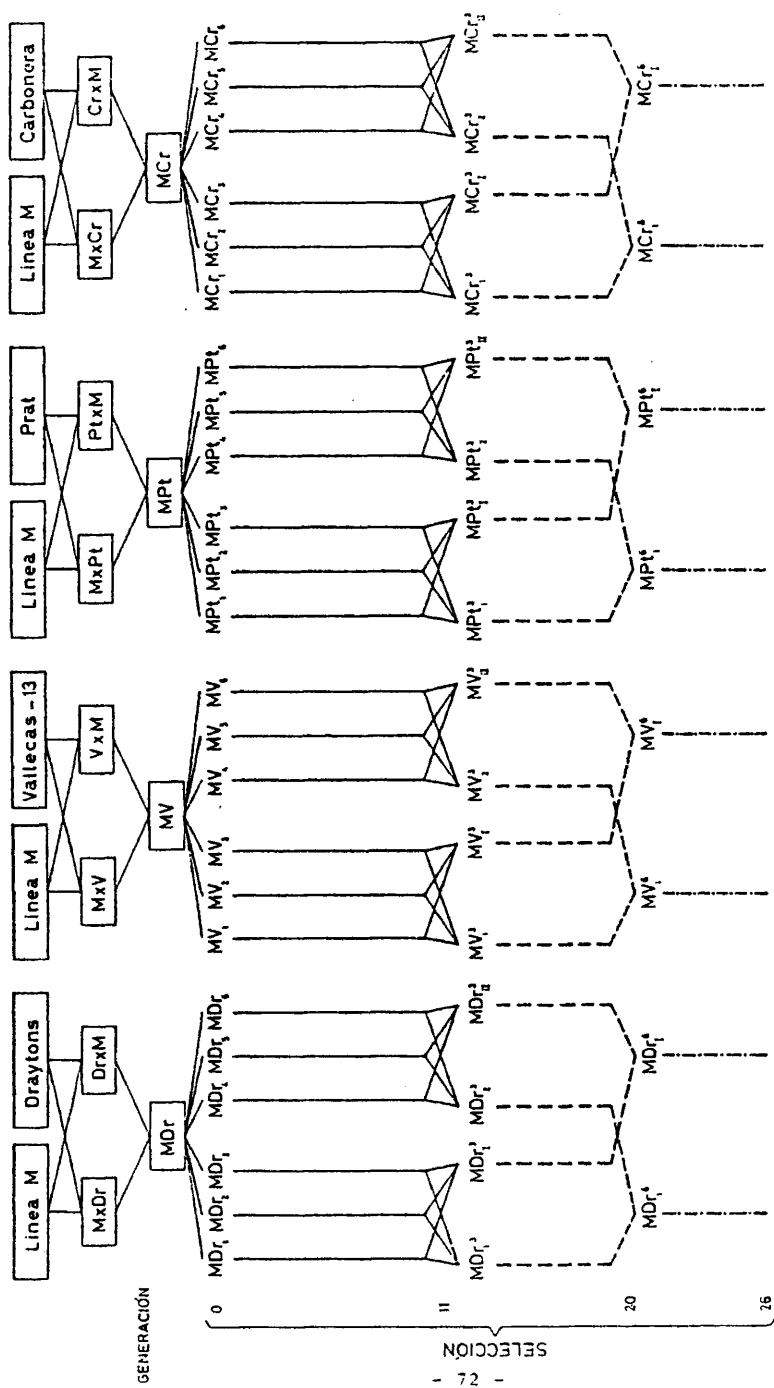


Figura 10.- Diseño del experimento de selección.

En la generación 11 y dentro de cada población sintética, se formaron dos cruzamientos de tres vías al azar. Cada uno de ellos se llevó a cabo de dos formas distintas: cruzando los cinco individuos con menor número de quetas por sexo y línea (estrategia A, subíndices árabes), o bien cruzando una muestra de 25 individuos de cada sexo y línea tomados al azar (estrategia B, subíndices romanos). Resultan así cuatro cruzamientos de tres vías por cada población sintética ( $MX_{1-2}^3$ ,  $MX_{I-II}^3$ ) que se seleccionaron a continuación con proporción 15/75 de cada sexo durante 16 generaciones.

En la generación 20, los dos cruzamientos de tres vías formados de acuerdo con la misma estrategia y pertenecientes a una misma población, se cruzaron entre sí de la misma forma en que se habían formado sus líneas parentales. Estos cruzamientos de seis vías ( $MX_1^6$ ,  $MX_I^6$ ) se seleccionaron a continuación con proporción 30/150 de cada sexo, durante 17 generaciones.

Al cabo de 10 generaciones de selección en los cruzamientos de seis vías, se cruzaron por un lado, según la estrategia A, los cuatro cruzamientos de seis vías pertenecientes a esta estrategia, y por otro, según la estrategia B, las otras cuatro líneas correspondientes. Resultaron de este modo dos líneas, cruzamientos de 24 vías, que se denominaron  $MX_1^{24}$  y  $MX_I^{24}$  respectivamente y se seleccionaron en estirpe cerrada durante 10 generaciones con tamaño e intensidad de selección igual a los cruzamientos de seis vías.

### 2.3. Relajación de la selección.

En la generación 11 se relajaron las repeticiones iniciales durante ocho generaciones, evaluándose 25 individuos por sexo y generación.

En las generaciones 20 y 29, se relajó la selección en los cruzamientos de tres y seis vías, respectivamente, durante siete y ocho generaciones, evaluándose la media de estas líneas relajadas en una muestra de 50 individuos de cada sexo y línea por generación.

### 3. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

#### 3.1. Cálculo de heredabilidades.

Los modelos empleados en el cálculo de heredabilidades en las poblaciones base y en las poblaciones sintéticas son los mismos que en el Experimento I.

## RESULTADOS

### 1) La línea M

La línea M, con la denominación de KPS<sup>21</sup>, y su respuesta a la selección durante 12 generaciones han sido expuestas por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973 a); al final de éstas la línea alcanzó una media de unas cuatro quetas. A partir de este momento se continuó la selección durante 75 generaciones más hasta el comienzo del experimento, sin que su media cambiase notablemente.

Con anterioridad al comienzo de este trabajo, se estudiaron los parámetros de la línea M sometida a selección divergente y relajación durante 14 generaciones. Los parámetros correspondientes a este período se presentan en la Tabla 16 y la evolución de las medias en la Figura 11. El comportamiento de la media en la línea relajada y en la seleccionada para aumento del número de quetas fue muy semejante, mientras que, como había ocurrido anteriormente, en la selección para bajo número de quetas no hubo respuesta alguna.

Las varianzas de las líneas seleccionadas fueron muy semejantes y se mantuvieron estables durante todo el proceso, mientras que las de la línea relajada fueron superiores y mostraron una tendencia a aumentar con el número de generaciones de relajación.

En cuanto a los coeficientes de variación, se mantienen estables en la línea seleccionada para bajo número de quetas esternopleurales bajando considerablemente en las últimas generaciones de selección en sentido opuesto.

Los resultados de la selección en sentido opuesto y de la relajación muestran que la media alcanzada por la línea M representa una situación genética inestable.

Consideramos como generación inicial de este experimento II, el momento en que las poblaciones base se cruzaron con la línea M para formar las poblaciones sintéticas. A partir de entonces, la línea M siguió seleccionándose para bajo número de quetas esternopleurales durante 29 generaciones contemporáneas

TABLA 16

PARAMETROS DE LA LINEA M DURANTE LA SELECCION

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	3,2	0,73	26,7
3-4	4,0	1,14	26,8
8-9	3,9	0,80	22,9
13-14	4,0	1,21	27,7

PARAMETROS DE LA LINEA M DURANTE LA SELECCION EN SENTIDO CONTRARIO

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	3,2	0,73	26,7
3-4	7,0	2,25	22,2
8-9	8,2	0,96	11,8
13-14	8,6	1,15	12,3

PARAMETROS DE LA LINEA M DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	3,2	1,06	32,2
3-4	6,7	1,94	20,6
8-9	7,4	2,31	20,5
13-14	8,0	3,13	21,8

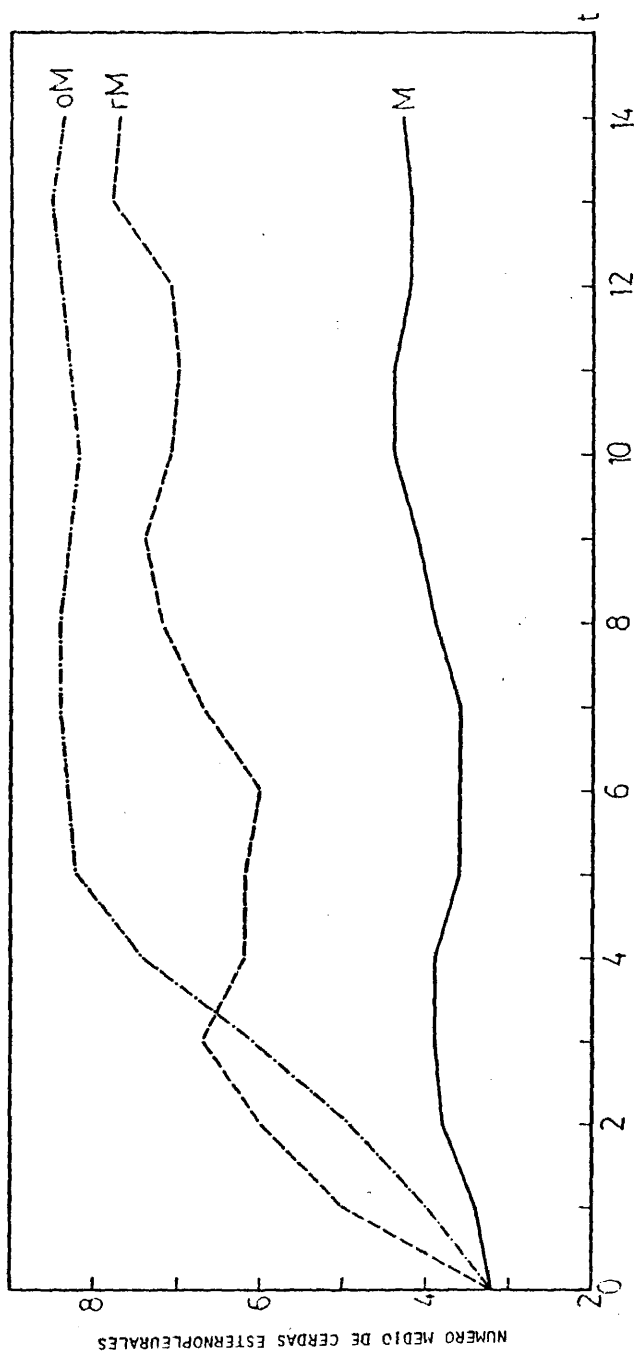


Figura 11.- Selección y Relajación de la línea M.

a las 29 primeras de selección de las poblaciones sintéticas. Los parámetros de la línea M a lo largo de este período, se presentan en la Tabla 17. La representación gráfica, acompañando a las poblaciones sintéticas se encuentra en las Figuras 12, 13, 14 y 15.

La media se mantuvo durante todo el proceso en 4,5 que-  
tas aproximadamente. Las varianzas disminuyeron considerable-  
mente reduciéndose al 50% de su valor de partida al finalizar  
las 29 generaciones de selección, lo que fue acompañado de un  
descenso en los coeficientes de variación.

Al final de este período, la línea M se extinguió por  
infertilidad.

## 2) Las poblaciones base

Los parámetros de las poblaciones base se presentan en  
la Tabla 18. Las heredabilidades se estimaron por regresión de  
media de hijos sobre media de padres según el método de HILL  
(1970) que implica selección en los padres y el de REEVE (1961)  
que lleva consigo apareamientos discriminativos de los padres  
seleccionados para aumentar la precisión estadística de las es-  
timas.

Las cuatro poblaciones presentan parámetros similares.  
Las heredabilidades de las poblaciones recientemente recogidas  
(Draytons y Carbonera) fueron ligeramente superiores a las de  
las poblaciones de laboratorio, aunque no significativamente  
( $p > 0,05$ ). La varianza fenotípica de la población Prat es más  
elevada que las del resto.

Presentamos también en la Tabla 18 los parámetros de la  
línea M en el momento del cruce con las poblaciones base. La he-  
redabilidad realizada se calculó para tres generaciones de se-  
lección y su error típico fue corregido para efecto de deriva  
genética según el método de HILL (1972). La heredabilidad no  
resulta significativamente diferente de cero ( $p > 0,05$ ), como  
cabría inferir del hecho de que su media no ha variado aprecia-  
blemente durante las últimas cien generaciones de selección.

TABLA 17

PARAMETROS DE LA LINEA M DURANTE LA SELECCION DESDE EL  
CRUCE CON LAS POBLACIONES

<u>GENERACIONES</u>	<u>MEDIAS</u>	<u>VARIANZAS</u>	<u>C.V. %</u>
0	4,4	1,01	22,84
5-6	3,6	1,10	29,16
11-12	4,6	0,57	16,30
17-18	4,4	0,49	15,65
23-24	4,5	0,49	14,89
28-29	4,5	0,53	16,00

TABLA 18

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES BASE

<u>POBLACION</u>	<u>MEDIA</u>	<u>VARIANZA</u>	<u>C.V. %</u>	<u>h<sup>2</sup></u>
Draytons	17,4	3,92	11,38	0,58±0,05
Vallecas-13	18,0	3,53	10,47	0,45±0,08
Prat	19,8	6,13	12,50	0,51±0,06
Carbonera	18,3	4,36	11,43	0,54±0,04
Línea M	4,4	1,01	22,84	0,02±0,12 <sup>(1)</sup>

(1) Heredabilidad realizada para 3 generaciones de selección.  
Error típico corregido para efecto de deriva (Hill, 1972).

### 3) Las poblaciones sintéticas

Los parámetros de las poblaciones sintéticas en las generaciones  $F_1$  y  $F_2$  se presentan en la Tabla 19; apreciándose grandes semejanzas entre poblaciones.

El valor de la diferencia entre el valor medio de la  $F_1$  y las de las poblaciones parentales se da (entre paréntesis) para las medias, junto con su grado de significación, y para las varianzas.

En todos los casos la media de  $F_1$  fue inferior a la de  $F_2$ . Las varianzas de la generación  $F_1$  no son muy diferentes de los valores parentales medios correspondientes, mientras que las de la  $F_2$ , resultaron ser del orden del doble o el triple de los valores estimados en  $F_1$ . Este incremento se debe a la segregación de cromosomas enteros en la  $F_2$  como ya dijimos al comentar este fenómeno en el Experimento I.

Como consecuencia de los cambios descritos en medias y varianzas, los coeficientes de variación aumentaron al pasar de la generación  $F_1$  a la  $F_2$ .

En cada una de las cuatro poblaciones sintéticas se estimaron las heredabilidades realizadas durante las tres primeras generaciones de selección, en cada una de las seis repeticiones seleccionadas pertenecientes a una misma población sintética. Los errores típicos de estas heredabilidades se corrigieron para efecto de deriva genética según el método propuesto por HILL (1972). No se encontraron diferencias significativas ( $p > 0,05$ ) entre las heredabilidades realizadas de las seis repeticiones correspondientes a una población determinada, por lo que solamente se presentan en la Tabla 19 las estimas globales por población sintética.

Las heredabilidades realizadas de las poblaciones sintéticas formadas con las poblaciones Vallecas-13 y Prat, que llevaban largo tiempo en condiciones de laboratorio, fueron superiores a las otras dos, al contrario de lo ocurrido con las heredabilidades de las poblaciones base.

TABLA 19

PARÁMETROS DE LAS POBLACIONES SINTÉTICAS (1,2)

POBLACION	MEDIA		VARIANZA		C.V. (%)		h <sup>2</sup> (3)
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	
MDr	11,6(-0,70***)	12,4	2,32( 0,14)	7,55	13,13	22,16	0,41±0,06
MV	11,8(-0,10)	12,9	3,94(-1,14)	6,14	16,82	19,21	0,53±0,05
MPr	11,9( 1,20***)	13,2	2,19( 1,91)	7,63	12,43	20,93	0,61±0,05
MC	10,8( 0,6***)	11,26	2,96(-0,12)	8,61	13,93	26,06	0,38±0,05

(1) Cada estima basada en 300 observaciones.

(2) Entre paréntesis desviación del valor correspondiente a la generación F<sub>1</sub> con respecto al valor medio de sus poblaciones parentales.

(3) Heredabilidades realizadas estimadas para 3 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

\*\*\* p < 0,001

#### 4) Las repeticiones seleccionadas 5/25

A partir de la generación  $F_2$  se inició un proceso de selección en seis repeticiones para cada una de las cuatro poblaciones sintéticas. En cada una de estas repeticiones se evaluaron 25 individuos de cada sexo y se seleccionaron las cinco parejas con menor número de quetas esternopleurales, como padres de la siguiente generación. La selección se continuó durante 15 generaciones.

Las medias, varianzas y coeficientes de variación de estas líneas se presentan en la Tabla 20 (A, B, C,) en distintos momentos a lo largo del proceso selectivo. Las correspondientes curvas de selección se presentan en las Figuras 12, 13, 14 y 15 .

El comportamiento de las cuatro poblaciones sintéticas fue muy semejante. Todas las poblaciones presentaron medias iniciales muy parecidas, respondiendo a la selección de manera similar. La respuesta total, al cabo de las 15 generaciones de selección, fue de unas ocho quetas, y, alrededor del 70% de esta respuesta, se obtuvo durante las cinco primeras generaciones de selección. Al final del proceso, la respuesta se hizo prácticamente nula en todas las líneas.

Al cabo de diez generaciones de selección, algunas de las repeticiones ya sobrepasaban a la línea M, en todas las poblaciones sintéticas, ventaja que se hizo francamente clara en la generación 15, en la que, en todas las poblaciones sintéticas, hubo repeticiones seleccionadas con media inferior a cuatro.

Las varianzas fueron muy semejantes en la generación cero para todas las repeticiones y disminuyeron, con respecto a este valor inicial, a lo largo de las 15 generaciones de selección. Un 75% de la reducción total tuvo lugar durante las cinco primeras generaciones de selección, descenso considerablemente mayor que el esperado bajo las condiciones impuestas por el modelo infinitesimal (BULMER, 1971).

Los coeficientes de variación muestran una ligera tendencia ascendente a medida que el proceso selectivo avanza, tendencia que es más patente en las primeras generaciones.

TABLA 20

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25),  
DURANTE LA SELECCION

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones			
	0	4-5	9-10	14-15
MDr <sub>1</sub>	12,5	7,6	5,5	5,7
MDr <sub>2</sub>	13,1	8,3	6,7	5,5
MDr <sub>3</sub>	12,9	7,8	4,5	3,2
MDr <sub>4</sub>	12,5	5,9	4,7	4,0
MDr <sub>5</sub>	11,7	7,3	5,1	4,3
MDr <sub>6</sub>	11,6	6,5	3,4	2,8
Promedio	12,38	7,23	4,98	4,25
MV <sub>1</sub>	12,7	7,5	6,1	5,0
MV <sub>2</sub>	12,3	6,7	5,9	4,2
MV <sub>3</sub>	12,5	5,6	5,7	5,2
MV <sub>4</sub>	13,8	7,5	5,5	4,5
MV <sub>5</sub>	13,1	6,4	5,4	4,8
MV <sub>6</sub>	13,1	5,3	3,8	3,4
Promedio	12,92	6,50	5,40	4,52
MPt <sub>1</sub>	13,7	7,3	5,7	6,5
MPt <sub>2</sub>	13,3	6,1	4,4	3,7
MPt <sub>3</sub>	13,3	6,9	4,7	4,6
MPt <sub>4</sub>	12,9	7,9	4,4	4,3
MPt <sub>5</sub>	13,3	5,0	4,5	4,6
MPt <sub>6</sub>	13,0	7,8	6,9	6,2
Promedio	13,25	6,83	5,1	4,98
MCr <sub>1</sub>	11,5	8,4	4,9	4,5
MCr <sub>2</sub>	11,6	8,3	4,9	4,5
MCr <sub>3</sub>	11,1	5,5	4,0	3,6
MCr <sub>4</sub>	10,8	5,2	4,2	3,9
MCr <sub>5</sub>	11,6	5,1	3,4	3,8
MCr <sub>6</sub>	11,0	4,9	3,5	3,3
Promedio	11,27	6,23	4,15	3,93

TABLA 20

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25),  
DURANTE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones			
	0	4-5	9-10	14-15
MDr <sub>1</sub>	6,01	4,78	2,09	2,76
MDr <sub>2</sub>	8,81	2,00	3,24	4,75
MDr <sub>3</sub>	8,77	2,71	1,57	1,18
MDr <sub>4</sub>	8,83	1,55	1,55	0,47
MDr <sub>5</sub>	4,66	4,74	1,20	0,84
MDr <sub>6</sub>	7,07	3,05	1,25	0,89
Promedio	7,36	3,14	1,82	1,81
MV <sub>1</sub>	6,11	2,61	1,20	1,19
MV <sub>2</sub>	7,33	3,76	3,28	2,12
MV <sub>3</sub>	6,54	4,49	6,43	3,14
MV <sub>4</sub>	5,12	3,07	1,71	1,10
MV <sub>5</sub>	5,40	1,51	1,59	1,63
MV <sub>6</sub>	5,63	1,69	2,55	1,14
Promedio	6,02	2,85	2,79	1,72
MPT <sub>1</sub>	9,41	4,10	5,39	4,14
MPT <sub>2</sub>	6,36	1,83	1,08	0,98
MPT <sub>3</sub>	7,85	2,73	0,97	0,66
MPT <sub>4</sub>	4,40	5,25	0,43	0,38
MPT <sub>5</sub>	10,21	1,12	0,76	1,02
MPT <sub>6</sub>	7,92	3,93	7,13	4,26
Promedio	7,69	3,16	2,63	1,91
MCR <sub>1</sub>	5,52	4,89	2,81	1,62
MCR <sub>2</sub>	6,07	9,10	2,33	1,87
MCR <sub>3</sub>	9,63	3,71	1,90	1,94
MCR <sub>4</sub>	12,91	2,25	1,88	1,54
MCR <sub>5</sub>	9,63	1,57	1,04	1,13
MCR <sub>6</sub>	9,57	1,89	1,26	1,26
Promedio	8,89	3,90	1,87	1,56

TABLA 20

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25),  
DURANTE LA SELECCION

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones			
	0	4-5	9-10	14-15
MDr <sub>1</sub>	19,6	28,4	26,3	29,0
MDr <sub>2</sub>	22,6	16,8	27,0	39,6
MDr <sub>3</sub>	22,9	21,3	27,8	33,9
MDr <sub>4</sub>	23,8	21,1	26,2	17,2
MDr <sub>5</sub>	18,4	29,7	21,8	21,0
MDr <sub>6</sub>	22,9	26,9	32,4	33,8
Promedio	21,7	24,0	35,9	29,1
MV <sub>1</sub>	19,5	21,2	18,1	21,6
MV <sub>2</sub>	22,0	29,1	30,5	33,6
MV <sub>3</sub>	20,4	37,8	43,2	31,8
MV <sub>4</sub>	16,4	23,2	23,6	21,4
MV <sub>5</sub>	17,7	19,0	23,1	26,6
MV <sub>6</sub>	18,1	24,6	41,7	31,3
Promedio	19,0	25,8	30,0	27,7
MPt <sub>1</sub>	22,4	26,4	40,2	30,9
MPt <sub>2</sub>	19,0	22,8	22,9	26,4
MPt <sub>3</sub>	21,1	23,9	19,8	16,9
MPt <sub>4</sub>	16,3	28,8	14,8	13,5
MPt <sub>5</sub>	24,0	20,7	17,5	21,9
MPt <sub>6</sub>	21,6	25,0	38,7	33,3
Promedio	20,7	24,6	25,6	23,8
MCr <sub>1</sub>	20,4	26,2	33,6	28,0
MCr <sub>2</sub>	21,2	36,4	31,1	30,6
MCr <sub>3</sub>	27,9	33,4	33,2	38,3
MCr <sub>4</sub>	32,3	29,1	32,7	31,4
MCr <sub>5</sub>	26,7	24,0	30,0	27,8
MCr <sub>6</sub>	28,1	28,1	30,8	33,7
Promedio	26,1	29,5	31,9	31,6

TABLA 20

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25)  
DURANTE LA SELECCION

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS <sup>(1)</sup>

<u>Líneas</u>	<u>h<sup>2</sup></u>
MDr <sub>1</sub>	0,40 ± 0,23
MDr <sub>2</sub>	0,30 ± 0,11
MDr <sub>3</sub>	0,42 ± 0,09
MDr <sub>4</sub>	0,60 ± 0,09
MDr <sub>5</sub>	0,45 ± 0,17
MDr <sub>6</sub>	0,32 ± 0,08
Promedio	0,41 ± 0,06
MV <sub>1</sub>	0,36 ± 0,12
MV <sub>2</sub>	0,41 ± 0,09
MV <sub>3</sub>	0,62 ± 0,12
MV <sub>4</sub>	0,64 ± 0,10
MV <sub>5</sub>	0,54 ± 0,10
MV <sub>6</sub>	0,62 ± 0,12
Promedio	0,53 ± 0,05
MPT <sub>1</sub>	0,74 ± 0,11
MPT <sub>2</sub>	0,70 ± 0,09
MPT <sub>3</sub>	0,62 ± 0,15
MPT <sub>4</sub>	0,40 ± 0,10
MPT <sub>5</sub>	0,78 ± 0,08
MPT <sub>6</sub>	0,43 ± 0,11
Promedio	0,61 ± 0,05
MCr <sub>1</sub>	0,31 ± 0,12
MCr <sub>2</sub>	0,29 ± 0,12
MCr <sub>3</sub>	0,44 ± 0,09
MCr <sub>4</sub>	0,44 ± 0,11
MCr <sub>5</sub>	0,50 ± 0,10
MCr <sub>6</sub>	0,32 ± 0,09
Promedio	0,38 ± 0,05

(1) Calculadas para 3 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

Como ya hemos comentado al hablar de los parámetros de las poblaciones sintéticas, las heredabilidades realizadas se calcularon para las tres primeras generaciones de selección, en la Tabla 20D presentamos las heredabilidades realizadas en cada una de las seis repeticiones seleccionadas de cada población sintética.

#### 5) Cruzamientos de tres vías (15/75)

En la generación 11, se formaron nuevas líneas sintéticas mediante cruzamientos de las tres repeticiones tomadas al azar dentro de cada población sintética.

Los cruzamientos de tres vías se hicieron según dos estrategias diferentes:

- Por un lado se cruzaron los mejores cinco individuos de cada sexo de los 25 evaluados en cada una de las tres repeticiones parentales por población sintética (Estrategia A, subíndices en números árabes).
- Por otra parte se cruzaron muestras de 25 individuos de cada una de las tres repeticiones parentales por población (Estrategia B, subíndices en números romanos).

El objeto de la puesta en práctica de estas dos estrategias fue la comparación de las predicciones de HOWE y JAMES (1973) sobre las respuestas a la selección de poblaciones sintéticas formadas de uno u otro modo.

Todos estos cruzamientos de tres vías se seleccionaron a continuación en estirpe cerrada durante 16 generaciones, con idéntica proporción seleccionada que las repeticiones parentales (20%) y número de individuos evaluados triple (75 individuos de cada sexo).

Las medias, varianzas y coeficientes de variación de estas líneas se presentan en la Tabla 21 (A, B, C) en distintos momentos del proceso selectivo. Las curvas de selección correspondientes se presentan en las Figuras 12, 13, 14 y 15. Todos estos parámetros son muy semejantes en los distintos cruzamientos de tres vías en los que se ha seguido una estrategia determinada, independientemente de la población sintética a

TABLA 21

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION.

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones				Líneas	1	Generaciones		
	5-6	10-11	15-16	15-16			5-6	10-11	15-16
MDr <sup>3</sup> <sub>1</sub>	3,9	2,8	2,6	2,6	MDr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	6,8	5,6	7,1	4,7
MDr <sup>3</sup> <sub>2</sub>	4,0	3,5	2,9	2,9	MDr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	5,6	3,2	3,0	2,6
Promedio	3,95	3,15	2,75	2,75	Promedio	6,20	4,40	5,05	3,65
MV <sup>3</sup> <sub>1</sub>	3,7	2,6	2,7	2,7	MV <sup>3</sup> <sub>I</sub>	6,8	4,3	4,2	4,4
MV <sup>3</sup> <sub>2</sub>	3,9	4,1	3,3	3,3	MV <sup>3</sup> <sub>II</sub>	5,2	4,2	4,3	4,3
Promedio	3,80	3,35	3,00	3,00	Promedio	6,00	4,25	4,25	4,35
Mpt <sup>3</sup> <sub>1</sub>	4,2	3,2	3,3(1)	3,3(1)	Mpt <sup>3</sup> <sub>I</sub>	7,0	4,9	5,1	4,5
Mpt <sup>3</sup> <sub>2</sub>	4,9	4,5	4,4	4,4	Mpt <sup>3</sup> <sub>II</sub>	6,3	5,0	5,4	4,5
Promedio	4,55	3,85	2,85	2,85	Promedio	6,65	4,95	5,25	4,50
Mcr <sup>3</sup> <sub>1</sub>	3,9	3,2	2,7	2,7	Mcr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	6,7	4,8	4,8	4,5
Mcr <sup>3</sup> <sub>2</sub>	4,1	3,8	3,8	3,8	Mcr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	5,1	3,9	4,1	3,9
Promedio	4,00	3,50	3,25	3,25	Promedio	5,90	4,35	4,45	4,20

(1) Media de las generaciones 13-14, por extinción de la línea.

TABLA 21

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones			Líneas	Generaciones			
	1	5-6	10-11		15-16	1	5-6	10-11
MDr <sup>3</sup> <sub>1</sub>	2,74	3,18	1,29	MDr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	4,30	4,46	4,45	1,53
MDr <sup>3</sup> <sub>2</sub>	2,13	2,87	2,09	MDr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	3,59	1,61	0,94	0,82
Promedio	2,43	3,02	1,69	Promedio	3,94	3,03	2,69	1,17
MV <sup>3</sup> <sub>1</sub>	4,83	2,29	1,09	MV <sup>3</sup> <sub>I</sub>	4,74	1,39	1,71	1,45
MV <sup>3</sup> <sub>2</sub>	1,91	1,54	1,50	MV <sup>3</sup> <sub>II</sub>	2,18	1,34	1,71	1,59
Promedio	3,37	1,91	1,29	Promedio	3,46	1,36	1,71	1,52
MPT <sup>3</sup> <sub>1</sub>	3,69	2,09	1,09	MPT <sup>3</sup> <sub>I</sub>	4,26	6,12	4,76	3,12
MPT <sup>3</sup> <sub>2</sub>	2,50	1,51	0,68	MPT <sup>3</sup> <sub>II</sub>	3,32	1,62	1,98	0,63
Promedio	3,09	1,80	0,88	Promedio	3,70	3,87	3,37	1,88
MCR <sup>3</sup> <sub>1</sub>	3,88	1,29	0,99	MCR <sup>3</sup> <sub>I</sub>	4,41	2,14	2,05	2,18
MCR <sup>3</sup> <sub>2</sub>	3,63	1,58	1,28	MCR <sup>3</sup> <sub>II</sub>	2,01	1,02	1,53	1,62
Promedio	3,75	1,43	1,13	Promedio	3,21	1,58	1,79	1,90

(1) Media de las generaciones 13-14, por extinción de la línea.

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION  
C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones				Líneas	Generaciones			
	1	5-6	10-11	15-16		1	5-6	10-11	15-16
MDr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	33,1	44,5	40,1	32,0	MDr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	30,5	37,5	29,9	26,3
MDr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	31,7	41,8	40,7	38,5	MDr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	33,8	38,0	32,4	34,3
Promedio	32,40	43,15	40,40	35,25	Promedio	32,15	37,75	31,15	30,30
MV <sup>3</sup> <sub>I</sub>	35,4	40,9	39,2	40,4	MV <sup>3</sup> <sub>I</sub>	32,0	37,1	31,1	27,2
MV <sup>3</sup> <sub>II</sub>	28,8	31,3	29,2	34,7	MV <sup>3</sup> <sub>II</sub>	28,4	27,2	30,4	28,9
Promedio	32,10	36,10	34,20	37,55	Promedio	30,20	27,15	30,75	28,05
MPT <sup>3</sup> <sub>I</sub>	34,9	33,8	24,8	34,4 <sup>(1)</sup>	MPT <sup>3</sup> <sub>I</sub>	29,5	49,7	42,9	39,2
MPT <sup>3</sup> <sub>II</sub>	26,8	25,3	23,1	16,2	MPT <sup>3</sup> <sub>II</sub>	28,9	25,0	25,8	17,5
Promedio	30,85	29,55	23,95	25,30	Promedio	29,20	37,35	34,35	28,35
MCR <sup>3</sup> <sub>I</sub>	35,2	28,7	31,1	35,7	MCR <sup>3</sup> <sub>I</sub>	31,3	30,3	29,8	32,8
MCR <sup>3</sup> <sub>II</sub>	37,3	30,7	29,9	36,1	MCR <sup>3</sup> <sub>II</sub>	27,8	25,7	29,8	32,6
Promedio	36,25	29,70	30,50	35,90	Promedio	29,55	28,00	29,80	32,70

(1) Media de las generaciones 13-14, por extinción de la línea.

TABLA 21

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA SELECCION

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS (1)

Líneas	$h_3^2$	$h_5^2$	Líneas	$h_3^2$	$h_5^2$
$MDr_1^3$	-0,14±0,04	0,03±0,06	$MDr_I^3$	-0,04±0,16	0,03±0,06
$MDr_2^3$	-0,15±0,10	0,003±0,06	$MDr_{II}^3$	-0,11±0,16	0,07±0,08
Promedio	-0,14±0,04	0,03±0,05	Promedio	-0,07±0,11	0,06±0,05
$MV_1^3$	0,19±0,28	0,20±0,11	$MV_I^3$	0,03±0,20	0,16±0,10
$MV_2^3$	0,04±0,10	0,10±0,05	$MV_{II}^3$	0,08±0,17	0,12±0,07
Promedio	0,06±0,09	0,12±0,04	Promedio	0,06±0,13	0,13±0,06
$MPT_1^3$	-0,03±0,06	0,03±0,08	$MPT_I^3$	0,01±0,18	0,06±0,07
$MPT_2^3$	0,14±0,20	0,05±0,10	$MPT_{II}^3$	0,10±0,23	0,10±0,10
Promedio	-0,01±0,06	0,04±0,06	Promedio	0,05±0,14	0,07±0,06
$MCr_1^3$	0,11±0,13	0,13±0,06	$MCr_I^3$	0,12±0,26	0,10±0,11
$MCr_2^3$	-0,04±0,16	-0,01±0,06	$MCr_{II}^3$	-0,01±0,16	0,03±0,06
Promedio	0,04±0,10	0,06±0,04	Promedio	0,02±0,13	0,05±0,04

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto deriva (Hill, 1972).

que pertenezcan.

Las medias iniciales, resultaron más altas en los cruzamientos de tres vías formadas según la estrategia B que en los formados según la A. Todos los cruzamientos respondieron a la selección. En las líneas formadas según la estrategia A, la media final alcanzada fue del orden de tres quetas, habiéndose obtenido el 60% de esta respuesta al cabo de las cinco primeras generaciones de selección. En las líneas formadas de acuerdo con la estrategia B que, como dijimos parten de una media inicial más alta, se obtiene el 80% de la respuesta total en las cinco primeras generaciones de selección. Al final del proceso de selección, la media alcanzada por estas últimas líneas era aproximadamente de cuatro quetas.

Las varianzas iniciales son ligeramente superiores en las líneas correspondientes a la estrategia B que en las de la A. Después, y a medida que la selección avanza, las varianzas disminuyen en todas las líneas hasta llegar al 50% aproximadamente de su valor inicial. Esta disminución se hace más patente en las líneas formadas según la estrategia A.

Debido a los cambios descritos en medias y varianzas, los valores de los coeficientes de variación no cambiaron significativamente a lo largo del proceso.

En cuanto a las heredabilidades realizadas (Tabla 21D) se calcularon para las tres y cinco primeras generaciones de selección, resultando más elevado el valor de estas últimas, debido a que la respuesta inicial fue menor y, en algunos casos, incluso negativa.

El método de cruzar y reelegir no produjo grandes resultados y muy pocas veces una población sintética pudo superar a la mejor de sus líneas parentales, no obstante, la media parental se superó en más de la mitad de los casos (Tabla 24).

Las ventajas esperadas a largo plazo de la práctica de la estrategia B (HOWE y JAMES, 1973) tampoco se pusieron de manifiesto (Tabla 21).

#### 6) Cruzamientos de seis vías (30/150)

En la generación 20, se formaron dos cruzamientos de seis vías (en cuanto provienen de las seis repeticiones iniciales) en cada población sintética considerada.

En la formación de estas nuevas líneas sintéticas se siguieron también las dos estrategias A y B, de tal manera que los dos cruzamientos de tres vías, pertenecientes a una misma población sintética y formados de acuerdo a una misma estrategia, se cruzaron entre sí en la generación nueve de selección, para dar lugar al cruzamiento de seis vías correspondiente, mediante el mismo tipo de cruzamiento que se había utilizado en sus líneas parentales.

De esta forma se obtienen dos líneas por población sintética, una formada según la estrategia A (subíndices en números árabes) y otra según la estrategia B (subíndices en números romanos) que se siguen seleccionando en estirpe cerrada con igual proporción seleccionada que sus líneas parentales (20%) y tamaño doble (30 individuos seleccionados de 150 evaluados de cada sexo), durante 17 generaciones, al final de las cuales se dió por terminado el proceso de selección de los cruzamientos de seis vías.

Las medias, varianzas y coeficientes de variación se presentan en la Tabla 22 (A, B, C) para los momentos inicial, intermedio y final del período de selección. Las curvas de selección correspondientes se presentan en las Figuras 12, 13, 14 y 15.

En todos los cruzamientos de seis vías hubo respuesta a la selección. En general, y como ocurrió con los cruzamientos de tres vías, en las primeras generaciones de selección las medias y varianzas de las líneas formadas según la estrategia B fueron mayores que las de las líneas formadas según la estrategia A. En las generaciones finales de selección todas las líneas alcanzaron medias muy similares independientemente de la estrategia a la cual perteneciesen. En cuanto a las varianzas, se mantuvieron más altas durante todo el proceso en las líneas cruzadas según la estrategia B. En particular la línea  $MPT_1^6$  tenía al final del proceso una varianza y media mucho más altas que el resto de las líneas.

TABLA 22

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS (30/150) DURANTE LA SELECCION

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones			
	1	5-6	10-11	16-17
MDr <sub>1</sub> <sup>6</sup>	3,0	2,7	2,8	2,9
MDr <sub>I</sub> <sup>6</sup>	6,3	3,2	2,9	2,7
MV <sub>1</sub> <sup>6</sup>	3,4	2,4	2,5	2,4
MV <sub>I</sub> <sup>6</sup>	4,5	3,6	3,5	3,3
MPt <sub>1</sub> <sup>6</sup>	4,1	3,9	3,8	2,6
MPt <sub>I</sub> <sup>6</sup>	6,1	5,7	5,1	4,2
MCr <sub>1</sub> <sup>6</sup>	3,8	3,7	3,4	3,2
MCr <sub>I</sub> <sup>6</sup>	5,3	4,2	3,9	3,2

TABLA 22

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS (30/150) DURANTE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones			
	1	5-6	10-11	16-17
$MDr_1^6$	1,15	1,00	1,22	1,48
$MDr_I^6$	6,37	1,44	1,03	0,77
$MV_1^6$	1,79	0,69	0,71	0,95
$MV_I^6$	1,37	1,30	1,16	1,20
$MPT_1^6$	0,88	0,90	1,39	0,84
$MPT_I^6$	4,82	4,44	4,58	4,61
$MCr_1^6$	1,44	0,98	1,22	1,38
$MCr_I^6$	1,67	2,29	1,94	1,90

TABLA 22

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS (30/150) DURANTE LA SELECCION

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones			
	1	5-6	10-11	16-17
$MDr_1^6$	35,75	35,78	39,04	41,47
$MDr_I^6$	40,06	36,53	34,99	31,94
$MV_1^6$	39,35	33,97	33,83	38,06
$MV_I^6$	25,91	31,24	30,62	32,78
$MPt_1^6$	22,88	24,49	31,56	35,34
$MPt_I^6$	35,99	36,16	41,82	50,44
$MCr_1^6$	31,58	26,40	32,49	35,74
$MCr_I^6$	24,38	35,82	35,47	42,20

TABLA 22

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (30/150), CRUZAMIENTO DE SEIS VIAS, DURANTE LA SELECCION

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS <sup>(1)</sup>

Líneas	$h_3^2$	$h_5^2$
MDr <sub>1</sub> <sup>6</sup>	0,02 ± 0,08	0,05 ± 0,04
MDr <sub>I</sub> <sup>6</sup>	0,07 ± 0,14	0,20 ± 0,08
MV <sub>1</sub> <sup>6</sup>	0,13 ± 0,04	0,18 ± 0,03
MV <sub>I</sub> <sup>6</sup>	0,004 ± 0,12	0,12 ± 0,08
MPt <sub>1</sub> <sup>6</sup>	0,15 ± 0,08	0,08 ± 0,05
MPt <sub>I</sub> <sup>6</sup>	-0,11 ± 0,04	-0,01 ± 0,04
MCr <sub>1</sub> <sup>6</sup>	0,06 ± 0,08	0,05 ± 0,05
MCr <sub>I</sub> <sup>6</sup>	0,07 ± 0,07	0,14 ± 0,04

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección. Errores típicos corregidos para efecto de deriva (Hill, 1972).

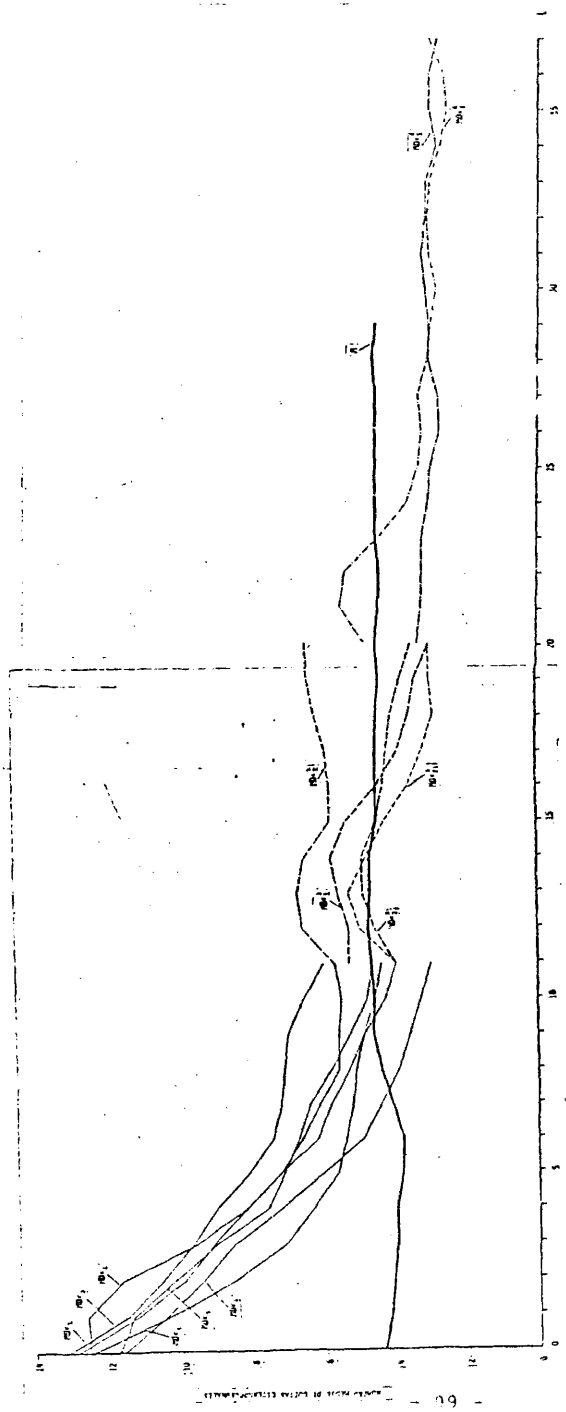


Figura 12.- Selección de la población sintética MDI

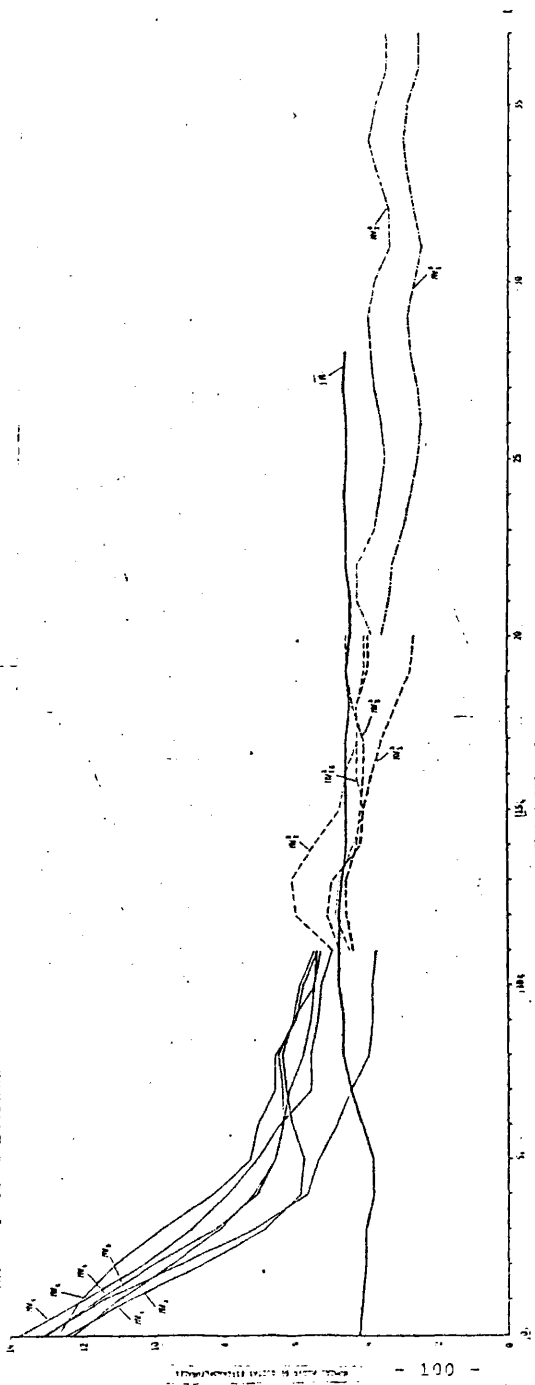


Figura 13.- Selección de la población sintética MV.

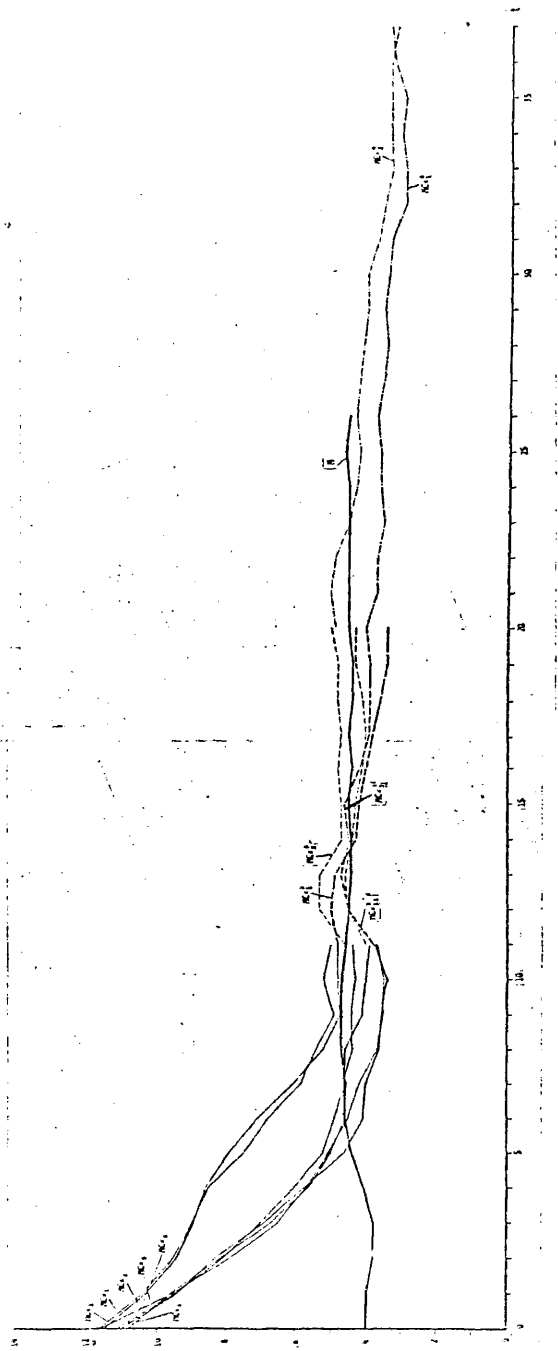


Figura 14.- Selección de la población sintética MCr.

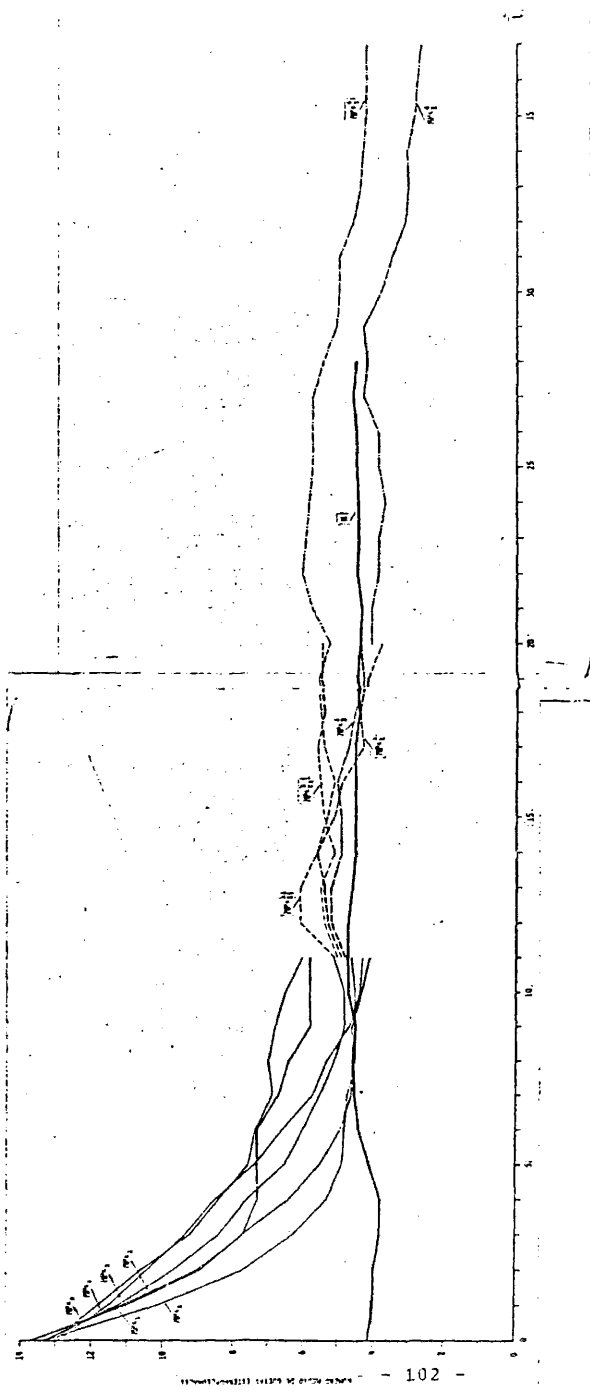


Figura 15.- Selección de la población sintética MPT.

Tanto en una estrategia como en otra, las respuestas a la selección fueron débiles, pero en seis de las ocho líneas se logró superar a la media de las líneas parentales (Tabla 24) y el tiempo necesario para ello osciló desde tres generaciones para la línea  $MV_I^6$  hasta 14 generaciones para la línea  $MPT_I^6$ . Asimismo cuatro de las ocho líneas superaron la media de la mejor línea parental. La población MV en ambas estrategias fue la que consiguió una respuesta mayor y más rápida en los cruzamientos de seis vías (Figura 18).

La respuesta inicial de todas las líneas fue muy pequeña, aumentando a continuación, como se deduce de la comparación de heredabilidades realizadas durante tres y cinco generaciones de selección (Tabla 22D).

#### 7) Cruzamientos de orden superior

En la generación 30, y cuando los cruzamientos de seis vías habían sido seleccionados durante 10 generaciones, se cruzaron por un lado según la estrategia A los cuatro cruzamientos de seis vías pertenecientes a la estrategia, y por otro, según la estrategia B, las cuatro líneas correspondientes. Resultaron de este modo dos líneas cruzamientos de 24 vías, puesto que provienen de las cuatro de seis vías, que se denominaron  $MX_I^{24}$  y  $MX_I^{24}$  y se seleccionaron en estirpe cerrada durante 10 generaciones con tamaño e intensidad de selección igual a los cruzamientos de seis vías (30/150 y 20% respectivamente).

Los parámetros de estas líneas se presentan en la Tabla 23. En ambos casos la respuesta fue débil y gradual como se desprende de los valores de las heredabilidades realizadas, calculadas para las 3 y 5 primeras generaciones de selección.

La respuesta alcanzada al final de las 10 generaciones de selección en ambas líneas fue de una queta aproximadamente igualando en ambos casos a la media de las líneas parentales y en el caso de la línea  $MX_I^{24}$  se igualó al final del proceso a la mejor línea parental (Figuras 16, 17 y 18) (Tabla 24).

Las varianzas se mantuvieron constantes y los coeficientes de variación subieron ligeramente como consecuencia de los cambios en las medias.

TABLA 23

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE ORDEN SUPERIOR DURANTE LA SELECCION

A) MEDIAS

Línea	Generaciones		
	1	4-5	9-10
$MX_1^{24}$	3,6	2,5	2,6
$MX_I^{24}$	4,7	3,3	3,4

B) VARIANZAS

$MX_1^{24}$	1,23	0,99	1,24
$MX_I^{24}$	2,38	1,84	2,46

C) COEFICIENTES DE VARIACION

$MX_1^{24}$	30,81	39,59	41,63
$MX_I^{24}$	32,82	44,26	44,64

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS<sup>(1)</sup>

	$h_3^2$	$h_5^2$
$MX_1^{24}$	0,34±0,28	0,33±0,10
$MX_I^{24}$	0,24±0,20	0,28±0,07

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección. Error corregido para efecto de deriva. Hill, 1972.

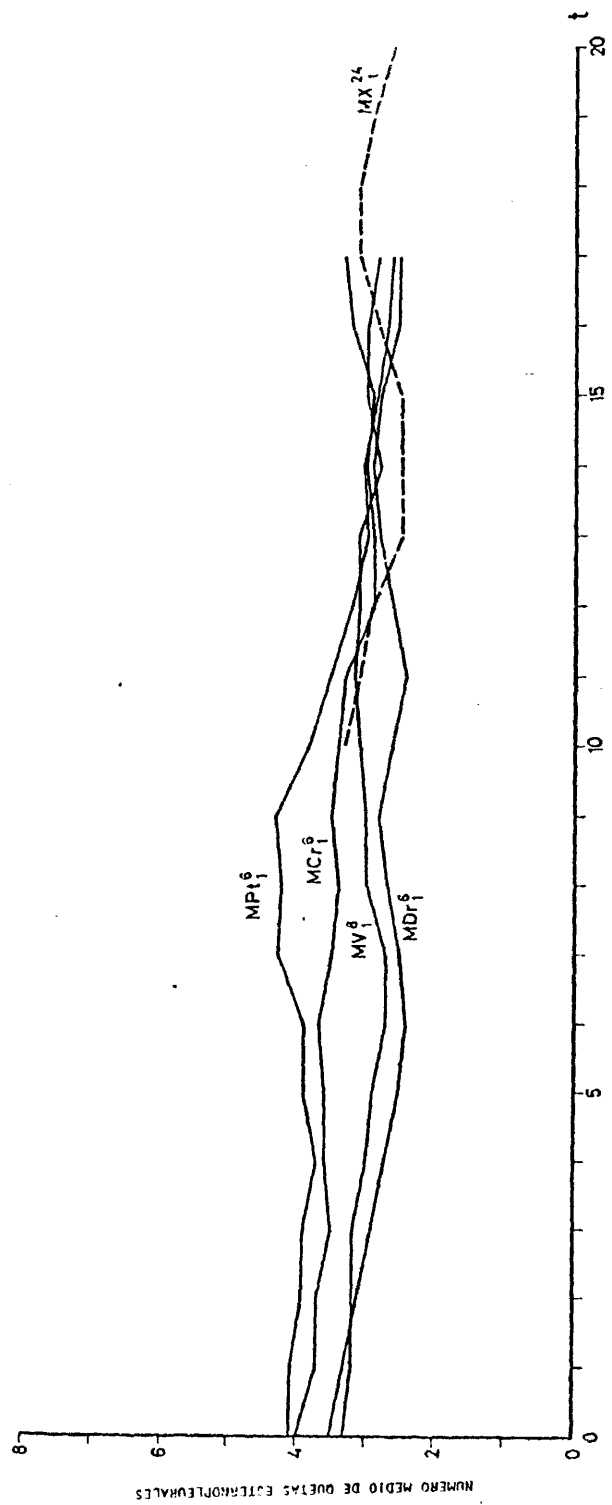


Figura 16.- Selección de los cruzamientos de seis vías y orden superior. Estrategia A.

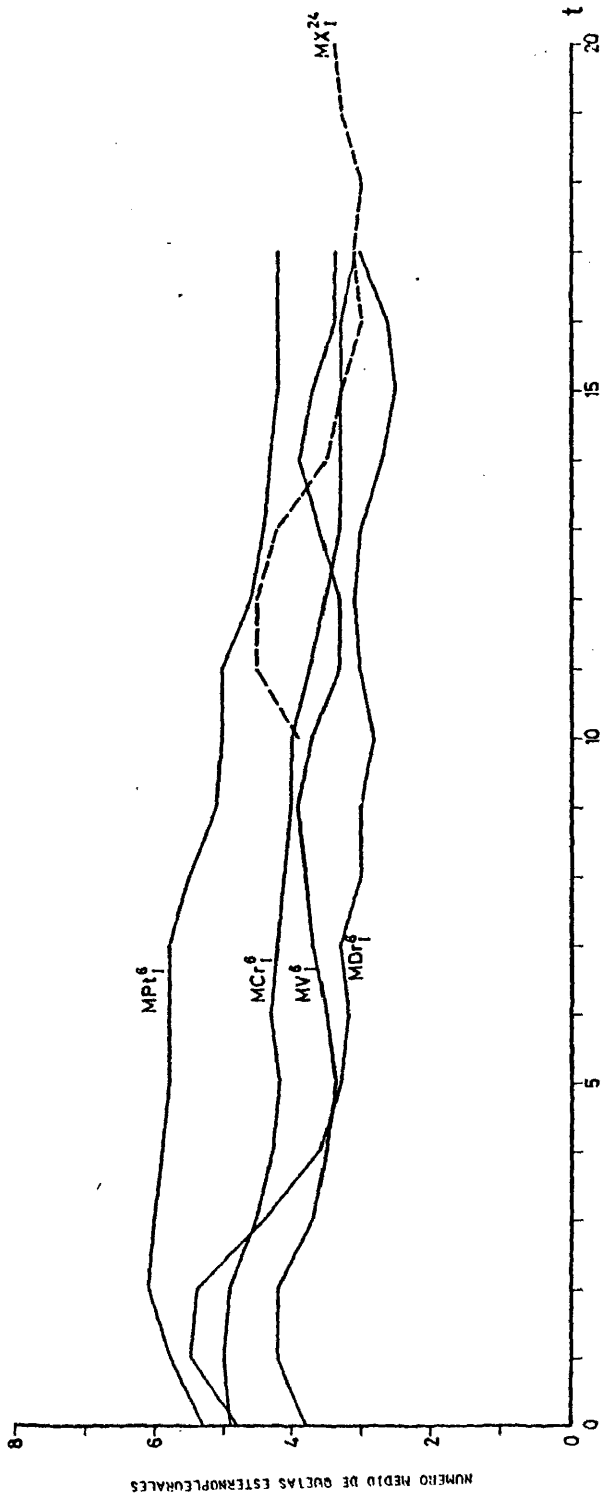


Figura 17.- Selección de los cruzamientos de seis vías y orden superior. Estrategia B.

TABLA 24 A)

GANANCIAS OBTENIDAS POR SELECCION EN LAS LINEAS SINTETICAS PRODUCTO DEL CRUZAMIENTO ENTRE LINEAS PREVIAMENTE SELECCIONADAS.

Líneas	Generaciones para sobrepasar la media parental		Generaciones para sobrepasar a la mejor línea parental		Ganancia final (nº de quetas)
	Generaciones para sobrepasar la media parental	Ganancia final (nº de quetas)	Generaciones para sobrepasar a la mejor línea parental	Ganancia final (nº de quetas)	
MDr <sup>3</sup> <sub>1</sub>	4	2,20	11	0,60	
MDr <sup>3</sup> <sub>2</sub>	9	0,80	-	-	
MV <sup>3</sup> <sub>1</sub>	2	2,13	4	1,55	
MV <sup>3</sup> <sub>2</sub>	11	0,90	-	-	
MPT <sup>3</sup> <sub>1</sub>	5	1,60	10	0,35 NS	
MPT <sup>3</sup> <sub>2</sub>	6	0,65	-	-	
MCF <sup>3</sup> <sub>1</sub>	4	1,38	7	0,80	
MCF <sup>3</sup> <sub>2</sub>	-	-	-	-	
MDr <sup>6</sup> <sub>1</sub>	-	-	-	-	
MV <sup>6</sup> <sub>1</sub>	4	0,60	16	0,30 NS	
MPT <sup>6</sup> <sub>1</sub>	11	1,20	12	0,70	
MCF <sup>6</sup> <sub>1</sub>	8	1,10 NS	-	-	
MX <sup>24</sup> <sub>1</sub>	-	-	-	-	

Todas las ganancias finales que no están seguidas de las siglas NS son significativas (p<0,05)

TABLA 24 B)

GANANCIAS OBTENIDAS POR SELECCION EN LAS LINEAS SINTETICAS PRODUCTO DEL CRUZAMIENTO ENTRE LINEAS PREVIAMENTE SELECCIONADAS.

Líneas	Generaciones para sobrepasar la media parental	Ganancia final (n.º de quetas)	Generaciones para sobrepasar a la mejor línea parental	Ganancia final (n.º de quetas)
MDr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	-	-	-	-
MDr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	6	1,05	14	0,15 NS
MV <sup>3</sup> <sub>I</sub>	5	0,43	-	-
MV <sup>3</sup> <sub>II</sub>	-	-	-	-
MPt <sup>3</sup> <sub>I</sub>	11	0,35 NS	-	-
MPt <sup>3</sup> <sub>II</sub>	12	0,35 NS	-	-
MCr <sup>3</sup> <sub>I</sub>	-	-	-	-
MCr <sup>3</sup> <sub>II</sub>	-	-	-	-
MDr <sup>6</sup> <sub>I</sub>	4	0,97	-	-
MV <sup>6</sup> <sub>I</sub>	3	1,05	3	1,00
MPt <sup>6</sup> <sub>I</sub>	14	0,40	14	0,40
MCr <sup>6</sup> <sub>I</sub>	11	1,00	11	0,70
MX <sup>24</sup> <sub>I</sub>	-	-	-	-

Todas las ganancias finales que no están seguidas de las siglas NS son significativas (p<0,05)

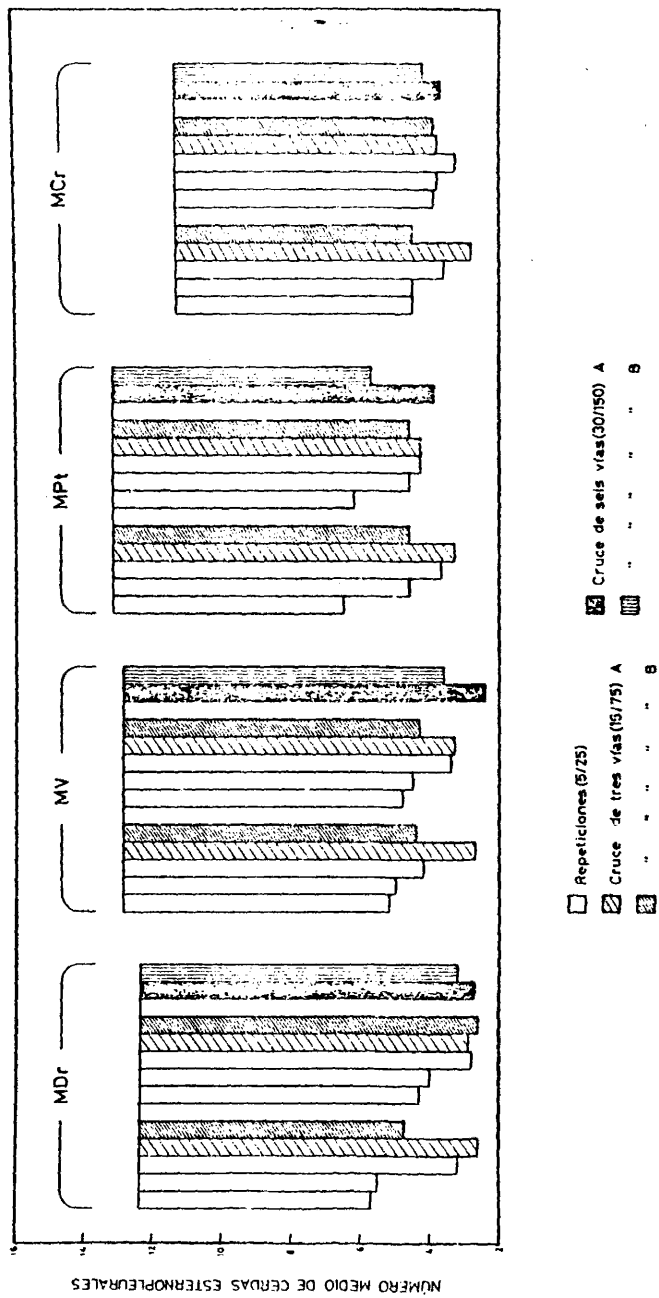


Figura 18.- Niveles alcanzados por las réplicas y sus cruces al final del proceso de selección.

### 8) Relajación de la selección

Al cabo de 11 generaciones de selección se inició un período de relajación de las líneas iniciales (5/25) cuya duración fue de ocho generaciones, evaluándose 25 individuos por sexo y generación en cada línea. Los parámetros se presentan en la Tabla 25 A, B, C y la evolución de las medias en las curvas 19, 20, 21 y 22.

Todas las líneas se comportaron de forma similar, observándose una respuesta a la relajación de aproximadamente dos quetas, más acelerada al principio y casi nula al finalizar el período de ocho generaciones considerado.

Las varianzas aumentaron ligeramente y los coeficientes de variación disminuyeron levemente.

En la generación 20 de selección y cuando los cruzamientos de tres vías llevaban seleccionándose siete generaciones, se relajaron éstos durante siete generaciones, evaluándose 50 individuos por sexo y generación en cada línea. Los parámetros se presentan en la Tabla 26 A, B, C y las curvas correspondientes en las Figuras 23, 24, 25 y 26.

En todos los casos, las medias experimentaron un incremento de dos quetas aproximadamente, obteniéndose éste en las cuatro primeras generaciones y siendo la respuesta prácticamente nula en las restantes. Las varianzas aumentaron en todas las líneas excepto en las correspondientes a la población sintética MCr, en la que se mantuvieron constantes. Como consecuencia de los cambios experimentados por medias y varianzas, los coeficientes de variación disminuyeron ligeramente en casi todas las líneas.

En cuanto a los cruzamientos de seis vías, la selección se relajó al cabo de nueve generaciones y durante un período de ocho generaciones, evaluándose en cada línea 50 individuos por sexo y generación. Como en los casos anteriores, la respuesta a la relajación fue positiva y aproximadamente de dos quetas al finalizar el proceso excepto en la línea  $rMDr_1^6$  en que se alcanzó una respuesta de más de tres quetas.

Los parámetros de este período de relajación los presentamos en la Tabla 27 (A, B, C). En las Figuras 27, 28, 29 y

30 se presenta la evolución de las medias de las líneas relajadas y la de las líneas seleccionadas correspondientes.

Las varianzas aumentaron notablemente en seis de las ocho líneas, en la línea  $rMCr_1^6$  se mantuvieron estables y en la línea  $rMPt_I^6$  disminuyeron ligeramente. El aumento de medias y varianzas se refleja en un aumento de los coeficientes de variación.

Considerando los tres grupos de líneas conjuntamente, la relajación tuvo una respuesta muy similar en todas ellas, obteniéndose un aumento de la media de unas dos quetas en las cinco primeras generaciones de relajación y manteniéndose prácticamente estable la media de las líneas a continuación.



BIBLIOTECA

TABLA 25

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25)  
DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones		
	0	3-4	7-8
rMDr <sub>1</sub>	5,5	6,9	7,4
rMDr <sub>2</sub>	6,3	9,2	8,4
rMDr <sub>3</sub>	3,9	6,0	5,7
rMDr <sub>4</sub>	4,3	5,4	5,2
rMDr <sub>5</sub>	4,4	5,4	5,0
rMDr <sub>6</sub>	3,0	5,2	4,6
Promedio	4,57	6,35	6,05
rMV <sub>1</sub>	5,0	5,4	7,7
rMV <sub>2</sub>	5,4	8,4	8,2
rMV <sub>3</sub>	4,6	7,5	7,8
rMV <sub>4</sub>	4,6	6,7	7,9
rMV <sub>5</sub>	5,4	7,6	8,9
rMV <sub>6</sub>	4,0	5,7	5,9
Promedio	4,83	6,88	7,73
rMPt <sub>1</sub>	5,9	7,2	7,4
rMPt <sub>2</sub>	4,0	4,2	4,5
rMPt <sub>3</sub>	5,2	5,0	4,7
rMPt <sub>4</sub>	4,2	5,4	6,6
rMPt <sub>5</sub>	4,5	4,7	4,6
rMPt <sub>6</sub>	5,7	7,0	6,7
Promedio	4,92	5,58	5,75
rMCr <sub>1</sub>	4,5	6,4	8,2
rMCr <sub>2</sub>	5,7	7,1	7,1
rMCr <sub>3</sub>	3,8	5,2	6,7
rMCr <sub>4</sub>	4,5	5,6	7,8
rMCr <sub>5</sub>	3,8	5,4	5,2
rMCr <sub>6</sub>	3,3	4,6	5,0
Promedio	4,27	5,72	6,67

TABLA 25

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25)  
DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones		
	0	3-4	7-8
rMDr <sub>1</sub>	2,33	1,86	0,87
rMDr <sub>2</sub>	6,20	6,02	5,19
rMDr <sub>3</sub>	1,42	2,00	1,63
rMDr <sub>4</sub>	0,51	2,01	1,51
rMDr <sub>5</sub>	0,57	2,34	1,28
rMDr <sub>6</sub>	1,20	2,05	2,15
Promedio	2,04	2,71	2,10
rMV <sub>1</sub>	0,65	1,75	2,92
rMV <sub>2</sub>	2,90	2,95	3,88
rMV <sub>3</sub>	1,88	3,06	5,44
rMV <sub>4</sub>	1,35	2,66	4,05
rMV <sub>5</sub>	2,48	4,42	3,71
rMV <sub>6</sub>	2,88	1,37	1,51
Promedio	2,02	2,70	3,58
rMPt <sub>1</sub>	5,54	6,26	6,02
rMPt <sub>2</sub>	0,53	0,43	0,68
rMPt <sub>3</sub>	2,09	1,01	1,01
rMPt <sub>4</sub>	0,26	1,71	3,29
rMPt <sub>5</sub>	0,62	1,31	0,51
rMPt <sub>6</sub>	4,11	5,27	6,27
Promedio	2,19	2,66	2,96
rMCr <sub>1</sub>	1,80	4,66	4,65
rMCr <sub>2</sub>	4,66	5,33	5,01
rMCr <sub>3</sub>	1,78	2,91	2,77
rMCr <sub>4</sub>	1,19	1,34	3,51
rMCr <sub>5</sub>	1,51	2,22	1,38
rMCr <sub>6</sub>	0,88	1,79	2,43
Promedio	1,97	3,04	3,29

TABLA 25

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (5/25)  
DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones		
	0	3-4	7-8
rMDr <sub>1</sub>	27,7	19,6	12,6
rMDr <sub>2</sub>	39,5	26,5	26,8
rMDr <sub>3</sub>	30,5	23,0	22,4
rMDr <sub>4</sub>	16,6	26,0	23,6
rMDr <sub>5</sub>	17,1	27,3	22,6
rMDr <sub>6</sub>	36,5	27,3	31,7
Promedio	28,0	24,9	23,3
rmV <sub>1</sub>	16,1	23,9	22,2
rmV <sub>2</sub>	31,5	20,4	24,1
rmV <sub>3</sub>	29,8	23,4	29,7
rmV <sub>4</sub>	25,2	24,3	25,2
rmV <sub>5</sub>	29,2	27,6	21,6
rmV <sub>6</sub>	42,4	20,4	20,6
Promedio	29,0	23,3	23,9
rMPt <sub>1</sub>	39,9	33,9	33,0
rMPt <sub>2</sub>	18,2	14,8	17,5
rMPt <sub>3</sub>	27,8	11,0	20,5
rMPt <sub>4</sub>	12,1	24,2	27,1
rMPt <sub>5</sub>	17,5	24,4	15,5
rMPt <sub>6</sub>	35,6	32,2	37,1
Promedio	25,2	23,4	25,1
rMCr <sub>1</sub>	29,8	33,4	26,1
rMCr <sub>2</sub>	37,9	32,4	31,1
rMCr <sub>3</sub>	35,1	32,5	24,7
rMCr <sub>4</sub>	24,2	20,8	24,0
rMCr <sub>5</sub>	32,3	21,1	22,4
rMCr <sub>6</sub>	28,4	29,1	31,0
Promedio	31,3	28,2	26,5

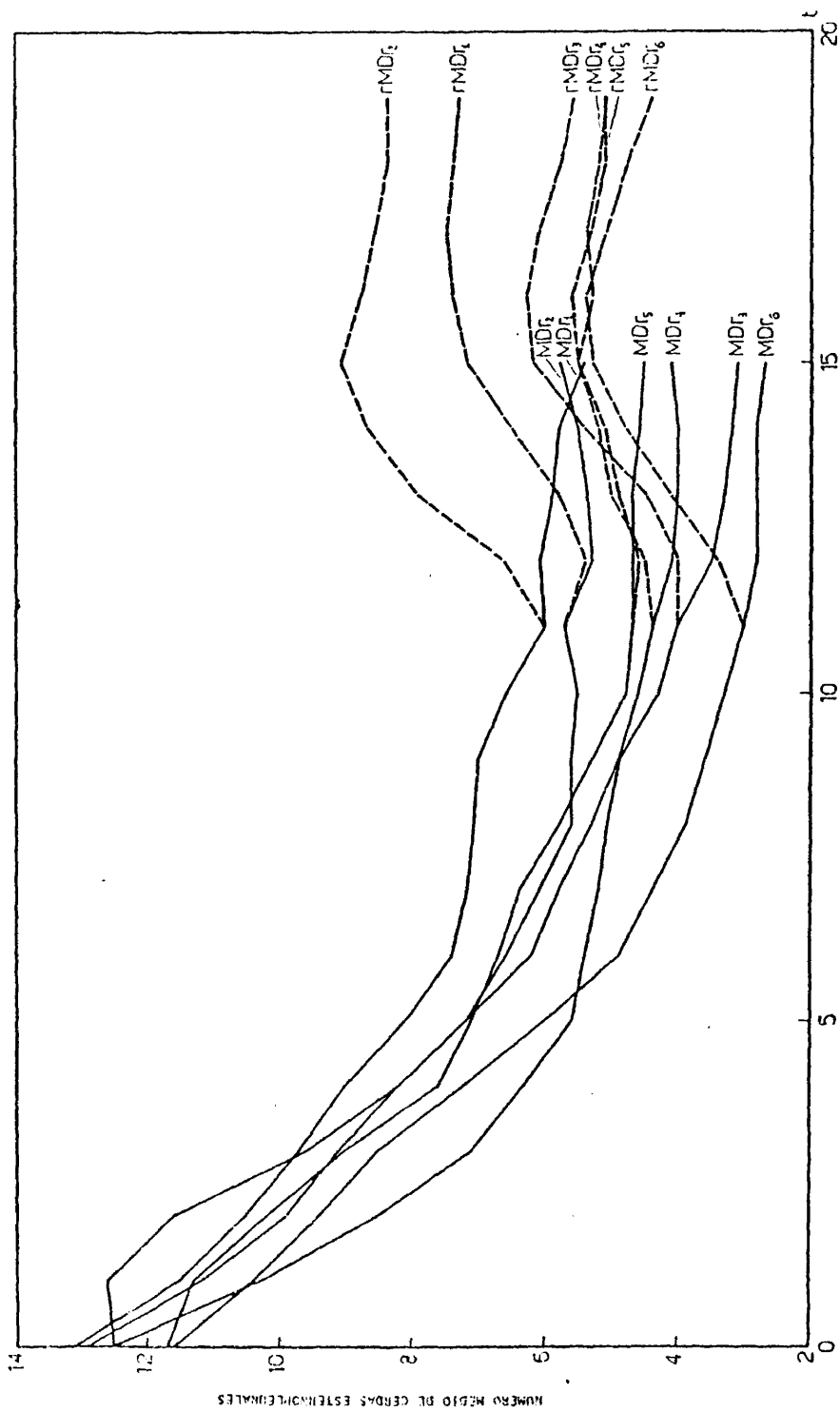


Figura 19.- Relajación de las repeticiones iniciales. Población Sintética MDr.

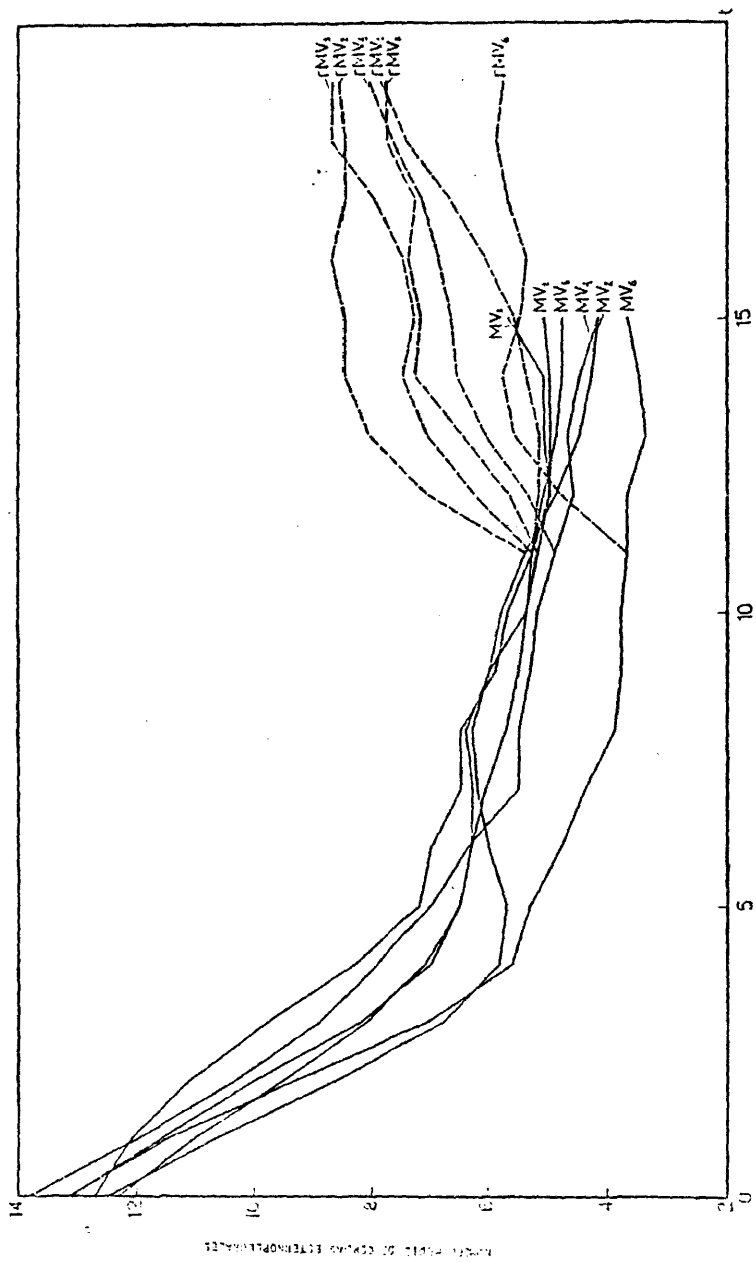


Figura 20.- Relajación de las repeticiones iniciales. Población sintética MV.

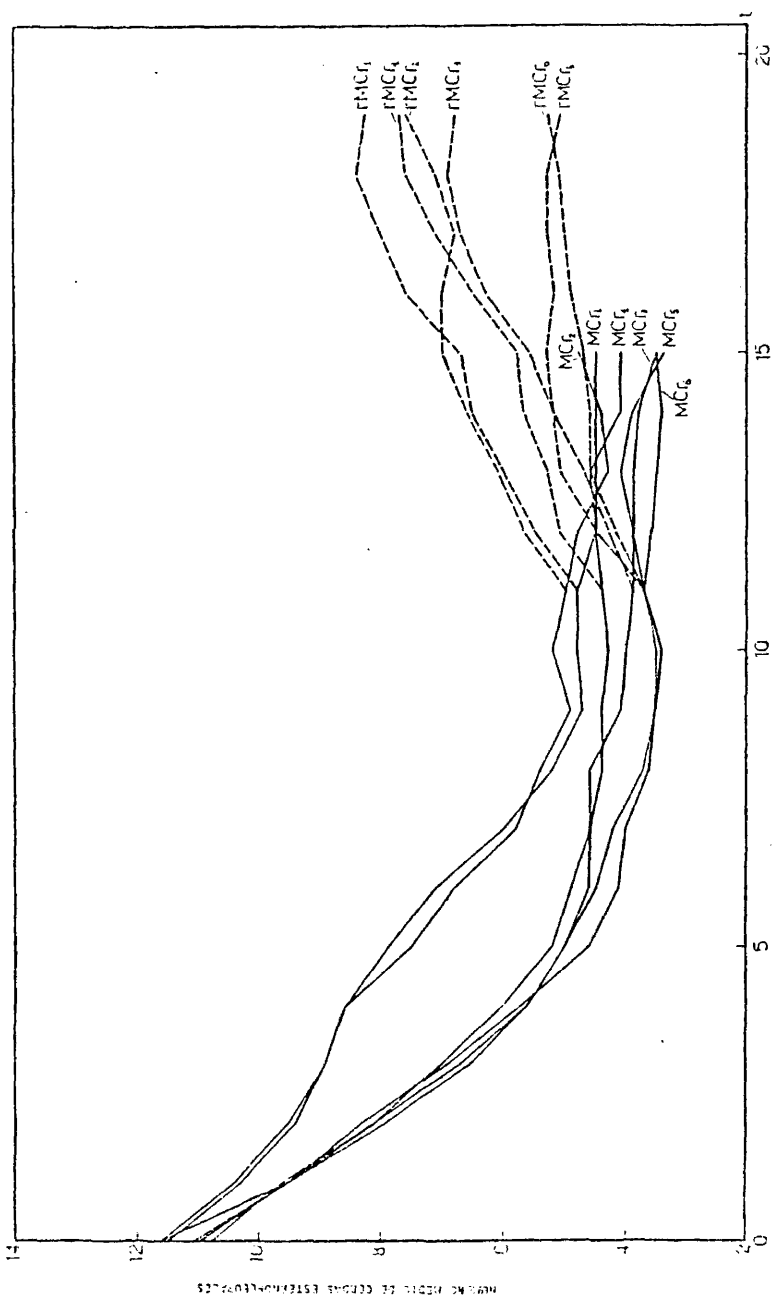


Figura 21.- Relajación de las repeticiones iniciales. Población sintética MCr.

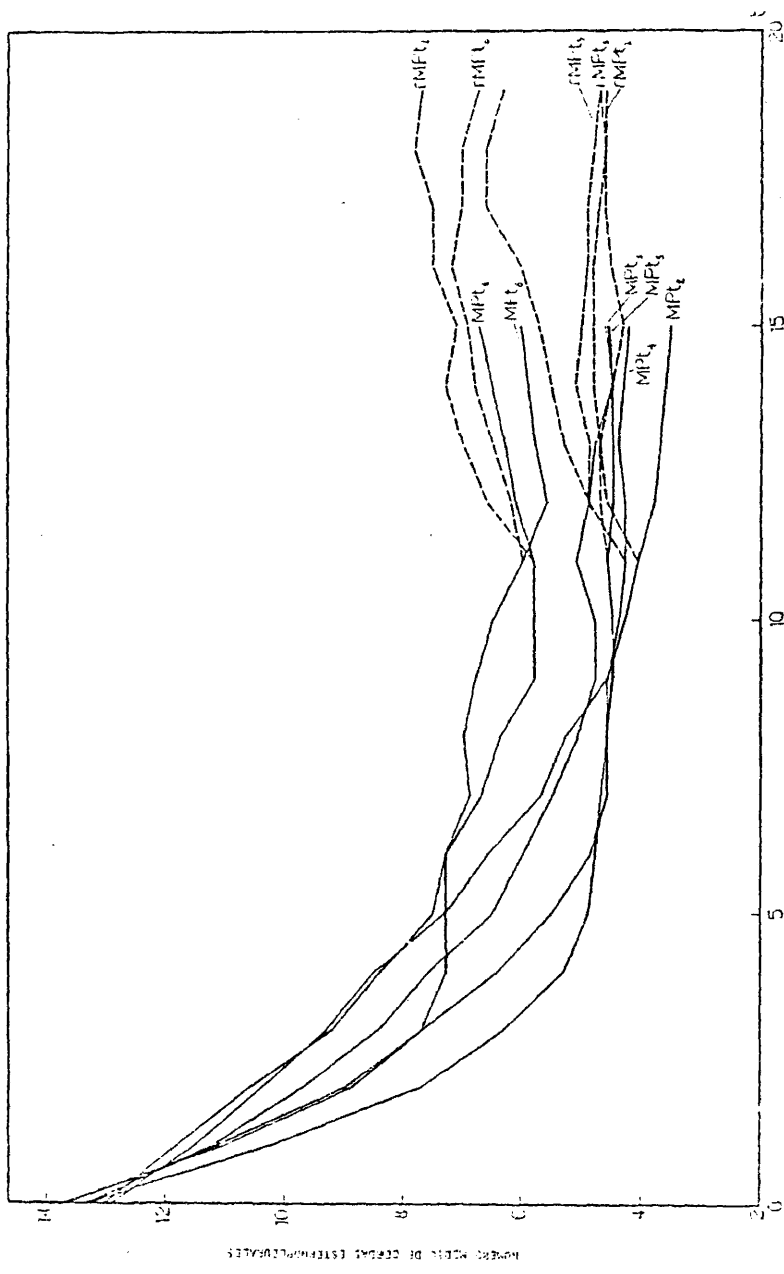


Figura 22.- Relajación de las repeticiones iniciales. Población sintética MPT.

TABLA 26

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION.

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones			Líneas	Generaciones		
	0	3-4	6-7		0	3-4	6-7
rMDr <sub>1</sub> <sup>3</sup>	2,9	5,1	4,1	rMDr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	6,5	8,8	8,6
rMDr <sub>2</sub> <sup>3</sup>	3,1	6,8	6,1	rMDr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	3,0	4,8	4,8
Promedio	3,00	4,95	5,10	Promedio	4,75	6,80	6,70
rMV <sub>1</sub> <sup>3</sup>	2,6	4,5	6,1	rMV <sub>I</sub> <sup>3</sup>	3,8	7,7	7,1
rMV <sub>2</sub> <sup>3</sup>	4,5	7,1	7,5	rMV <sub>II</sub> <sup>3</sup>	3,8	5,0	5,1
Promedio	3,55	5,80	6,80	Promedio	3,80	6,35	6,10
rMPt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	3,8	5,4	5,4	rMPt <sub>I</sub> <sup>3</sup>	5,0	6,2	5,9
rMPt <sub>2</sub> <sup>3</sup>	4,3	4,4	4,5	rMPt <sub>II</sub> <sup>3</sup>	5,5	8,1	8,2
Promedio	4,05	4,90	4,95	Promedio	5,25	7,15	7,05
rMCr <sub>1</sub> <sup>3</sup>	3,2	4,0	4,4	rMCr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	5,0	6,2	7,8
rMCr <sub>2</sub> <sup>3</sup>	3,8	5,1	5,2	rMCr <sub>II</sub> <sup>3</sup>	4,4	4,8	5,7
Promedio	3,50	4,55	4,80	Promedio	4,70	5,50	6,75

TABLA 26

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones			Líneas	Generaciones		
	0	3-4	6-7		0	3-4	6-7
rMDr <sub>1</sub> <sup>3</sup>	1,52	2,78	2,38	rMDr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	4,92	4,53	2,75
rMDr <sub>2</sub> <sup>3</sup>	1,70	3,57	3,64	rMDr <sub>II</sub> <sup>3</sup>	0,98	2,25	2,85
Promedio	1,61	3,17	3,01	Promedio	2,95	3,39	2,80
rMV <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,71	3,38	3,77	rMV <sub>I</sub> <sup>3</sup>	1,82	2,92	5,33
rMV <sub>2</sub> <sup>3</sup>	2,04	3,42	3,48	rMV <sub>II</sub> <sup>3</sup>	1,12	0,85	1,44
Promedio	1,37	3,40	3,62	Promedio	1,47	1,88	3,38
rMPt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,78	1,98	2,05	rMPt <sub>I</sub> <sup>3</sup>	3,66	6,57	5,70
rMPt <sub>2</sub> <sup>3</sup>	0,35	0,51	0,42	rMPt <sub>II</sub> <sup>3</sup>	1,57	4,20	3,75
Promedio	0,56	1,24	1,23	Promedio	2,61	5,38	4,72
rMCr <sub>1</sub> <sup>3</sup>	0,93	0,54	0,91	rMCr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	2,93	3,56	3,38
rMCr <sub>2</sub> <sup>3</sup>	1,14	0,75	1,00	rMCr <sub>II</sub> <sup>3</sup>	1,87	0,92	1,72
Promedio	1,03	0,64	0,95	Promedio	2,40	2,24	2,55

TABLA 26

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS (15/75), CRUZAMIENTO DE TRES VIAS, DURANTE LA RELAJACION DE LA SELECCION.

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	0	3-4	6-7	Líneas	0	3-4	6-7
rMDr <sub>1</sub> <sup>3</sup>	42,5	33,0	37,8	rMDr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	34,1	24,0	19,1
rMDr <sub>2</sub> <sup>3</sup>	42,0	28,0	30,9	rMDr <sub>II</sub> <sup>3</sup>	33,0	30,4	34,5
Promedio	42,25	30,50	34,35	Promedio	33,55	27,20	26,80
rMV <sub>1</sub> <sup>3</sup>	32,4	40,8	31,8	rMV <sub>I</sub> <sup>3</sup>	35,5	23,2	32,2
rMV <sub>2</sub> <sup>3</sup>	31,7	25,4	24,7	rMV <sub>II</sub> <sup>3</sup>	27,8	18,2	23,1
Promedio	32,05	33,10	28,25	Promedio	31,65	20,70	27,65
rMPt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	23,2	26,1	26,5	rMPt <sub>I</sub> <sup>3</sup>	38,3	41,3	40,1
rMPt <sub>1</sub> <sup>3</sup>	13,7	16,1	14,6	rMPt <sub>II</sub> <sup>3</sup>	22,8	25,3	23,6
Promedio	18,45	21,10	20,55	Promedio	30,55	33,30	31,85
rMCr <sub>1</sub> <sup>3</sup>	30,2	18,5	21,1	rMCr <sub>I</sub> <sup>3</sup>	34,2	30,1	23,5
rMCr <sub>2</sub> <sup>3</sup>	28,1	17,0	19,2	rMCr <sub>II</sub> <sup>3</sup>	31,1	19,9	22,8
Promedio	29,15	17,75	20,15	Promedio	32,65	25,00	23,15

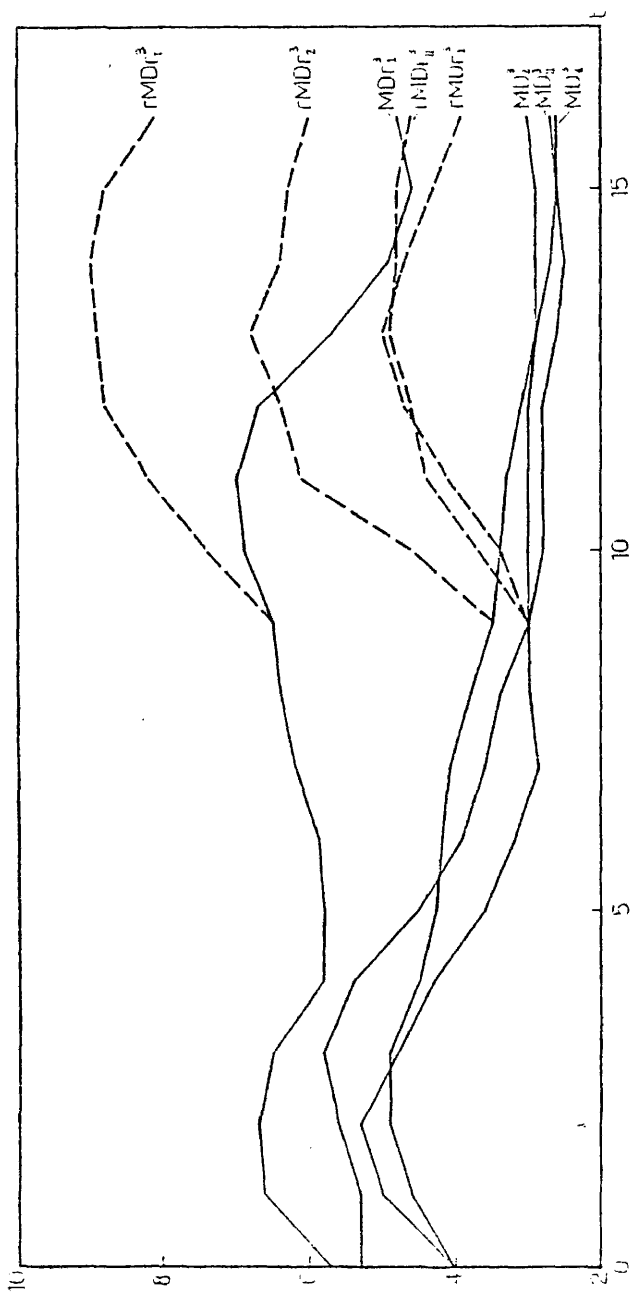


Figura 23. - Relajación de los cruzamientos de tres vías. Población sintética MDr.

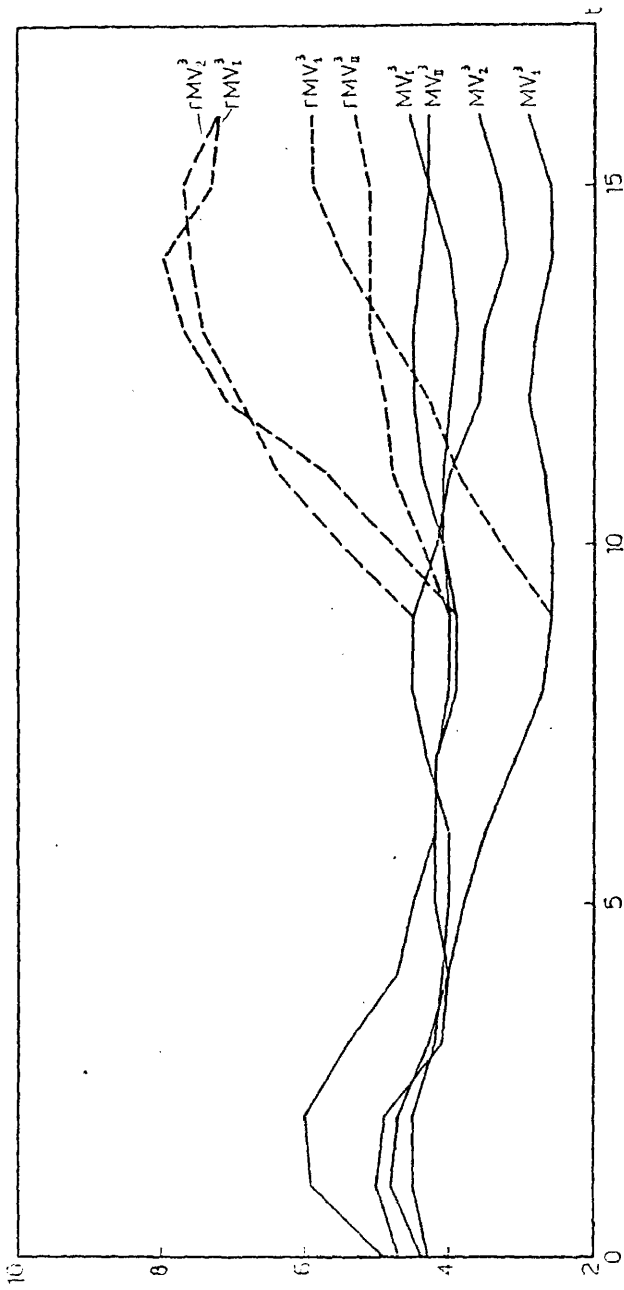


Figura 24.- Relajación de los cruzamientos de tres vías. Población sintética MV.

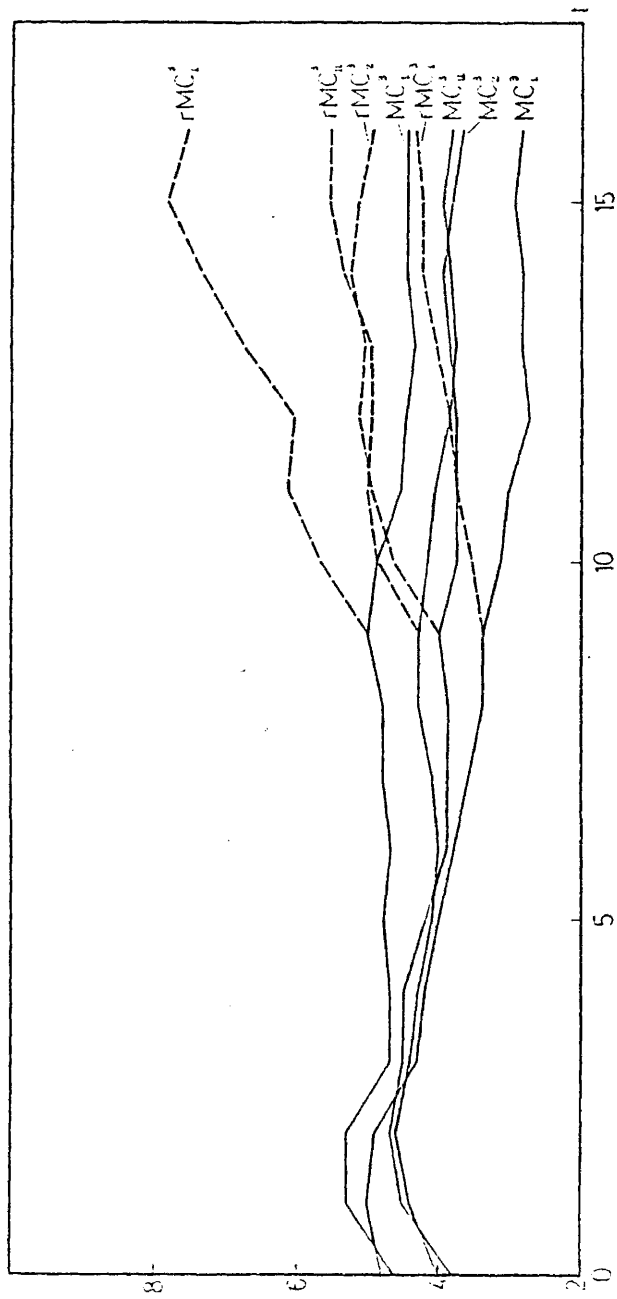


Figura 25.- Relajación de los cruzamientos de tres vías. Población sintética MCr.

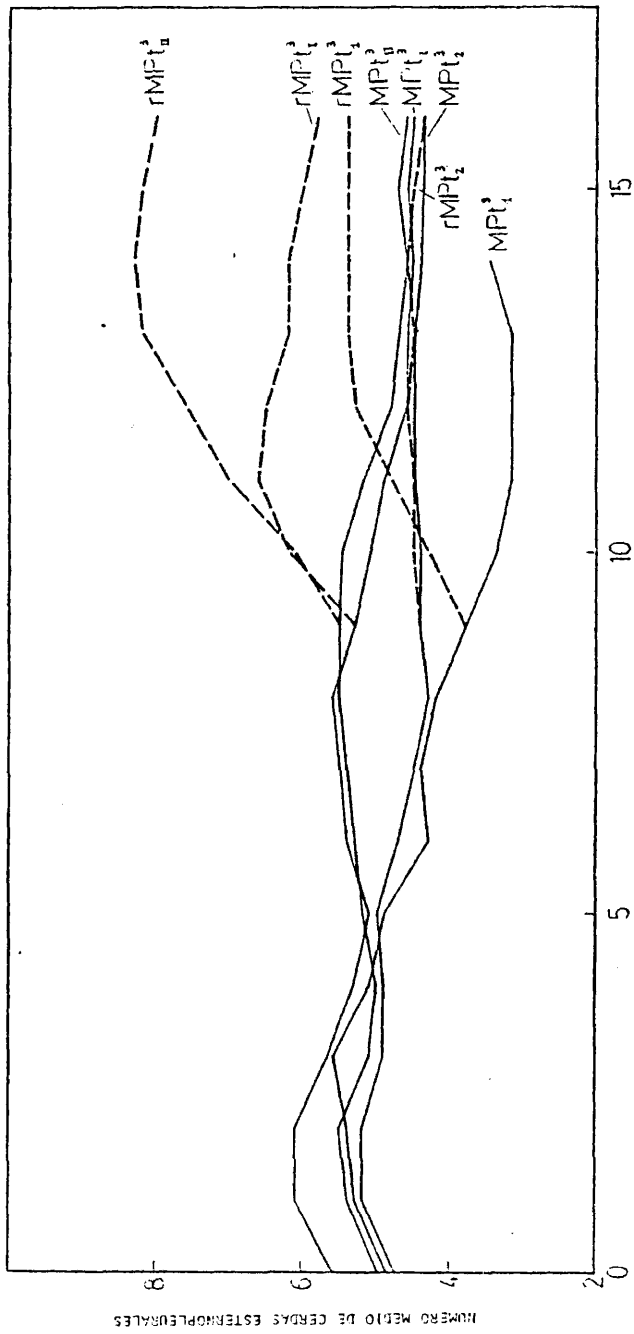


Figura 26.- Relajación de los cruzamientos de tres vías. Población sintética mpt.

TABLA 27

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS DURANTE LA  
 RELAJACION DE LA SELECCION

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones		
	0	3-4	7-8
$rMDr_1^6$	3,5	5,6	7,0
$rMDr_I^6$	2,6	3,9	5,0
$rMV_1^6$	2,9	3,4	4,0
$rMV_I^6$	4,1	4,6	6,9
$rMPt_1^6$	3,9	4,5	5,0
$rMPt_I^6$	5,0	8,2	7,4
$rMCr_1^6$	3,3	4,1	4,9
$rMCr_I^6$	4,2	5,3	6,3

TABLA 27

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS DURANTE LA  
 RELAJACION DE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones		
	0	3-4	7-8
$rMDr_1^6$	1,91	3,63	6,16
$rMDr_I^6$	0,65	1,19	3,54
$rMV_1^6$	1,98	1,73	4,09
$rMV_I^6$	1,45	2,57	4,93
$rMPt_1^6$	1,41	0,78	4,36
$rMPt_I^6$	6,27	5,35	4,38
$rMCr_1^6$	1,20	1,11	1,79
$rMCr_I^6$	2,21	2,08	3,04

TABLA 27

PARAMETROS DE LOS CRUZAMIENTOS DE SEIS VIAS DURANTE LA  
 RELAJACION DE LA SELECCION

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones		
	0	3-4	7-8
$rMDr_1^6$	39,49	33,38	34,95
$rMDr_I^6$	31,01	27,93	37,56
$rMV_1^6$	48,52	38,49	50,70
$rMV_I^6$	29,37	31,01	32,18
$rMPt_1^6$	30,45	19,32	41,56
$rMPt_I^6$	50,08	28,04	29,31
$rMCr_1^6$	33,19	25,54	27,23
$rMCr_I^6$	35,39	27,00	27,59

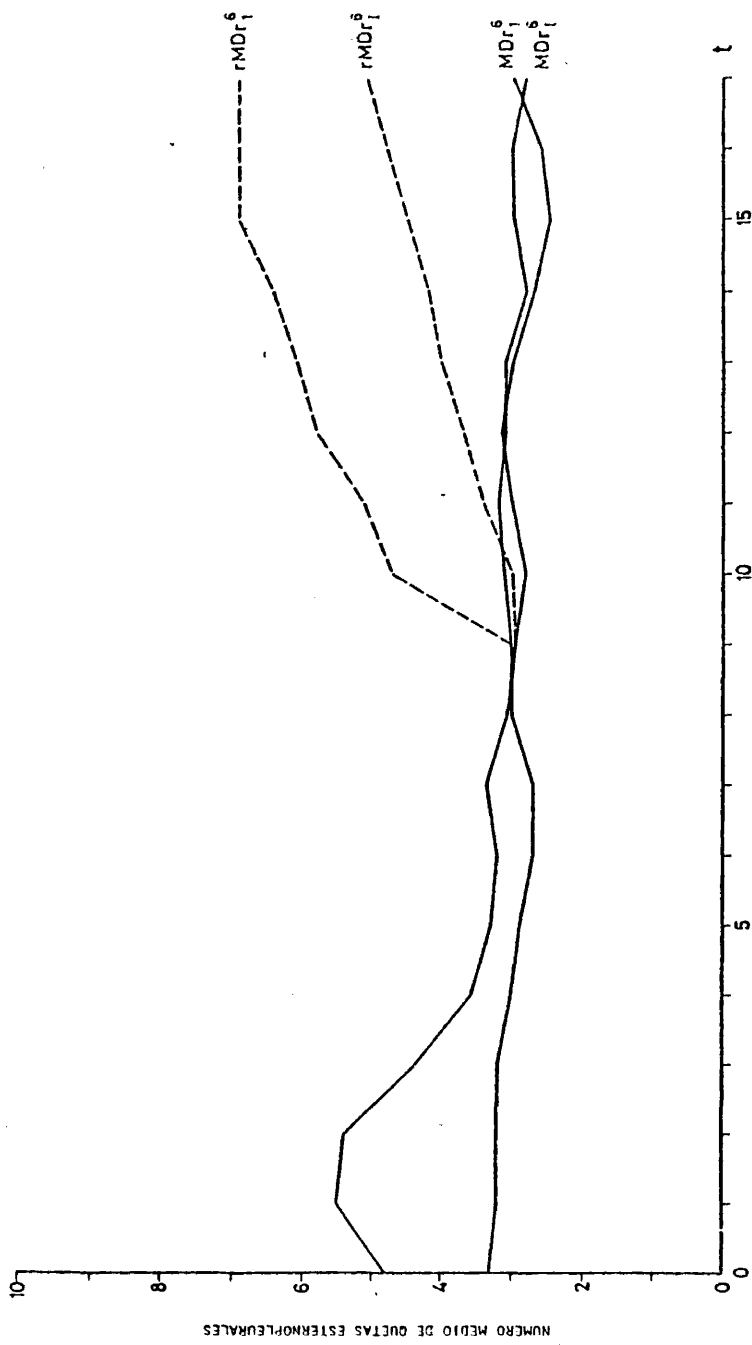


Figura 27.- Relajación de los cruzamientos de seis vías. Población sintética MDr.

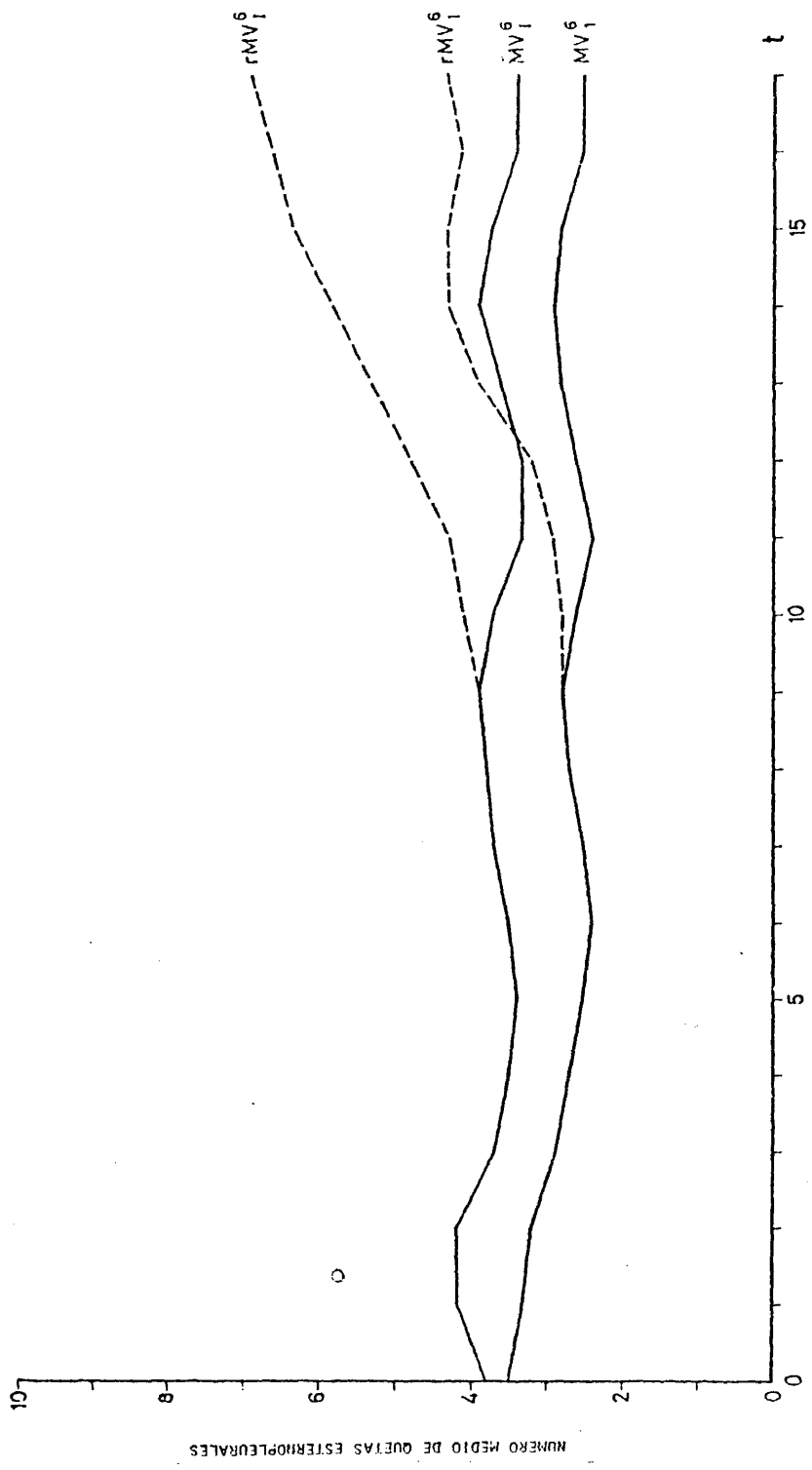


Figura 28.- Relajación de los cruzamientos de seis vías. Población sintética MV.

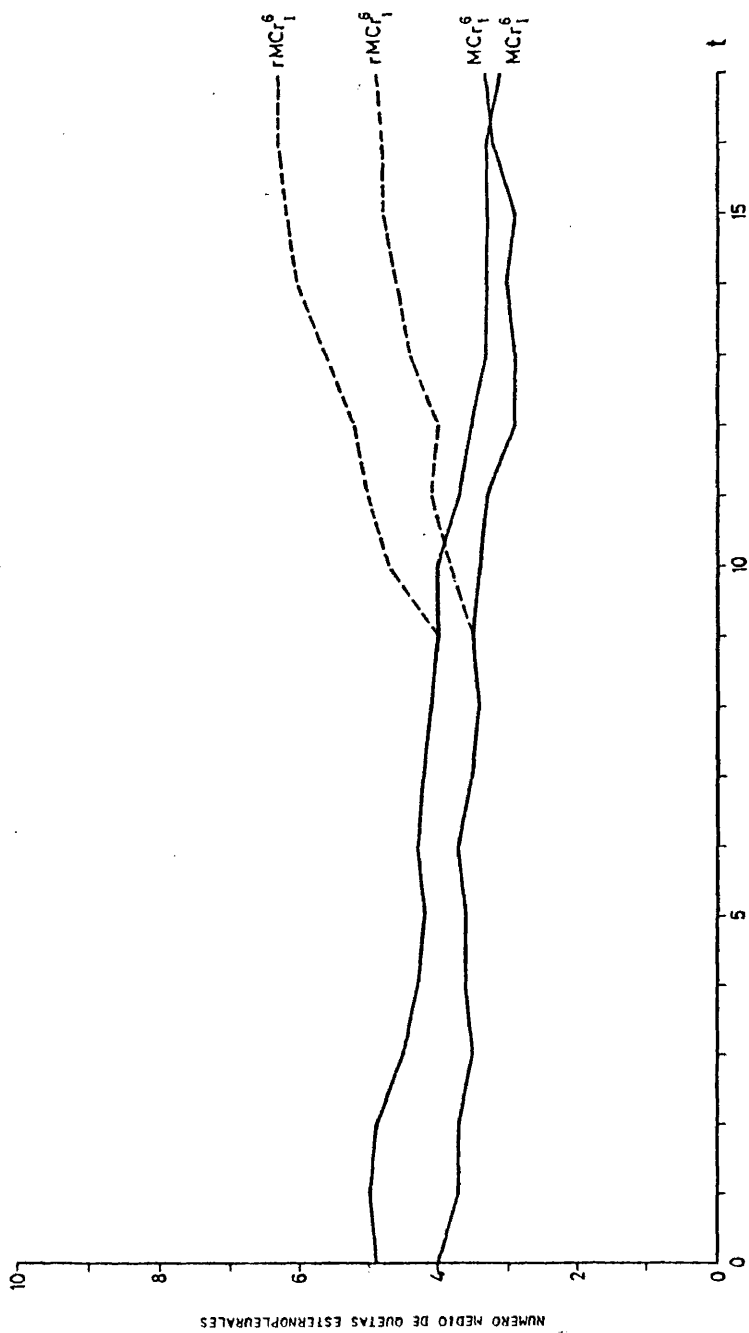


Figura 29.- Relajación de los cruzamientos de seis vías. Población sintética MCr.

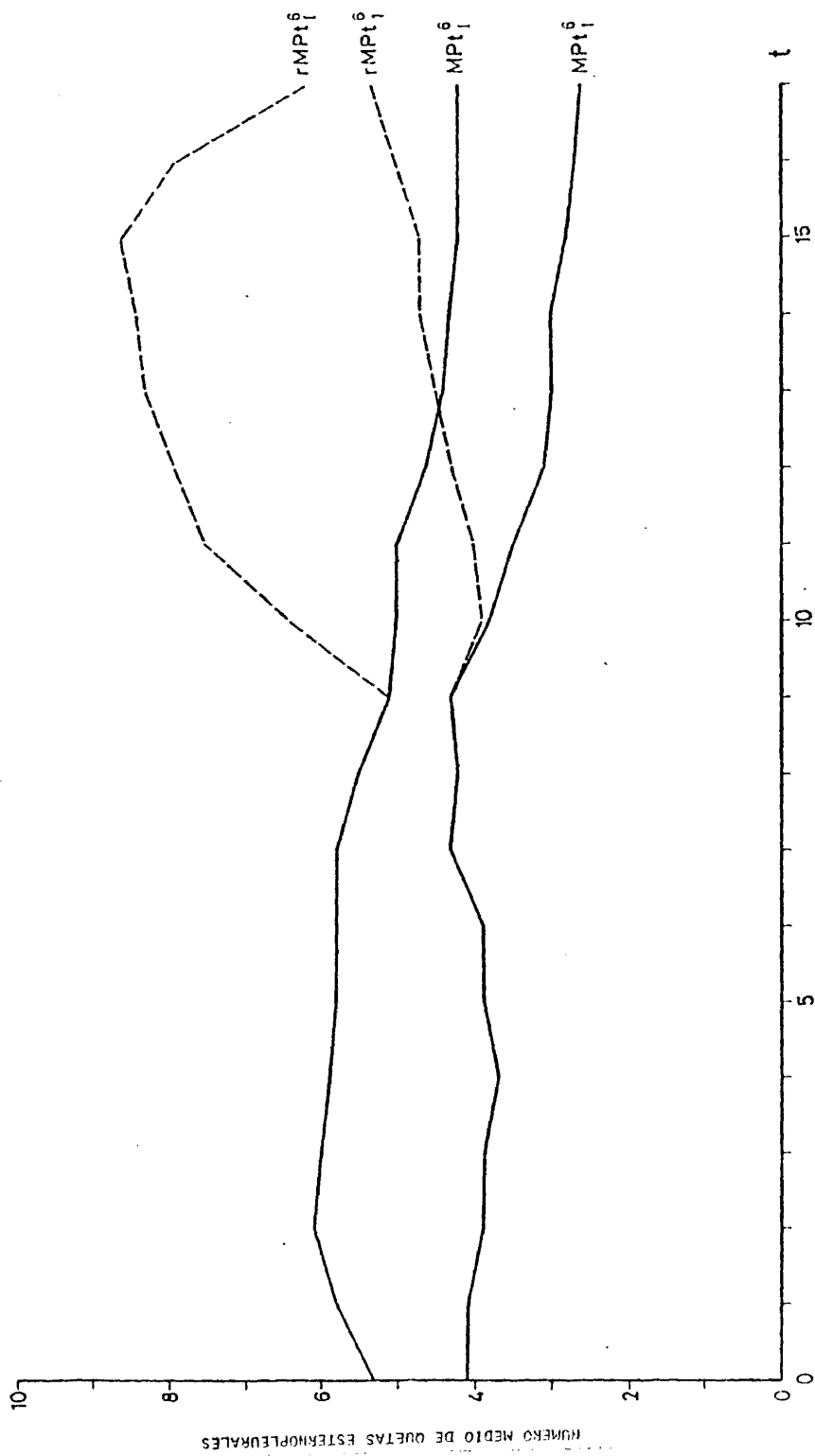


Figura 30.- Relajación de los cruzamientos de seis vías. Población sintética Mpt.

### DISCUSION

El comportamiento de las cuatro poblaciones sintéticas MDr, MV, MPt y MC fue muy semejante. Todas ellas presentaron medias iniciales parecidas y su respuesta a la selección fue muy similar. En las repeticiones iniciales, la respuesta fue rápida habiéndose alcanzado el 70% de la respuesta total de estas líneas en las cinco primeras generaciones de selección. En los cruzamientos de tres vías, las cuatro poblaciones respondieron más débilmente siendo la respuesta total de las líneas formadas según la estrategia A sólo un 15% de la obtenida en las repeticiones iniciales, pero todas las líneas excepto una sobrepasaron el límite alcanzado por sus líneas parentales; las líneas correspondientes a la estrategia B obtuvieron sólo un 10% de la respuesta total de las repeticiones iniciales y el 60% de las líneas sobrepasaron el límite alcanzado por sus líneas parentales. Los cruzamientos de seis vías respondieron más débilmente, contribuyendo un 8% de la respuesta total los correspondientes a la estrategia A y aproximadamente el 5% los formados según la estrategia B; el nivel de sus líneas parentales se sobrepasó en todos los cruzamientos de la estrategia B y en el 50% de las líneas de la estrategia A.

Alrededor del 85% de la respuesta total se obtuvo en las repeticiones iniciales y el 60% de este total ya se había conseguido en las cinco primeras generaciones de selección. La respuesta obtenida por las líneas formadas según la estrategia A, fue mayor que la de las obtenidas según la estrategia B.

En cuanto a los cruzamientos de orden superior, respondieron débilmente no sobrepasando en ningún caso a sus líneas parentales.

Las varianzas fenotípicas, durante la selección de las repeticiones iniciales, disminuyeron en un 77% con respecto a su valor inicial, alcanzándose el 74% de esta reducción en las cinco primeras generaciones. En los cruzamientos de tres vías correspondientes a la estrategia A, la reducción de la varianza fue del 15% de la obtenida en las repeticiones iniciales y del 2% en las líneas pertenecientes a la estrategia B. En los cruzamientos de seis vías, hay una disminución del 5%, respecto a la de las repeticiones iniciales, en las líneas for-

madras según la estrategia A; en las correspondientes a la estrategia B se observa un aumento de la varianza principalmente en la línea perteneciente a la población sintética MPt.

A lo largo de todo el proceso, la disminución de la varianza fenotípica fue del 88%, habiéndose alcanzado el 64% de esta disminución en las cinco primeras generaciones de selección. Esta disminución es mucho mayor que la esperada según el modelo infinitesimal (BULMER, 1971), fenómeno que hemos comentado en la discusión del Experimento I.

En cuanto a los cruzamientos de orden superior se mantuvieron las varianzas.

Los coeficientes de variación, en las repeticiones iniciales, aumentan debido a una disminución más acusada de las medias que de las varianzas, sobre todo en las cinco primeras generaciones. En los cruzamientos de tres vías se mantienen constantes prácticamente en todas las líneas, aunque hay una ligera tendencia a aumentar en las pertenecientes a la estrategia A y a disminuir en las de la estrategia B. En los cruzamientos de seis vías, se mantienen constantes en los formados según la estrategia A y experimentan un aumento claro en los correspondientes a la estrategia B. En los cruzamientos de orden superior aumentaron ligeramente.

Un límite práctico a la selección se alcanzó en los cuatro tipos de líneas y, la mayor parte de las veces, el nivel establecido por las líneas parentales fue superado por los cruzamientos posteriores. Se practicó relajación de la selección en la totalidad de las líneas y siempre se obtuvo una respuesta positiva de alrededor de dos quetas. Esto nos indica, que la situación genética en el límite no se debe al agotamiento de la variabilidad genética sino a un equilibrio inestable entre las fuerzas de selección natural y artificial (MADALENA y ROBERTSON, 1975; NIETO, tesis en preparación); probablemente, debido a los letales con efecto sobre el número de quetas, existentes en estas poblaciones sintéticas, que son favorables en la dirección de la selección practicada, y que se pierden al relajar la selección; sabemos que estos letales existen, al menos en la línea M (Prof. A. ROBERTSON, comunicación personal).

Las poblaciones se seleccionaron a partir de la  $F_2$ , es decir, sólo se permitió una generación de panmixia y se dió poca oportunidad para que se produjeran recombinantes favorables a la dirección de selección practicada, pero no parece que el mantenimiento prolongado en panmixia antes de la selección ofrezca grandes ventajas, como han sugerido OSMAN y ROBERTSON (1968), HAYTER (1971) y LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b). Es más, cuando parte de la variación es deletérea, como en el caso de nuestro primer experimento, un período previo de relajación, antes de la selección, puede ser desfavorable.

Por otra parte, los dos tipos de estrategia seguidos para formar los cruzamientos de tres, seis y 24 vías, no dieron el resultado esperado que apuntaban HOWE y JAMES (1973) puesto que, en ningún momento, las líneas obtenidas según la estrategia B, en la que se permite una generación de panmixia cada vez que se realiza un nuevo tipo de cruzamiento, superaron la media obtenida por los cruzamientos pertenecientes a la estrategia A. La explicación a este hecho puede ser la misma dada anteriormente en el sentido de una disminución de la frecuencia de letales, con efecto sobre el número de quetas, favorables a la dirección de la selección practicada, durante la generación de panmixia correspondiente a la formación de estos cruzamientos.

En todos los casos se superó el límite alcanzado por la línea M. Al menos tres de las seis repeticiones iniciales en cada población superaron la media de la línea M en un tiempo medio de 10 generaciones y máximo de 12. Todos los cruzamientos de tres y seis vías superaron el límite alcanzado por la línea M. Hay que señalar que esta línea tenía una media de cuatro quetas en el límite, el más bajo citado en la literatura hasta el momento, y éste, lógicamente, debe ser más difícil de superar cuanto más cerca se encuentre del límite físico cero del carácter.

Podemos hablar, pues, de una introducción de material genético en la línea M procedente de las poblaciones con las cuales se cruzó. La introducción ha sido muy rápida puesto que ya se consiguió con las repeticiones iniciales. Parece, pues, en nuestro caso al menos, que si existen diferencias en material genético entre poblaciones, la introducción tiene lugar bastan-

te rápidamente aún cuando los tamaños de las líneas seleccionadas sean muy bajos.

Por tanto, las poblaciones Draytons, Carboneras, Vallecas y Prat son genéticamente distintas de las poblaciones Kaduna y Pacific de que proviene la línea M.

En cuanto a la comparación de las cuatro poblaciones Vallecas, Draytons, Carboneras y Prat, no parecen ser muy diferentes entre sí puesto que, tanto el límite alcanzado como el comportamiento en el proceso de selección fueron muy semejantes y, por otra parte, los cruzamientos de orden superior prácticamente no respondieron a la selección, llegando al mismo límite que los cruzamientos de seis vías.

Tampoco en este segundo experimento hemos encontrado diferencias entre poblaciones recientemente recolectadas y poblaciones con estancia prolongada en condiciones de laboratorio, en el sentido de que, tanto unas como otras, demostraron poseer variabilidad genética distinta de la que poseía la línea M, por lo que no se puede tratar la homogeneidad genética entre poblaciones como un problema de mantenimiento en condiciones constantes de laboratorio.

Las cuatro poblaciones consideradas deben tener alelos muy poco frecuentes o ausentes en las poblaciones Kaduna y Pacific. Por otra parte, nuestros resultados indican que las diferencias que pudieran existir entre las cuatro poblaciones, en cuanto a presencia o ausencia de determinados alelos, parecen ser muy pequeñas y las diferencias encontradas entre los parámetros (media, varianza, coeficiente de variación y heredabilidad) en las poblaciones base, deben ser fundamentalmente cuantitativas.

Aunque la rotura del límite es un hecho, no debemos olvidar que, a juzgar por los parámetros de la población base, es imposible predecir su ocurrencia y menos aún en qué momento va a suceder y en qué medida se va a superar el límite previo.

La experimentación piloto presenta, en nuestro caso, características prometedoras pero, en la práctica, el éxito o el fracaso dependerá del tipo de diferencias existentes entre la

línea seleccionada en el límite y la población con que se cruza, es decir, no podemos predecir los resultados sin conocer la distribución de frecuencias génicas y los efectos de los genes involucrados.

### DISCUSION GENERAL

Se han estudiado las diferencias genéticas existentes entre diez poblaciones de Drosophila melanogaster para el carácter cuantitativo número de quetas esternopleurales.

Estas diferencias no parecen ser muy notables puesto que, dentro de los límites que impone el modelo utilizado, sólo hemos podido establecer dos grupos de poblaciones. Las diferencias entre ellas son cualitativas, debidas a presencia o ausencia de determinados alelos, mientras que las poblaciones pertenecientes a un mismo grupo sólo presentan entre sí diferencias cuantitativas, es decir, están segregando para los mismos alelos aunque a frecuencias diferentes.

A uno de estos dos grupos pertenecen las poblaciones Amherst, Dahomey, Stellenbosch (S), Stellenbosch (St), Kaduna y Pacific. En él incluimos además la población Canberra puesto que LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b) no encontraron diferencias entre ella y Kaduna y Pacific. El segundo grupo lo forman las poblaciones Draytons, Vallecas, Carboneras y Prat.

El hecho de que 11 poblaciones procedentes de cuatro continentes puedan agruparse tan sencillamente, nos permite concluir que, aunque los parámetros sean distintos en las poblaciones base, la mayor parte de las diferencias genéticas se deben a que las frecuencias génicas a que segregan los alelos son distintas pero no existen grandes diferencias, en cuanto a presencia o ausencia de alelos, entre poblaciones de Drosophila melanogaster para el carácter considerado. Por otra parte, las diferencias detectadas pueden deberse a la segregación de genes deletéreos con efecto sobre el número de quetas, lo que haría que las diferencias encontradas fueran un artefacto del método de selección seguido, puesto que refieren a alelos que, en la población base, están segregando necesariamente a frecuencias muy bajas. Esta similitud entre poblaciones ha sido encontrada también para polimorfismos electroforéticos en poblaciones de Drosophila de orígenes geográficos distintos (AYALA, TRACEY, BARR, McDONALD y PEREZ-SALAS, 1974; O'BRIEN y MacINTYRE, 1969; PRAKASH, LEVONTIN y HUBBY, 1969 y SAURA, LAKOVAARA, LOKKI y LANKINEN, 1973 en los grupos de especies willis-toni, melanogaster y obscura, respectivamente).

Las poblaciones de laboratorio utilizadas no se comportan, en conjunto, de forma diferente a las recientemente recolectadas. La población de laboratorio Stellenbosch, no muestra diferencias con las recién capturadas Amherst y Dahomey y sí con Prat y Vallecas, también de laboratorio; éstas, a su vez, no muestran diferencias con Carboneras y Draytons recientemente recolectadas.

Por tanto no podemos establecer dos grupos diferentes atendiendo a su grado de domesticación.

En este sentido, O'BRIEN y MacINTYRE (1969) observaron que la población Kaduna, que tiene una larga historia de permanencia en condiciones de laboratorio, resultó tan polimórfica como otras recientemente capturadas, para polimorfismos electroforéticos.

El medio de laboratorio es, necesariamente, más uniforme que el medio natural y esto pudiera llevar consigo una menor variabilidad genética de las poblaciones mantenidas en el primero como consecuencia de la acción de la selección natural (VAN VALEN, 1965). McDONALD y AYALA (1974) encuentran una correlación positiva entre heterogeneidad ambiental y variación genética en Drosophila pseudobscura para 20 loci enzimáticos. Al mismo tiempo, el tamaño efectivo de las poblaciones silvestres es muy probable que sea superior al de las de laboratorio, lo cual supondría una reducción de la variación genética de estas últimas si no existen fuerzas selectivas. Eventualmente, se podría alcanzar un equilibrio entre la pérdida de variabilidad debida a deriva y la producción de nueva variación por mutación (CLAYTON y ROBERTSON, 1955). La reducción de la heredabilidad de 0,58 en las poblaciones silvestres a 0,36 en las poblaciones de laboratorio se podría explicar bajo esta hipótesis, solamente si asumimos que las poblaciones de laboratorio tienen un 59% de consanguinidad con respecto a sus correspondientes poblaciones silvestres. Esto implica un tamaño efectivo constante de 135 durante un período de 10 años (240 generaciones). Aceptando la estima más baja de la proporción, tamaño efectivo/tamaño real ( $\frac{N_e}{N}$ ) dada por CROW y MORTON (1955), nuestras cajas de población tienen un tamaño efectivo mucho mayor, pero también hay que tener en cuenta que en algunas generaciones se pueden originar "cuellos de botella" que reducirían mucho el tamaño aumentando la consanguinidad. Dados nuestros resultados, creemos que el

tamaño efectivo en nuestras cajas de población debe ser menor que el estimado según la proporción de CROW y MORTON (1955). La pérdida de variabilidad al pasar a condiciones de laboratorio es un hecho observado repetidas veces. Se ha visto una reducción en el número de inversiones cromosómicas en Drosophila pseudobscura al mantenerlas en condiciones de laboratorio (ANDERSON, DOBZHANSKY y PAWLOVSKY, 1972) y el mismo fenómeno se observó en la población Kaduna por LATTER y ROBERTSON (1962). Sin embargo, la interpretación de nuestros resultados necesita de un conocimiento previo del tamaño efectivo de las poblaciones estudiadas, sin él, no es posible comprobar si la reducción observada de la variación genética es debida a selección o es, simplemente, consecuencia de la deriva genética inherente al sistema.

Los esquemas de subdivisión y cruce seguidos en el experimento de selección permiten, además de un rastreo más eficaz de la variación genética que un esquema sin subdivisión, evaluar las posibles ventajas de una línea sintética respecto a sus líneas parentales. En nuestro caso, casi todas las líneas sintéticas sobrepasaron el nivel medio establecido por las parentales y, en el 60% de los casos se superó el límite establecido por el mejor parental. El tiempo necesario para ello osciló entre una y once generaciones; hay que tener en cuenta que las líneas sintéticas se formaron por cruzamiento entre líneas seleccionadas cuyas medias parecen estar aproximándose al límite a la selección. Las ventajas obtenidas por formación de líneas sintéticas no son muy espectaculares y las ventajas disminuyen a medida que aumenta la complejidad del cruzamiento, expresada en su número de vías.

En cuanto a la formación de poblaciones sintéticas producto de una línea altamente seleccionada y una población sin seleccionar, en el caso de nuestro segundo experimento, la población sintética, superó a su mejor parental en un período corto de tiempo. A la vista de estos resultados, la rotura del límite a la selección artificial por el procedimiento de cruce utilizado, presenta características prometedoras.

Con respecto a la utilización práctica de este procedimiento en el campo de la Mejora, la mayor parte de las veces en que se ha ensayado con objeto de utilizar la variación genética interna-

cial en especies domésticas, los resultados han sido negativos (Revisión por LOPEZ-FANJUL, 1974). Cabe pues preguntarse hasta qué punto pueden considerarse los resultados de la experimentación piloto como extrapolables al mundo ganadero.

En ganado porcino, ninguna de las razas nuevas formadas a continuación de la segunda Guerra Mundial por el Departamento de Agricultura de los E.E.U.U. se utiliza en la actualidad comercialmente. Este fracaso pudo deberse a los bajos tamaños efectivos de las poblaciones base utilizadas, que llevan consigo altos coeficientes de consanguinidad (0,3-0,4) y, como consecuencia, depresión consanguínea de una serie de caracteres de importancia, así como un muestreo muy pobre de la variación genética presente en las razas parentales. Sin embargo, la raza Lacombe (FREDEEN y STOTHART, 1969a,b) y la población sintética de la Animal Breeding Research Organization Británica (WEBB y KING, 1976) parecen mostrar ciertas ventajas con respecto a sus razas parentales.

Las nuevas razas ovinas, casi todas producto de cruzamiento de Merino con otras razas, no parecen haber superado en ningún caso a su raza parental mejor en fertilidad o producción de lana o carne.

La formación de poblaciones sintéticas, mediante cruzamientos entre estirpes cerradas con altos niveles de producción, parece haber tenido éxito en avicultura. De hecho, en aves es posible trabajar con poblaciones de gran tamaño y, por otra parte, los cruzamientos entre distintas líneas no están frenados por la oposición de las sociedades genealógicas, como ocurre con los mamíferos domésticos.

La formación de razas nuevas seguirá siendo una empresa arriesgada por las dificultades de predecir su posible superioridad con respecto a las razas parentales y, su fracaso o éxito dependerá del tipo de diferencias genéticas existentes entre ellas, lo cual no es posible analizar a la luz de los parámetros clásicos (media, varianza, heredabilidad) de cada población o raza que interviene en la formación de una nueva.

De todas formas, queda en pie el hecho de que, puesto que la producción artificial de mutaciones no es una técnica aplicable por el momento (ABPLANALP, LOWRY, LERNER y DEMPSTER, 1964), la única forma de rotura del límite a la selección artificial es

la introducción de material genético nuevo por cruzamiento con  
otras poblaciones o líneas.

### CONCLUSIONES

- Se han estudiado las diferencias genéticas para número de quetas esternopleurales, entre diez poblaciones de Drosophila melanogaster procedentes de cuatro continentes. Al menos una población por continente tiene larga historia de permanencia en condiciones de laboratorio y otra es recientemente recolectada.

- El método utilizado fue el de introducción de material genético nuevo en líneas patrón muy seleccionadas, mediante formación de poblaciones sintéticas y posterior selección de éstas hasta alcanzar un límite práctico a la selección.

- En cuatro poblaciones se pudieron poner de manifiesto diferencias genéticas cualitativas entre ellas y la línea patrón.

- Las poblaciones estudiadas pudieron clasificarse en dos grupos encontrando entre ellos diferencias cualitativas y, dentro de cada grupo, las diferencias entre las poblaciones parecen ser cuantitativas.

- Estos resultados sugieren que las poblaciones de Drosophila melanogaster no presentan grandes diferencias con respecto a los loci que determinan la variabilidad del carácter quetas esternopleurales.

- El grupo de poblaciones de laboratorio no parece más homogéneo que el grupo de poblaciones silvestres en lo que respecta a las diferencias genéticas entre las poblaciones de un mismo grupo.

- Las poblaciones de laboratorio resultaron ser menos variables genotípica y fenotípicamente que las poblaciones recién recolectadas.

- La introducción de material genético en líneas muy seleccionadas, procedente de poblaciones sin seleccionar, resultó ser un proceso rápido cuando existen diferencias genéticas entre ambas.

- El cruzamiento entre líneas seleccionadas hasta alcanzar un límite práctico, procedentes de la misma población sintética, llevó consigo, en general, una superación del valor medio alcanzado por la mejor línea parental.

- Un período de panmixia precediendo al proceso de selección no ha dado buenos resultados, debido probablemente a que en las poblaciones estudiadas existían genes deletéreos favorables a la dirección de la selección practicada.

## RESUMEN

Se han estudiado las diferencias genéticas existentes entre diez poblaciones de Drosophila melanogaster para el carácter número de quetas esternopleurales. Estas poblaciones tienen orígenes geográficos diversos, tres son europeas, tres africanas, dos norteamericanas y dos australianas, y, en cada grupo, unas se recolectaron recientemente y otras tienen una historia larga de permanencia en condiciones de laboratorio.

Para estudiar la naturaleza de las diferencias genéticas puestas de manifiesto en los parámetros (media, varianza y heredabilidad) medidos en ocho de estas diez poblaciones, se ha llevado a cabo un experimento de selección en el cual se parte de un cruce de cada una de estas ocho poblaciones con una línea patrón, altamente seleccionada para bajo número de quetas esternopleurales, que proviene de las dos poblaciones restantes.

Las ocho poblaciones sintéticas así formadas se seleccionaron, para bajo número de quetas esternopleurales, a tres tamaños diferentes. De cada una de las poblaciones sintéticas se extrajeron seis líneas, seleccionándose con proporción 5/25 en cada sexo hasta que la respuesta fue prácticamente nula. En este momento, estas líneas se cruzaron en grupos de tres al azar obteniéndose en cada población los cruzamientos de tres vías que se seleccionaron con proporción 15/75 en cada sexo hasta alcanzar el límite práctico a la selección. A continuación se cruzaron estas líneas dando lugar a los cruzamientos de seis vías que se siguieron seleccionando con proporción 30/150 en cada sexo hasta el agotamiento de la respuesta.

La línea patrón, en el momento de utilizarla nosotros, llevaba unas 100 generaciones de selección habiendo conseguido, en el límite, la media más baja de quetas esternopleurales citada en la literatura.

Consideramos que se ha introducido material genético nuevo en la línea patrón cuando el nivel alcanzado por la población sintética es superior al establecido por aquélla. Cuatro de las ocho poblaciones sintéticas estudiadas superaron la media de la

línea patrón, independientemente del lugar geográfico de que procedían y de si eran silvestres o de laboratorio. Esta introducción de material genético fue rápida, consiguiéndose ya en algunas de las repeticiones iniciales (5/25).

La respuesta a la selección fue mayor en las poblaciones sintéticas en que no se permitieron generaciones de panmixia previas al inicio de la selección, llegando estas líneas al límite práctico a la selección sin agotar su variabilidad genética, ya que, al relajar la selección en ellas, hubo un incremento de la media. Posiblemente, este aumento puede ser atribuido a genes deletéreos favorables en heterocigosis a la dirección de la selección practicada.

En los casos en que las poblaciones sintéticas fueron mantenidas en panmixia, antes del proceso de selección, el límite se consiguió por agotamiento de la variabilidad genética, probablemente porque durante esas generaciones previas se perdiera parte de la variación deletérea que, al menos en la línea patrón, sabemos que existía, como consecuencia del proceso selectivo anterior.

En todos los casos en que existió introducción de material genético nuevo en la línea patrón, podemos decir que éste proviene de la población con la cual se ha cruzado y que, por tanto, ésta tiene alelos que están ausentes en las dos poblaciones constituyentes de la línea patrón. Según este criterio, sólo hemos podido establecer dos grupos diferentes de poblaciones, radicando esta diferencia en presencia o ausencia de determinados alelos. Con respecto a las poblaciones de un mismo grupo, todas las diferencias encontradas en los parámetros medidos en la población base, parecen ser puramente cuantitativas, es decir, diferencias de frecuencias génicas en poblaciones que están, esencialmente, segregando para los mismos alelos.

Esto nos indica que existe gran semejanza entre poblaciones, y que no parecen diferentes las de laboratorio de las silvestres, aunque, a juzgar por los parámetros de la población base, las poblaciones de laboratorio no sólo son más homogéneas sino más semejantes entre sí. Se discuten las posibles implicaciones de la selección natural y la deriva a la luz de los resultados, sin que sea posible descartar la acción única de la última fuerza mencionada.

Los resultados obtenidos indican que la introducción de material genético procedente de una población sin seleccionar en una línea altamente seleccionada puede ser un proceso rápido. Sin embargo, no se puede predecir la posible introducción a partir de los parámetros de las poblaciones base. Por todo esto, el posible éxito de métodos de mejora genética fundamentados en la formación de nuevas razas sólo podrá comprobarse a posteriori.

### AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento:

- Al Dr. D. Carlos López-Fanjul, Profesor Agregado de Genética Evolutiva de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid, por la dirección del presente trabajo, su constante ayuda y dedicación.
- Al Dr. D. Fernando Orozco, Jefe del Departamento de Genética Cuantitativa y Mejora Animal del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias donde se llevó a cabo este trabajo, por todos sus consejos.
- A los Dres. Briscoe, Prevosti, Sheldon y Torroja por el material suministrado.
- Al Dr. D. Miguel Angel Toro por la ayuda prestada.
- A D. Angel Frías por la esmerada delineación de los gráficos.
- A D. Rafael Díez y D. Antonio Barrera por los trabajos de computador.
- A D<sup>a</sup> Carmen García y D<sup>a</sup> Paula Vázquez por el trabajo de mecanografía.
- A todo el equipo del Departamento de Genética Cuantitativa y Mejora Animal del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, por su colaboración.
- Muy especialmente quiero agradecer a D<sup>a</sup> Blanca Nieto la ayuda material y moral prestada en todo momento.
- Por último, mi más profundo agradecimiento a mi marido, Fernando, por su apoyo y ayuda constantes.
- Este trabajo ha sido posible gracias a una subvención económica del Plan de Formación de Personal Investigadora del Ministerio de Educación y Ciencia.

#### BIBLIOGRAFIA

- ABPLANALP, H.; LOWRY, D.C.; LERNER, I.M. y DEMPSTER, E.R. (1964). Selection for egg number with X-ray-induced variation. Genetics, 50: 1083-1100.
- ALAHOTIS, S. (1976). Genetic variation and the ecological parameter "food medium" in cage populations of Drosophila melanogaster. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 18: 379-383.
- ANDERSON, W.W. (1968). Further evidence for coadaptation in crosses between geographic populations of Drosophila pseudoobscura. Genetical Research, 12: 317-330.
- ANDERSON, W.W.; DOBZHANSKY, Th. y KASTRITIS, C.D. (1967). Selection and inversion polymorphisms in experimental populations of Drosophila pseudoobscura initiated with the chromosomal constitutions of natural populations. Evolution, 21: 664-671.
- ANDERSON, W.W.; DOBZHANSKY, Th. y PAVLOVSKY, O. (1972). A natural population of Drosophila transferred to a laboratory environment. Heredity, 28: 101-107.
- AYALA, F.J. y GILPIN, M. (1974). Gene frequency comparisons between taxa: support of the natural selection of protein polymorphisms. Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A., 71: 4847-4849.
- AYALA, F.J.; POWEL, J.R. y DOBZHANSKY, Th. (1971). Polymorphisms in continental and island populations of Drosophila willistoni. Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A., 68: 2480-2483.
- AYALA, F.J.; POWEL, J.R.; TRACEY, M.L.; MOURASÃO, C.A. y PEREZ-SALAS, S. (1972). Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV. Genic variation in natural populations of D. willistoni. Genetics, 71: 113-139.

- AYALA, F.J. y TRACEY, M.L. (1974). Genetic differentiation within and between species of the Drosophila willistoni group. Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A., 71: 999-1003.
- AYALA, F.J.; TRACEY, M.L.; BARR, L.G.; McDONALD, J.F. y PEREZ-SALAS, S. (1974). Genetic variation in natural populations of five Drosophila species and the hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphisms. Genetics, 77: 343-384.
- BECKENBACH, A.T. y PRAKASH, S. (1977). Examination of allelic variation at the hexokinase loci of Drosophila pseudoobscura and D. persimilis by different methods. Genetics, 87: 743-761.
- BULMER, M.G. (1971). The effect of selection on genetic variability. The American Naturalist, 105: 201-211.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. y BODMER, W.F. (1971). The Genetics of Human Populations, W.H. Freeman & Co., San Francisco (U.S.A.)
- CLAYTON, G.A.; MORRIS, J.A. y ROBERTSON, A. (1957). An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term responses to selection. Journal of Genetics, 55: 131-151.
- CLAYTON, G.A. y ROBERTSON, A. (1955). Mutation and quantitative variation. The American Naturalist, 89: 151-158.
- CLAYTON, G.A. y ROBERTSON, A. (1964). The effects of X-rays on quantitative characters. Genetical Research, 5: 410-422.
- COBBS, G. (1976). Polymorphism for dimerizing ability at the esterase-5 locus in Drosophila pseudoobscura. Genetics, 82: 53-62.
- COBBS, G. y PRAKASH, S. (1977). A comparative study of the esterase-5 locus in Drosophila pseudoobscura, D. persimilis and D. miranda. Genetics, 85: 697-711.

- COYNE, J. (1976). Lack of genic similarity between two sibling species and revealed by varied techniques. Genetics, 84: 593-607.
- CROW, J.F. y MORTON, N.E. (1955). Measurement of gene frequency drift in small populations. Evolution, 9: 202-214.
- DIEZ, R. y LOPEZ-FANJUL, C. (1979). Selection for flying ability in Tribolium castaneum. Behaviour Genetics, 9: 115-122.
- FALCONER, D.S. (1960). Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- FALCONER, D.S. y KING, J.W.B. (1952). A study of selection limits in the mouse. Journal of Genetics, 51: 561-581.
- FRANKHAM, R.; JONES, L.P. y BARKER, J.S.F. (1968). The effects of population for quantitative character in Drosophila. III. Analyses of the lines. Genetical Research, 12: 267-283.
- FREDEEN, H.T. y STOTHART, J.G. (1969a). Development of a new breed of pigs: the Lacombe. I. Foundation and developmental procedures. Canadian Journal of Animal Science, 49: 237-246.
- FREDEEN, H.T. y STOTHART, J.G. (1969b). Development of a new breed of pigs: the Lacombe. II. Evaluation. Canadian Journal of Animal Science, 49: 247-261.
- HAYMAN, B.I. (1954). The analysis of variance of diallel tables. Biometrics, 10: 235-244.
- HAYTER, S. (1971). Selection procedures in populations. Ph.D. Thesis. University of Edinburgh.
- HILL, W.G. (1970). Design of experiments to estimate heritability by regression of offspring on selected parents. Biometrics, 26: 565-571.

- HILL, W.G. (1971). Theoretical aspects of crossbreeding. Annales de Génétique et de Sélection animale, 3: 23-24.
- HILL, W.G. (1972). Estimation of realised heritabilities from selection experiments. II. Selection in one direction. Biometrics, 28: 767-780.
- HOWE, R.R. y JAMES, J.W. (1973). Response to selection in synthetic lines of *Drosophila melanogaster*. Australian Journal of Biological Sciences, 26: 613-623.
- JACKSON, N. y JAMES, J.W. (1970). Comparison of three australian Merino strains for wool and body traits. II. Estimates of between-stud genetic parameter. Australian Journal of Agricultural Research, 21: 837-856.
- KAWAHARA, T. (1972). Genetic changes occurring in wild quails due to natural selection under domestication. Annual Report of National Institute of Genetics (Japan), 22: 111-112.
- KAWAHARA, T. (1973). Comparative study of quantitative traits between wild and domestic japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). Exp. Animal, 12: 139-150.
- KIMURA, M. (1968). Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles. Genetical Research, 11: 247-269.
- KING, H.D. y DONALDSON, H.H. (1929). Life processes and size of body and organs of the Gray Norway rat during ten generations in captivity. American Anatomy, Mem. n° 14.
- KING, H.D. y DONALDSON, H.H. (1939). Life processes in Gray Norway rats during fourteen years in captivity. American Anatomy, Mem. n° 17.
- LATTER, B.D.H. y ROBERTSON, A. (1962). The effects of inbreeding and artificial selection on reproductive fitness. Genetical Research, 3: 110-138.

- LEVINS, R. (1968). Evolution in changing environments. Princeton University Press.
- LEWONTIN, R.C. (1974). The analysis of variance and the analysis of causes. American Journal of Human Genetics, 26: 400-411.
- LEWONTIN, R.C. (1975). The Genetic Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press. New York.
- LOPEZ-FANJUL, C. (1973). A note on crossbreds genetic parameters. Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Serie General, 2: 83-91.
- LOPEZ-FANJUL, C. (1974). Selection from crossbred populations. Animal Breeding Abstracts, 42: 403-416.
- LOPEZ-FANJUL, C. y HILL, W.G. (1973a). Genetic differences between populations of Drosophila melanogaster for a quantitative trait. I. Laboratory populations. Genetical Research, 22: 51-68.
- LOPEZ-FANJUL, C. y HILL, W.G. (1973b). Genetic differences between populations of Drosophila melanogaster for a quantitative trait. II. Wild and laboratory populations. Genetical Research, 22: 69-78.
- MCDONALD, J.F. y AYALA, F.J. (1974). Genetic response to environmental heterogeneity. Nature, 250: 572-574.
- MCDOWELL, R.E. y PRAKASH, S. (1976). Allelic heterogeneity within allozymes separated by electrophoresis in Drosophila pseudoobscura. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 73: 4150-4153.
- McFARQUHAR, A.M. y ROBERTSON, F.W. (1963). The lack of evidence for coadaptation in crosses between geographical races of Drosophila subobscura. Genetical Research, 4: 104-131.

- McPHEE, C.P. y ROBERTSON, A. (1970). The effect of suppressing crossing-over on the response to the selection in Drosophila melanogaster. Genetical Research, 16: 1-16.
- MADALENA, F.E. y HILL, W.G. (1972). Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. Genetical Research, 20: 75-99.
- MADALENA, F.E. y ROBERTSON, A. (1975). Population structure in artificial selection: studies with Drosophila melanogaster. Genetical Research, 24: 113-126.
- MARUYAMA, T. (1970). On the fixation probability of mutant genes in a subdivided population. Genetical Research, 15: 221-225.
- MILKMAN, R.D. (1965). The genetic basis of natural variation. VII. The individuality of polygenic combinations in Drosophila. Genetics, 52: 789-799.
- MILKMAN, R.D. (1970). The genetic basis of natural variation. X. Recurrence of cve polygenes. Genetics, 65: 289-303.
- MINAWA, A. y BIRLEY, A.J. (1975). Genetical and environmental diversity in Drosophila melanogaster. Nature, 255: 702-704.
- MINAWA, A. y BIRLEY, A.J. (1978). The genetical response to natural selection by varied environments. I. Short-term observations. Heredity, 40: 39-50.
- NEVO, E. (1976). Adaptative strategies of genetic systems in constant and varying environments. Population Genetics and Ecology. Ed. S. Karlin y E. Nevo. Academic Press, New York: 141-158.
- O'BRIEN, S.J. y MacINTYRE, R.J. (1969). An analysis of gene-enzyme variability in natural populations of Drosophila melanogaster and D. simulans. The American Naturalist, 103: 97-113.

- OSMAN, H. y ROBERTSON, A. (1968). The introduction of genetic material from inferior into superior strains. Genetical Research, 12: 221-236.
- POWELL, J.R. (1971). Genetic polymorphisms in varied environments. Science, 174: 1035-1036.
- PRAKASH, S. (1973). Patterns of gene variation in central and marginal populations of Drosophila robusta. Genetics, 75: 347-369.
- PRAKASH, S. (1977). Gene polymorphism in natural populations of Drosophila persimilis. Genetics, 85: 513-520.
- PRAKASH, S. y LEWONTIN, R.C. (1968). A molecular approach to the study of genic heterozygosity. III. Direct evidence of co-adaptation in gene arrangements of Drosophila. Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A., 59: 398-405.
- PRAKASH, S.; LEWONTIN, R.C. y CRUMPACKER, D.W. (1978). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. VI. The remarkable genetic similarity of geographical populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, (en prensa).
- PRAKASH, S.; LEWONTIN, R.C. y HUBBY, J.L. (1969). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 72: 169-175.
- PREVOSTI, A. (1955). Geographical variability in quantitative traits in populations of Drosophila subobscura. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 20: 294-299.
- REEVE, E.C.R. (1961). A note on non-random mating in progeny tests. Genetical Research, 2: 195-203.

- ROBERTS, C.R. (1967a). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. III. Selection from crosses between previously selected lines. Genetical Research, 9: 73-85.
- ROBERTS, C.R. (1967b). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. IV. Sources of new genetic variance-irradiation and outcrossing. Genetical Research, 9: 87-98.
- ROBERTSON, A. (1952). The effect of inbreeding on the variation due to recessive genes. Genetics, 37: 189-207.
- ROBERTSON, A. (1955). Selection in animals: synthesis. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 225-229.
- ROBERTSON, A. (1960). A theory of limits in artificial selection. Proceedings of the Royal Society. Sr. B., 153: 234-249.
- ROBERTSON, A. (1967). The nature of quantitative genetic variation. Heritage from Mendel. Ed. R.A. Brink, University of Wisconsin Press. pgs.: 265-280.
- ROBERTSON, A. (1968). The spectrum of genetic variation. Population Biology and Evolution. Ed. R.C. Lewontin, Syracuse University Press, Syracuse, New York, U.S.A. pgs. 5-16.
- ROBERTSON, F.W. (1955). Selection response and the properties of genetic variation. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 166-177.
- SAURA, A.; LAKOVAARA, S.; LOKKI, J. y LANKINEN, P. (1973). Genic variation in central and marginal populations of Drosophila subobscura. Hereditas, 75: 33-46.
- SELANDER, R.K. (1976). Genic variation in natural populations. Molecular Evolution. Ed. F.J. Ayala. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, U.S.A. pgs.: 21-45.

- SELANDER, R.K. y YANG, S.Y. (1969b). Protein polymorphism and genic heterozygosity in a wild population of the house mouse (Mus musculus). Genetics, 63: 653-667.
- SELANDER, R.K.; YANG, S.Y. y HUNT, W.G. (1969a). XVI Polymorphisms in esterases and hemoglobin in wild populations of the house mouse (Mus musculus). Studies in Genetics, University of Texas Publication, 6918: 271-338.
- SINGH, R.S.; LEWONTIN, R.C. y FELTON, A.A. (1976). Genetic heterogeneity within electrophoretic "alleles" of xanthine dehydrogenase in Drosophila pseudoobscura. Genetics, 84: 609-629.
- SINNOCK, P. (1975). The Wahlund effect for the two-locus model. The American Naturalist, 109: 565-570.
- SMITH, D.; LANGLEY, C.H. y JOHNSON, F.M. (1978). Variance component analysis of allozyme frequency data from eastern populations of Drosophila melanogaster. Genetics, 88: 121-137.
- SOLIMAN, M.H. y LINTS, F.A. (1975). Longevity, growth rate and related traits among strains of Tribolium castaneum. Gerontología, 21: 102-116.
- TORO, M.A. (1978). Diferencias genéticas entre poblaciones de Tribolium castaneum para caracteres cuantitativos. Tesis. Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid.
- UNDERWOOD, S. (1971). Selection procedures in populations. Ph.D. Thesis. Universidad de Edimburgo.
- VAN VALEN, L. (1965). Morphological variations and width of the ecological niche. The American Naturalist, 94: 377-390.

WAHLUND, S. (1928). Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen von Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. Hereditas, 11: 65-106.

WEARDEN, S. (1964). Alternative analyses of the dialles cross. Heredity, 19: 669-680.

WEBB, A.J. y KING, J.W.B. (1976). Development of a synthetic pig sire line by selection with immigration. 1. Results of selection and heritability estimates. Animal Production, 22: 231-244.

WRIGHT, S. (1952). The genetics of quantitative variability. Quantitative Inheritance. Ed. E.C.R. Reeve y C.H. Waddington, H.M.S.O., Londres. Pgs.: 5-41.

