

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



TESIS DOCTORAL

## **Análisis genético de los límites a la selección artificial**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR

**Blanca María Nieto López**

Madrid, 2015

Blanca María Nieto López

TP  
1981  
173



x-02-010211 6

**ANALISIS GENETICO DE LOS LIMITES A LA SELECCION ARTIFICIAL**

Departamento de Genética  
Facultad de Ciencias Biológicas  
Universidad Complutense de Madrid  
1981



BIBLIOTECA

© Blanca María Nieto López  
Edita e imprime la Editorial de la Universidad  
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía  
Noviciado, 3 Madrid-8  
Madrid, 1981  
Xerox 9200 XB 480  
Depósito Legal: M-23076-1981

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ANÁLISIS GENÉTICO DE LOS LÍMITES A LA SELECCIÓN ARTIFICIAL

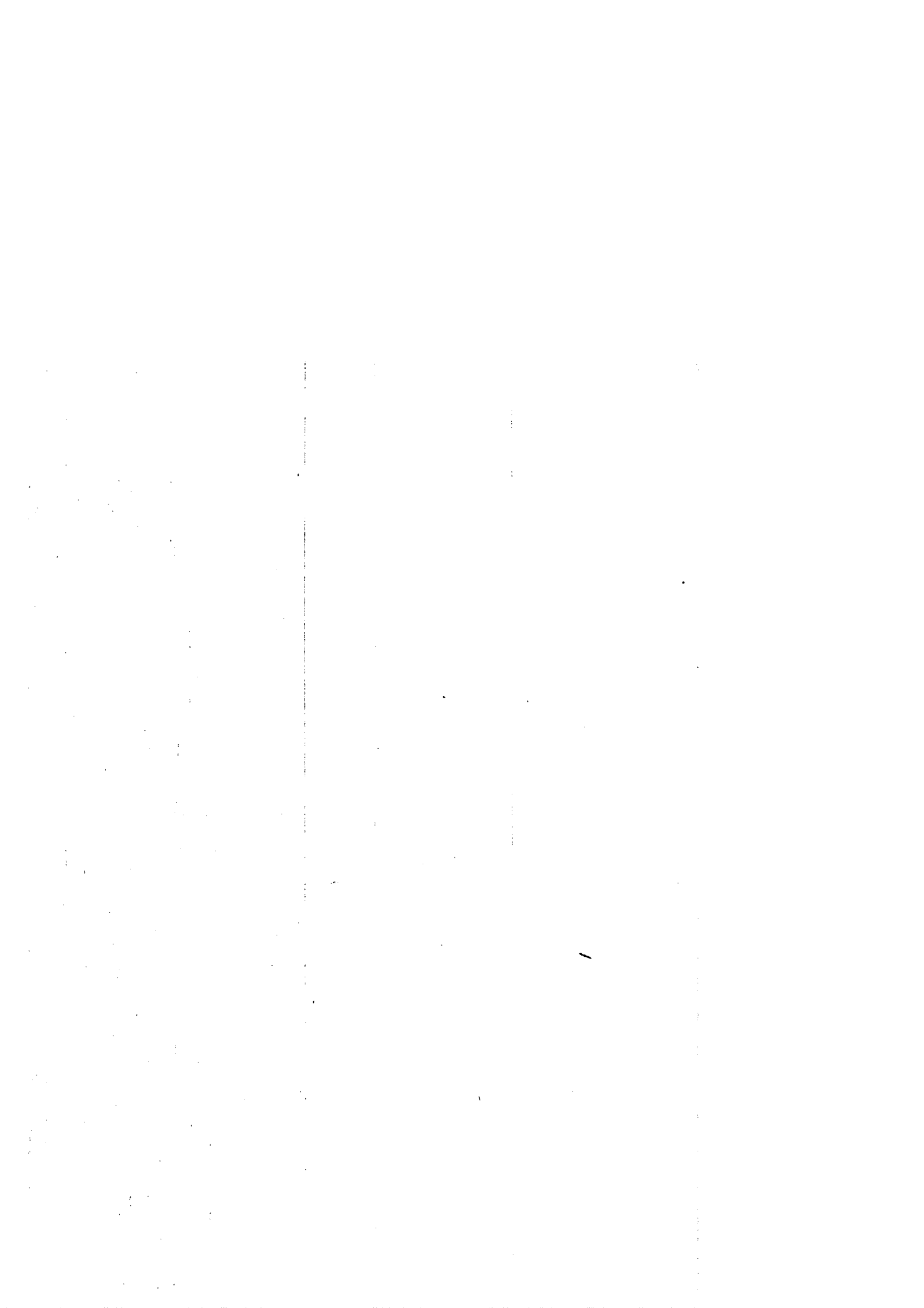
M E M O R I A

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

PRESENTA

BLANCA MARIA NIETO LOPEZ

*Madrid, 1979*



ANALISIS GENETICO DE LOS LIMITES A LA SELECCION ARTIFICIAL

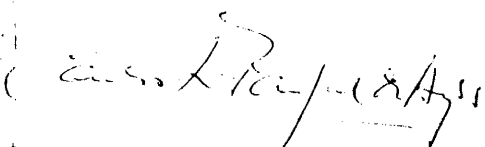
BLANCA MARÍA NIETO LÓPEZ

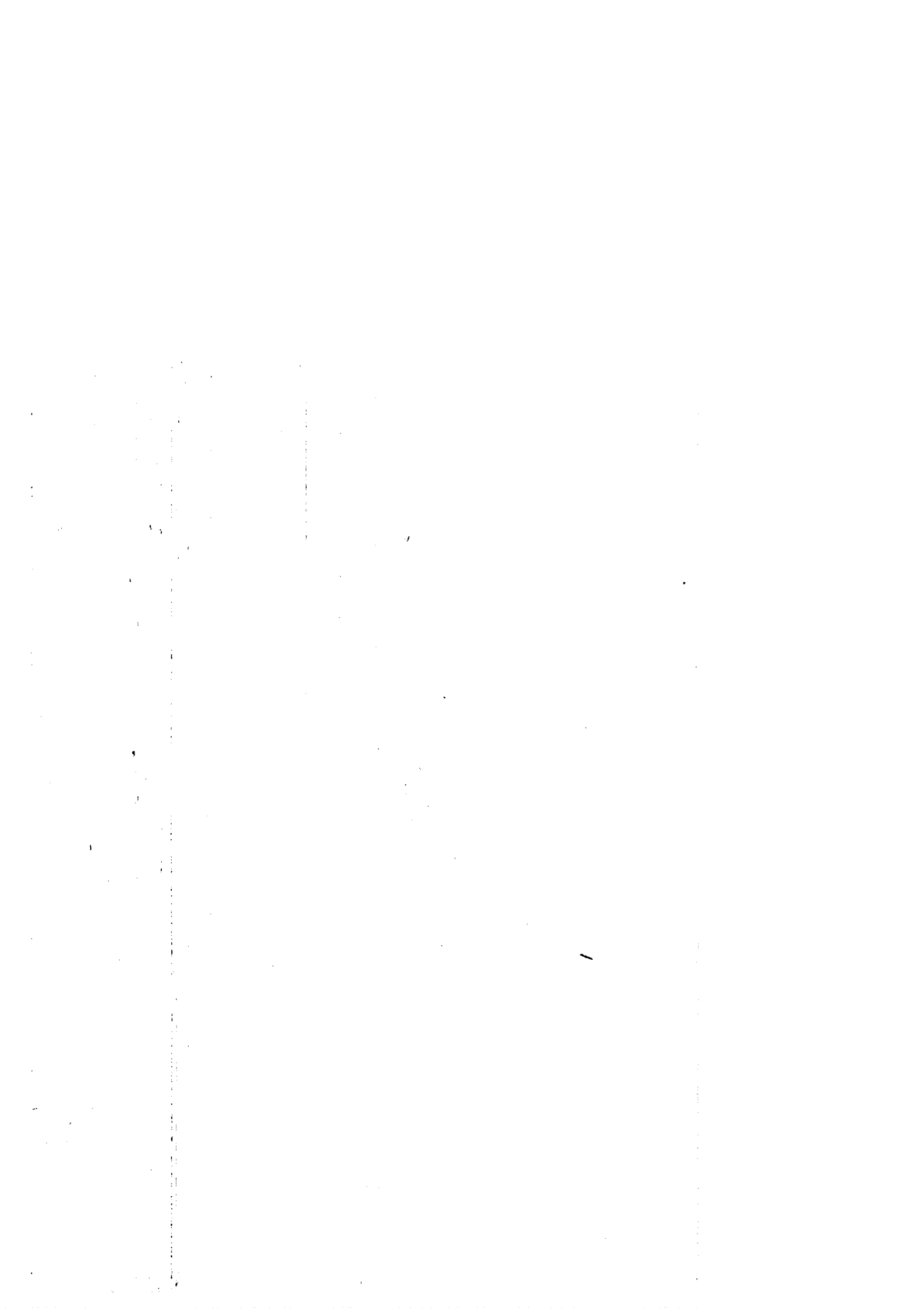
*Trabajo presentado para optar  
al grado de Doctor en Ciencias  
Biológicas de la Universidad  
Complutense de Madrid por Blanca  
María Nieto López.*

*Madrid, 1979*

Vº Bº

EL DIRECTOR DE LA TESIS

  
Fdo.: Carlos López-Fanjul de Argüelles



## INDICE

	<u>Página</u>
INTRODUCCION.....	1
1. Causas genéticas de aparición de un límite a la selección.....	4
a. Fijación o agotamiento de la varianza aditiva.....	4
b. Sobredominancia.....	5
c. Antagonismo entre las fuerzas de la selección natural y artificial.....	5
d. Genes recesivos a baja frecuencia.....	7
e. Interacción genotipo-ambiente.....	7
f. Correlación genética negativa.....	7
g. El ligamiento.....	8
2. Teoría de los límites a la selección.....	9
3. Posibilidades de superación del límite.....	12
PRIMERA PARTE.....	16
MATERIAL Y METODOS.....	17
A. MATERIAL BIOLÓGICO.....	17
1. Origen de las líneas.....	17
2. Antecedentes de las líneas.....	18
3. Condiciones ambientales.....	21
B. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	23
1. Experimento I.....	23
2. Experimento II.....	25
C. ANÁLISIS GENÉTICO-ESTADÍSTICO.....	27
1. Coeficientes de consanguinidad.....	27
2. Análisis de varianza.....	27
3. Regresión múltiple.....	30
4. Análisis dialéctico.....	30
5. Análisis de los efectos cromosómicos.....	33

	<u>Página</u>
RESULTADOS.....	35
A. EXPERIMENTO I.....	35
1. Serie I de líneas consanguíneas.....	35
a. Cambios en la media.....	35
b. Evolución de la varianza.....	43
2. Serie II de líneas consanguíneas.....	43
a. Evolución de las medias.....	43
b. Evolución de las varianzas.....	48
c. Formación de poblaciones sintéticas...	61
d. Análisis biométrico.....	64
d.1. Primer análisis dialélico.....	64
d.2. Segundo análisis dialélico.....	64
B. EXPERIMENTO II.....	77
a. Evolución de los parámetros durante el proceso selectivo de las líneas K y M....	77
a.1. Estudio de la línea K.....	77
a.2. Estudio de la línea M.....	81
b. Evolución de los parámetros en el proceso selectivo de la línea T.....	81
c. Análisis cromosómico-citogenético.....	81
d. Análisis cromosómico-genético-estadístico	82
DISCUSION.....	88
1. Variabilidad no letal.....	88
a. Resultados del proceso de consanguinidad.	88
b. Selección en poblaciones sintéticas for- madas por cruzamientos de líneas consan- guíneas.....	88
c. Análisis dialélico.....	89
2. Variabilidad letal.....	89
3. Análisis de las líneas seleccionadas y re- lajadas.....	90

	<u>Página</u>
a. Análisis de la línea M .....	90
b. Análisis de la línea K .....	91
4. Estudio de la línea T .....	92
SEGUNDA PARTE.....	93
MATERIAL Y METODOS .....	94
A. MATERIAL BIOLÓGICO .....	94
Origen de las líneas .....	94
B. DISEÑO EXPERIMENTAL .....	97
1. Experimento de consanguinidad y selección .....	97
2. Selección recíproca recurrente .....	97
RESULTADOS .....	100
1. Selección .....	100
2. Consanguinidad y selección .....	100
3. Selección recíproca recurrente .....	100
DISCUSION .....	107
RESUMEN Y CONCLUSIONES .....	108
AGRADECIMIENTOS .....	110
BIBLIOGRAFIA .....	111
APENDICE .....	116



### INTRODUCCION

Las técnicas clásicas de la Genética Cuantitativa solamente permiten predecir, en rigor, la respuesta a la selección  $R$  en una sola generación mediante el conocimiento de la heredabilidad  $h^2$  del carácter seleccionado y del diferencial de selección  $S$  (FALCONER, 1960), tal como se indica en la fórmula:

$$R = h^2 S$$

Como el diferencial de selección no se conoce hasta que no se hace la selección en la generación paterna, esta ecuación de la respuesta no es de mucha utilidad para predecirla, es necesario, por tanto, ver cuales son las causas que determinan la magnitud del diferencial de selección. Este depende de dos factores: de la proporción de la población incluida en el grupo seleccionado y de la desviación típica fenotípica del carácter.

La ecuación de predicción de la respuesta a la selección puede generalizarse si tanto la respuesta como el diferencial de selección se expresan en términos de la desviación típica fenotípica  $\sigma_p$

$$\frac{R}{\sigma_p} = \frac{S}{\sigma_p} h^2$$

siendo  $S/\sigma_p$  la intensidad de selección  $i$  que depende únicamente de la proporción de la población incluida en el grupo seleccionado, supuesta distribución normal, resultando:

$$R = i h^2 \sigma_p$$

Vemos, por tanto, que la respuesta depende de la heredabilidad del carácter en la generación en la cual se seleccionó a los padres. Como el efecto básico de la selección es cambiar las frecuencias génicas, las propiedades genéticas de la generación filial, en particular la heredabilidad, no se-

rán las mismas que en la generación paterna. Entonces, dado que los cambios de frecuencia génica son desconocidos, estrictamente hablando no podemos predecir la respuesta de una segunda generación de selección sin volver a determinar la heredabilidad.

Por otra parte, se ha comprobado experimentalmente numerosas veces que el valor de la heredabilidad estimado en la población base se mantiene constante durante las primeras generaciones de selección, por tanto, la respuesta durante estas primeras generaciones de selección es aproximadamente lineal y su predicción a corto plazo puede hacerse mediante el conocimiento de la heredabilidad del carácter en la población base.

Ahora bien, la linealidad de la respuesta no se mantiene a largo plazo, sino que el valor de la respuesta por generación va disminuyendo hasta que desaparece. En este momento es cuando se dice que se ha alcanzado un límite a la selección. Este hecho es consecuencia de que las condiciones impuestas por el modelo infinitesimal (FISHER, 1918), no se cumplen. Estas condiciones son:

- Que los efectos de los loci que controlan la expresión fenotípica del carácter sean pequeños.
- Que el número de estos loci que controlan la expresión del carácter sea grande.
- Que la población sea de tamaño infinito.

En estas circunstancias, efectivamente, la variación genética de una población seleccionada no cambia (CROW Y KIMURA, 1970), o cambia poco (BULMER, 1971).

El concepto de límite a la selección aparece como resultado de aplicar selección con el objeto de cambiar la media de un carácter. La respuesta cesará, más pronto o más tarde, después de un continuado declive en magnitud. La media del carácter en este punto es llamada límite a la selección. De esta desaparición gradual de la respuesta existen numerosos ejemplos en la literatura cuando se realizan experimentos de selección.

El tiempo en el cual se alcanza el límite es un concepto abstracto porque teóricamente sólo se alcanza de manera asintótica. Sin embargo, en la práctica, un límite operativo se alcanza siempre, por el hecho de seleccionar continuamente la población. En definitiva, se dice que una línea está en su límite cuando ya no aparece respuesta, es, por tanto, un concepto puramente operativo, práctico, que hay que distinguir del concepto teórico.

De lo expuesto anteriormente se infiere que es de gran interés en Mejora Genética, tanto la predicción del número de generaciones de selección durante las cuales la respuesta será positiva y práctica económicamente, como la magnitud final de ésta. Y una vez en el límite interesa conocer las posibilidades de sobrepasarlo, posibilidades que residirán en el conocimiento que tengamos de la situación genética en ese momento. Dado que los animales domésticos han estado sujetos a muchas generaciones de selección, pudieran haber alcanzado el límite a la selección para caracteres económicamente importantes, por tanto sería de gran utilidad el estudio de procedimientos adecuados para romper los límites y conseguir respuestas adicionales.

El problema de sobrepasar los límites a la selección presenta dificultades, principalmente por la falta de información sobre la situación genética de la población bajo selección. Incluso cuando la situación genética puede ser definida y la naturaleza del límite puede, más o menos, ser identificada, los resultados se aplican solamente para la población particular estudiada en ese tiempo y no pueden ser extrapolados a otras poblaciones, incluso cuando se selecciona para el mismo carácter en la misma población. Esto se debe a que las causas genéticas de que se alcance un límite no son, como veremos, mutuamente excluyentes y, además, dependen de la constitución genética inicial, el tipo de acción génica, el tamaño efectivo de la población seleccionada y la relación genética entre diferentes caracteres, incluida la eficacia biológica.

## 1. Causas genéticas de aparición de un límite a la selección.

Las causas genéticas de aparición de un límite a la selección pueden ser muy variadas y de hecho es muy difícil extrapolar de un límite a otro aún en los casos en que estos techos se hayan alcanzado en líneas seleccionadas de igual forma, para el mismo carácter y que hayan sido extraídas de la misma población base. Clasificaciones de las distintas causas han sido hechas por LERNER (1958), FALCONER (1960) y AL-MURRANI (1974). Estas causas, que enumeraremos a continuación, no son mutuamente excluyentes.

### a) Fijación o agotamiento de la varianza aditiva.

Una posibilidad es que los límites a la selección estén determinados por la más simple de las situaciones posibles, es decir, por la fijación de los loci que controlan la expresión del carácter. La varianza genética decrece a medida de que nos aproximamos al límite y estará completamente agotada cuando la población alcance el límite. Del mismo modo, la varianza fenotípica decrecerá cuanto más nos aproximemos al límite. Como consecuencia de la ausencia total de varianza genética, la heredabilidad estimada en el límite será cero. En este momento, ni la relajación ni la selección en sentido contrario tendrán efecto sobre la media de la población si ésta se encuentra verdaderamente en el límite a la selección, ni tampoco se presentará depresión consanguínea.

La primera evidencia experimental respecto a la fijación o agotamiento de la varianza aditiva como causa del límite a la selección, la proporcionaron los trabajos de FALCONER y KING (1953) sobre peso en ratones. Situaciones semejantes han sido descritas por ROBERTS (1966a y b) trabajando también sobre el mismo carácter, F.W. ROBERTSON (1955) con Drosophila melanogaster que usó longitud del torax como criterio de medida del cuerpo y BROWN y BELL (1961) también con Drosophila melanogaster que estudiaron el efecto de la selección a largo plazo para fecundidad.

Ahora bien, también puede suceder que la población, después de que se ha alcanzado el límite a la selección, responda a

la selección practicada en sentido contrario o a la relajación, ante lo cual tenemos que decir que aún existe alguna clase de varianza genética. Esta presencia de varianza genética residual podría resultar por las siguientes causas.

b) Sobredominancia.-

Puede ocurrir que la selección favorezca a los heterocigotos en algunos loci con respecto al carácter. Entonces la selección llevará sus frecuencias génicas hacia los valores de equilibrio, dando lugar así a varianza genética. En esta situación la respuesta cesará al ser cero la varianza aditiva a pesar de que existe varianza genética. Si este es el caso, la relajación no producirá respuesta, mientras que sí lo hará la selección en sentido contrario, sin embargo la respuesta en este caso no será inmediata, sino que se presentará lentamente y sólo llegará a hacerse rápida cuando las frecuencias génicas se separen (por deriva) de los valores de equilibrio. El carácter presentará depresión consanguínea. No existen ejemplos claros de que se haya presentado este caso de sobredominancia más que en combinación con otra causa: antagonismo de la selección natural y artificial.

c) Antagonismo entre las fuerzas de la selección natural y artificial.-

La oposición de la selección natural a la artificial puede ser la causa de aparición de un límite aparente, incluso cuando exista varianza aditiva todavía disponible. La acción de la selección natural sobre el carácter puede hacerse más intensa conforme la media de la población se aleja del nivel original, hasta llegar a ser lo suficientemente grande como para contrarrestar completamente la acción de la selección artificial. Entonces cesaría la respuesta, pero la selección artificial en sentido contrario sería ayudada por la selección natural. El límite a la selección dejará de ser permanente en cuanto la selección artificial deje de actuar. La línea responderá por tanto a la relajación y a la selección en sentido opuesto, y la intensidad de selección predicha será menor que la efectiva. Ejemplos de esta causa como límite a la selección han sido descritos por FALCONER (1955) y ROBERTS (1966 b) al seleccionar líneas de ratones para tamaño pequeño. En el límite, Roberts encontró una

estima de heredabilidad positiva, al efectuar la selección en sentido contrario para aumentar el peso, se obtuvo respuesta y al relajar las líneas, la media también reversionó algo hacia el nivel base. Todos estos fenómenos indicaban la presencia de varianza aditiva en el límite y los datos obtenidos en esta experiencia apuntaban a que la oposición de la selección natural a la artificial era la causa del límite alcanzado.

Entra dentro de este apartado la aparición de sobredominancia aparente, generada por la acción combinada de la selección natural y la selección artificial. Consideremos un locus en el cual el heterocigoto  $A_1A_2$  es superior con respecto al carácter seleccionado al homocigoto  $A_1A_1$  y que el homocigoto  $A_2A_2$  no es viable o es estéril. La selección artificial escogerá genotipos  $A_1A_2$  o quizá  $A_2A_2$  si éste fuera viable, pero la selección natural rechazará a este último, de forma que bajo los efectos combinados de la selección artificial y natural el heterocigoto es superior. Como ejemplo de esta causa nos referiremos al gen para enanismo en el ratón conocido como pigmy (pg), descrito por KING (1950). Este gen reduce el tamaño del cuerpo y es casi, pero no del todo, recesivo en su efecto. Este gen pigmy nos proporciona un caso semejante al referido anteriormente con respecto a la práctica de selección artificial para tamaño pequeño. Los heterocigotos (+ pg) son favorecidos, porque son más pequeños, que los homocigotos normales (++). Los homocigotos (pg pg) son más pequeños aún, pero son estériles. Cuando en esta situación se alcanza el límite a la selección habrá varianza genética debida a dicho gen, pero no habrá respuesta. Cuando se hace selección en sentido contrario, el homocigoto ++ será favorecido y la población, por lo tanto, responderá inmediatamente.

Situaciones parecidas se han encontrado repetidas veces al seleccionar para aumentar o disminuir el número de cerdas abdominales (CLAYTON y ROBERTSON, 1957) en D. melanogaster. Una vez en el límite, ambas líneas alta y baja, dieron una respuesta positiva a la selección en sentido contrario, con aumento de varianza paralelo; lo mismo ocurre con las cerdas esternopleurales (MADALENA y ROBERTSON, 1975) llegándose, en este caso, a identificar y localizar los loci concretos implicados. Posteriores análisis mostraron que, en el mantenimiento de la heterocigosis de la población en el límite, los letales fueron un factor esencial.

En estas líneas seleccionadas habían aparecido loci en los que un homocigoto es letal y el otro es desventajoso con respecto a la dirección de la selección practicada frente a los heterocigotos, es decir, había una sobredominancia aparente.

d) Genes recesivos a baja frecuencia.-

La segregación de genes recesivos a baja frecuencia, desventajosos con respecto a la dirección de la selección practicada, pueden ser también responsables de la persistencia de variación genética en una población seleccionada artificialmente que ha alcanzado el límite a la selección. En esta situación la  $V_A$  es aproximadamente nula, pero la  $V_G$  existe debido a la segregación de dichos genes. FALCONER (1971) seleccionó para mayor tamaño en ratones hasta alcanzar un límite. En esta situación, la práctica conjunta de consanguinidad y selección llevó consigo la superación del límite alcanzado previamente. Estos resultados se explican considerando que en el proceso selectivo previo no se habían eliminado algunos recesivos desfavorables, lo cual se consiguió, al menos en parte, por la práctica posterior de consanguinidad y selección. Esta situación es difícil de distinguir de la explicada en el apartado b), debida a sobredominancia.

e) Interacción genotipo-ambiente.-

Otra de las posibles causas de aparición de un límite a la selección es el de la interacción genotipo x medio y fue apuntada por DICKERSON (1955). Si el medio ambiente varía de tal forma que el mejor genotipo no es el mismo cada generación, como podría ocurrir con la resistencia a enfermedades, la respuesta obtenida en la generación  $t$  no tendrá relación con la que se obtendrá en la generación  $t + 1$  y, como consecuencia, no habrá progreso gradual por selección.

En los apartados vistos hasta ahora, hemos considerado, como máximo, dos caracteres: el carácter estudiado bajo selección y la eficacia biológica. En el apartado f) consideramos, al menos, dos caracteres.

f) Correlación genética negativa.-

Los trabajos sobre gallinas mostraron que correlaciones genéticas negativas podrían ser responsables de los límites al-

canzados por poblaciones seleccionadas. LERNER y DEMPSTER (1951) encontraron que el límite alcanzado por sus líneas de gallinas seleccionadas para longitud de la pata, estaba determinado por una correlación genética negativa entre dicho carácter seleccionado y la incubabilidad. Esta correlación negativa se ha desarrollado por la selección prolongada para ambos caracteres. Este es un ejemplo más de dos causas conjuntas, una de ellas relacionada con la acción de la selección natural, puesto que incubabilidad debe ser un componente importante de eficacia biológica.

La correlación genética negativa fue también la causa del límite alcanzado en el experimento de DICKERSON (1955) utilizando gallinas comerciales Kimber. El cese de la respuesta a la selección para producción y peso de huevos pudo ser atribuido a una correlación genética negativa entre estos caracteres, la cual actúa cuando la selección iba dirigida hacia el aumento de ambos caracteres simultáneamente.

En cualquier caso, las respuestas correlacionadas que interesan, fundamentalmente son aquellas relacionadas con la eficacia biológica como ya hemos visto anteriormente.

#### g) El ligamiento.-

Los trabajos realizados en los últimos años, que se detallarán a continuación, coinciden en que es difícil considerar al ligamiento como una causa importante de aparición de límites a la selección y, cuando lo es, parece actuar en combinación con alguna de las causas descritas anteriormente. HILL y ROBERTSON (1966) estudiaron mediante simulación el efecto del ligamiento sobre el límite a la selección. Consideraron dos loci con acción génica aditiva, pero cuyos efectos no eran necesariamente iguales y concluyeron que el grado de ligamiento tenía un efecto pequeño sobre la respuesta total cuando los loci tenían efectos desiguales sobre el carácter seleccionado; por el contrario, la mayor reducción en la respuesta total fue observada cuando ambos loci tenían un efecto aproximadamente igual, cuando había ligamiento estrecho y cuando los alelos favorables están a bajas frecuencias iniciales. Añadieron que, las consideraciones del ligamiento no influirían grandemente sobre la intensidad de selección practicada si sólo están involucrados dos loci, ahora bien, se podrían encontrar efectos más drásticos con más de dos loci.

ROBERTSON (1970a), estudió teóricamente esta última situación, estableciendo que los efectos del ligamiento son mucho menos importantes de lo que pudiera esperarse, (considerando el ligamiento en términos del grado de supresión del sobrecruzamiento en un cromosoma).

Por último, los resultados experimentales de MC PHEE y ROBERTSON (1970) sobre el efecto de la supresión del sobrecruzamiento en la respuesta total a la selección para número de cerdas en D. melanogaster, mostraron que los límites a la selección en ausencia de recombinación se aproximan a los predichos si se admite la recombinación. Lógicamente, en mamíferos, el efecto del ligamiento será aún menor puesto que los loci que controlan la expresión del carácter se distribuirán en muchos cromosomas.

No se puede generalizar sobre la importancia de estos factores que acabamos de señalar, ni podemos predecir cuál o cuáles son más probables en algún caso particular. Cada situación tiene que ser analizada experimentalmente.

## 2. Teoría de los límites a la selección.

La única teoría de que disponemos con respecto a los límites a la selección se debe a ROBERTSON (1960, 1970 a) y está circunscrita solamente al primero de los casos descritos, es decir, a la situación en la que el límite se alcanza por agotamiento de la varianza genética. La aproximación al límite en este caso se lleva a cabo de forma gradual. Si el tamaño de una línea seleccionada fuera infinito, la selección traería consigo la fijación del alelo más favorable en cada locus, desde luego en un tiempo infinito. Si esto no es así, y nunca lo es, existe una probabilidad de que en un locus no se fije el alelo más favorable presente en la población base y, como consecuencia, el límite alcanzado en este caso será inferior al máximo posible. La probabilidad de fijación de un alelo dependerá de las magnitudes de su efecto y de su frecuencia inicial y del tamaño efectivo de la población seleccionada, por tanto, si un alelo tiene un efecto grande, una frecuencia inicial alta y la selección se lleva a cabo con intensidad y tamaño efectivo grande, su probabilidad de fijación es mayor que la de otro que no reúna alguna de estas con-

diciones. Si la acción génica es aditiva, la probabilidad de fijación en el límite  $u(q)$  viene dada por:

$$u(q) = \frac{(1-e^{-4Ns q})}{(1-e^{-4Ns})}$$

y dado que para la selección artificial  $s = 2ai/\sigma_p$ , tenemos que:

- $u(q)$  depende del parámetro  $Nia/\sigma_p$  y no de cada uno de los parámetros  $N$ ,  $i$ ,  $a$  o  $\sigma_p$  por separado.
- por otra parte, para un valor dado de  $Nia/\sigma_p$ , la escala de tiempos es proporcional a  $N$  en lo que respecta a la respuesta final a la selección, es decir, si por ejemplo, el valor de  $N$  se dobla y el de  $i$  se reduce a la mitad, el límite alcanzado por dos líneas será el mismo, pero la línea seleccionada con tamaño  $2N$  lo alcanzará en doble número de generaciones. Hay que tener en cuenta que  $u(q)$  puede definirse como el porcentaje de líneas seleccionadas en que se fija el mismo alelo, o bien el porcentaje de loci equivalentes que se fijan en una determinada línea.
- como es lógico, si  $Nia/\sigma_p$  tiende a cero,  $u(q)$  tiende a  $q$  y si  $Nia/\sigma_p$  tiende a uno,  $u(q)$  tiende también a uno. Si  $Nia/\sigma_p$  es muy pequeño, por ejemplo menor que  $0,5$ , la probabilidad de fijación en un locus aditivo vendrá dada por:

$$u(q) = q + 2Niaq(1-q)/\sigma_p$$

y la respuesta total (límite) será  $2N$  veces la obtenida en la primera generación, y la mitad de esa respuesta (vida media) se alcanzará en  $1,4N$  generaciones. Por tanto, si  $Nia/\sigma_p$  no es pequeño, la vida media será menor que  $1,4N$ , predicción que puede utilizarse como estima del número de genes actuantes, aunque depende de la acción génica (hasta aquí considerábamos que era aditiva) y su valor está muy afectado por la presencia de ligamiento. Como comprobación de la Teoría PEREIRA

DA SILVA (en ROBERTSON, 1966) seleccionó para alto y bajo número de cerdas esternopleurales en D. melanogaster con tres tamaños diferentes y la misma intensidad, alcanzando límites proporcionales a los tamaños.

Entre las consecuencias de la teoría de los límites a la selección tenemos las siguientes:

a) Si el número de individuos evaluados por generación es constante e igual a  $T$ , el límite máximo (para  $t = \infty$ ) se alcanza seleccionando cada generación el mejor 50%. Puesto que a mayores valores de  $N_i$  se alcanzan techos más altos, se trata de hallar la proporción seleccionada que haga máximo este producto. Como  $i = Z/P$  y  $p = N/T$ ,  $N_i = TZ$ , al ser  $T$  constante,  $N_i$  será máximo cuando lo sea  $Z$ , es decir, para  $p = 50\%$ . Otros casos menos sencillos han sido tratados teóricamente por ROBERTSON (1970 b) y JODAR y LOPEZ-FANJUL (1977) y experimentalmente por RUANO, OROZCO y LOPEZ-FANJUL (1975).

b) La utilización de información familiar lleva consigo una reducción del tamaño efectivo y, por tanto, del límite. Un caso excepcional distinto ha sido estudiado teóricamente por DEMPFFLE (1974).

c) Los esquemas de selección que incluyen subdivisión y cruzamientos, solamente son efectivos si el carácter está controlado en parte por loci dominantes. Si la acción es puramente aditiva MARUYAMA (1970) ha demostrado que si se seleccionan  $K$  líneas de tamaño  $N$  y proporción seleccionada  $p$ , cada una hasta el límite y entonces se cruzan y se vuelven a seleccionar con tamaño  $KN$  y la misma proporción  $p$ , el límite alcanzado será el mismo que el de otra línea que se hubiera seleccionado con tamaño  $KN$  y proporción  $p$  desde el principio. El problema ha sido abordado experimentalmente por MADALENA y ROBERTSON (1975). Sin embargo, en el caso de recesivos a baja frecuencia, el esquema de subdivisión lleva consigo el que se alcance un límite más alto (MADALENA y HILL, 1972).

d) Para valores bajos de  $N_i$ , sólo los alelos con efecto grande o frecuencias altas serán fijados por selección. Cuando  $N_i$  aumenta, los alelos a baja frecuencia y con efectos más pequeños empezarán a ser fijados.

e) Como consecuencia de la teoría desarrollada por ROBERTSON (1970 a), un esquema intermitente de selección no es de esperar que lleve consigo un límite más elevado que otro que no tenga esta característica, a pesar de que el ligamiento sea intenso. El problema ha sido tocado experimentalmente por RATHIE y BARKER (1968).

ROBERTSON (1966) indicó que la teoría existente es inadecuada porque no puede predecir los límites a la selección. Del mismo modo, la teoría no puede predecir con precisión el tiempo requerido para alcanzar el límite a la selección, aunque permite hacer una serie de predicciones cualitativas.

### 3. Posibilidades de superación del límite.

En cuanto a las posibilidades de superación del límite, se puede decir, en principio, que éstas no son grandes por dos razones: la primera reside en la dificultad de conocer cuál es la base genética de un techo a la selección, conocimiento indispensable para poder actuar, es decir, identificar cuál es la causa real del límite, y la segunda reside en lo costoso de la actuación una vez determinada la situación genética.

1.- En el caso de agotamiento de la varianza aditiva, es claro que lo que se debe hacer es introducir nueva variación genética. Esto puede ser logrado, teóricamente, por inducción de mutaciones o por cruzamientos.

- El método de inducción de mutaciones por irradiación como fuente de introducción de nueva variación genética en caracteres cuantitativos, ha sido revisado por varios autores y los resultados no son muy consistentes. Algunos trabajos han dado resultados positivos (SCOSSIROLI y SCOSSIROLI, 1959) mientras que otros han fracasado (CLAYTON y ROBERTSON, 1955, 1964). En definitiva, estas experiencias indican, en general, que los métodos de inducción de mutación como generadores de nueva variabilidad utilizable por selección, no son de mucha utilidad, especialmente en animales domésticos; entre otras cosas porque probablemente las dosis necesarias serían demasiado grandes para ser toleradas.

Además sería necesario saber antes si se pueden esperar resultados positivos. No hay, sin embargo, garantías de producir mutaciones favorables y si la variación producida fuera recesiva, las altas intensidades de selección necesarias para su utilización no serían practicables (ABPLANALP, LOWRY, LERNER y DEMPSTER, 1964).

- Los cruzamientos pueden ser una forma de introducción de material genético procedente de una estirpe seleccionada o no en otra que haya alcanzado el límite. Si tal introducción ocurre, la selección puede entonces continuarse en la nueva población cruzada con el fin de superar el límite previo. FALCONER y KING (1953) eligieron dos líneas de ratones que habían sido seleccionadas para tamaño corporal grande por un periodo de más de 30 generaciones de selección y habían ambas alcanzado el límite. Una línea era de ratones de cuerpo largo y no muy pesados y la otra era de ratones de cuerpo más corto pero de mayor peso. Si el límite a la selección en esas líneas fuera debido a la pérdida de varianza genética, el cruce proporcionará nueva varianza, y la respuesta se reanudará por selección en la población cruzada. Esto sería lo esperado excepto en las situaciones, muy improbables, de que ambas líneas estuvieran fijadas para el mismo conjunto de genes con relación al carácter estudiado. Los resultados confirmaron que el límite alcanzado para alto peso del cuerpo era debido al agotamiento de la varianza aditiva presente inicialmente en esas líneas y la respuesta a la selección en el cruce fue significativa en ambas direcciones.

ROBERTS (1967 a) trabajando también con ratones obtuvo resultados altamente satisfactorios al cruzar líneas seleccionadas para alto peso del cuerpo en su límite. El caso de cruzar una línea seleccionada en su límite y otra sin seleccionar fue estudiado también por ROBERTS (1967 b) para alto peso del cuerpo. La  $F_1$  fue superior a la media de los padres y luego seleccionó el cruce durante 16 generaciones superando el límite y concluyó que cruzando por una estirpe sin seleccionar hay esperanzas de sobrepasar el límite aunque sean ne-

cesarias muchas generaciones para, en primer lugar, restablecer el nivel de la población seleccionada y en segundo lugar para superarlo. Evidentemente, para el caso de animales domésticos el tiempo que requiere este proceso es muy largo y además durante este periodo pueden perderse genes favorables. Esta desventaja parece indicar la superioridad del cruce para distintas estirpes seleccionadas en su límite en vez de utilizar el cruce con una línea sin seleccionar.

Este caso ha sido también estudiado teórica y experimentalmente por OSMAN y ROBERTSON (1968) y LOPEZ-FANJUL y HILL (1973) con cerdas esternopleurales en D. melanogaster. En ambos casos se ha llegado a la conclusión de que la rotura del límite es posible y que el ligamiento no es un factor importante.

2.- Si el límite alcanzado está determinado por una situación de sobredominancia, los esquemas de selección recíproca recurrente pueden llevar consigo una rotura del techo, sin embargo los intentos experimentales no han tenido éxito hasta el momento (NEWMAN, 1960). Por otra parte los esquemas de consanguinidad y selección, semejantes a los de subdivisión y cruzamientos ya citados, sólo pueden tener éxito si con ellos se pretende eliminar recesivos desfavorables a baja frecuencia, como parece haber sido el caso de FALCONER (1971) con respecto al tamaño de camada en ratones.

\* \* \*

El presente trabajo se divide en dos partes, en cada una de las cuales los apartados de material y métodos, exposición de los resultados obtenidos, y discusión del trabajo se realizarán de forma independiente. En la primera parte el experimento que se presenta ha sido llevado a cabo con objeto de analizar la naturaleza genética de los límites a la selección alcanzados por tres líneas de D. melanogaster seleccionadas durante mas de 80

generaciones para bajo número de cerdas esternopleurales. Esta parte se divide a su vez en dos experimentos I y II. En la segunda parte se intenta sobrepasar los límites a la selección obtenidos por otras dos líneas seleccionadas para el mismo carácter y dirección de selección.

PRIMERA PARTE

## MATERIAL Y METODOS

### A. MATERIAL BIOLÓGICO

El carácter cuantitativo que hemos evaluado ha sido la suma de cerdas en las placas esternopleurales derecha e izquierda de Drosophila melanogaster.

#### 1. Origen de las líneas.

El material experimental de partida, con respecto a los experimentos I y II, son tres líneas denominadas K, M y T, seleccionadas durante más de 80 generaciones para bajo número de cerdas esternopleurales. Las tres líneas son poblaciones sintéticas, es decir, producto de cruzamientos entre líneas seleccionadas en la que la selección se ha continuado en la misma dirección en la población cruzada. El origen de estas líneas y el de sus poblaciones parentales, así como la evolución del proceso selectivo, ha sido descrito por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973 a,b), donde las líneas K y M se denominan  $K^6$  y  $KPS^{21}$ , respectivamente.

La línea K proviene de un cruzamiento entre seis líneas seleccionadas (proporción 5/25 de cada sexo) extraídas de la población Kaduna, descrita por CLAYTON, KNIGHT, MORRIS y ROBERTSON (1957). A continuación, este cruce fue seleccionado a igual proporción (20%) y tamaño seis veces mayor (proporción 30/150 de cada sexo) hasta la generación 54, en que el tamaño se redujo a 5/25 de cada sexo, continuándose la selección.

La línea M es un cruce de las seis líneas seleccionadas de origen Kaduna que originaron la línea K, otras seis segregadas originalmente de la población Pacific, descrita por F.W. ROBERTSON (1960), y nueve, extraídas de un cruce Kaduna x Pacific descrito por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973,a). Las 21 líneas se seleccionaron con proporción 5/25 y, a partir de su cruzamiento, con proporción 30/150, es decir, con tamaño seis veces mayor e igual proporción seleccionada (20%). En la generación 54 el tamaño de la línea M se redujo al 5/25, continuándose la selección.

El origen de la línea T es bastante más complejo que el de las dos anteriores y deriva de una serie de cruzamientos no simultáneos entre tres líneas sintéticas seleccionadas: La M ya descrita y las BP<sup>6</sup> y BSt<sup>6</sup> descritas por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973,b). Estas dos últimas poblaciones se seleccionaron desde su formación y durante 20 generaciones con proporción 30/150; a continuación se cruzaron entre sí y con líneas derivadas de la M para formar la línea T, seleccionada con proporción 10/150, que equivale al 20% empleado en todas las líneas mencionadas.

En resumen, la línea K interviene en la formación de la M y de la T, y la M en la de la T, tal como se señala en la Figura 1.

## 2. Antecedentes de las líneas.

Expondremos brevemente cuales fueron los resultados de la selección para bajo número de cerdas en las líneas estudiadas K, M y T. En todas ellas, la respuesta total observada fue considerable y del orden de siete desviaciones típicas del carácter medido en la población base, descendiendo la media desde 18 a 3-4 cerdas. La magnitud de la respuesta obtenida por generación fue disminuyendo de forma gradual y durante las últimas 30 generaciones de selección no han podido detectarse cambios apreciables en la media de las líneas seleccionadas. Los resultados de la selección durante este periodo se exponen en la Tabla 1, en donde la generación final refiere a dos momentos, en los que se extrajeron las líneas consanguíneas pertenecientes a las series I y II respectivamente, siendo la extracción de la serie I anterior a la de la II.

Hay que señalar que el límite alcanzado por estas líneas es el más bajo de los citados en la literatura, estando caracterizado por una media de 3-4 cerdas, de ahí el interés de llevar a cabo este experimento. Sin embargo, esta ausencia de cambio no podía tomarse como síntoma de fijación de los alelos favorables, puesto que la presencia de variabilidad genética en las líneas ha sido demostrada, ya que todas ellas respon-

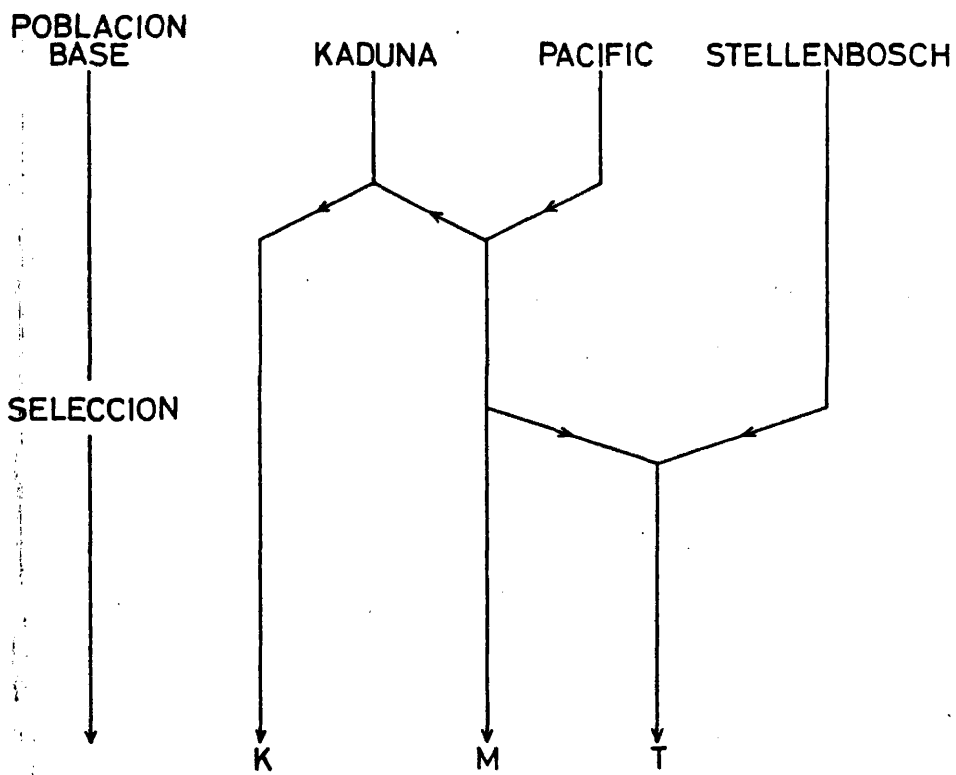


Figura 1.- El origen de las líneas K, M y T en forma esquemática.

TABLA 1

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS ESTUDIADAS.

Línea	Medias		Ganancia por selección		
	de la población base (1)	Generación final Serie I	Generación final Serie II	Serie I	Serie II
K	18,07	3,17	2,67	9,73	10,23
M	18,22	3,75	4,10	4,99	4,64
T	18,35	3,12	3,75	5,74	4,11

(1) Tomadas de López-Fanjul y Hill (1973a y b)

dieron a la selección practicada en sentido inverso; así como la inestabilidad del límite pues, bajo relajación, la media de todas las líneas aumentó. Esta situación se explica como debida a un equilibrio entre las fuerzas opuestas de la selección natural y de la artificial, que se rompe al dejar de actuar la última de ellas.

La variación genética que presentaban estas tres líneas al final del proceso de selección se debía, por una parte, a letales con efecto sobre el carácter seleccionado, identificados en efecto y posición por el Profesor A. Robertson (comunicación personal) y por otra, a un posible resto que es al que nos referiremos en el presente trabajo.

### 3. Condiciones ambientales.

El material experimental se mantiene en una cámara acondicionada cuya temperatura permanece constante a 25°C con un límite de oscilación de  $\pm 1^\circ\text{C}$ . La constancia de la temperatura a lo largo del experimento es importante, puesto que un aumento de temperatura en el tiempo que va desde huevo a pupa puede implicar una disminución en el número de cerdas (RASMUSON, 1952; THODAY, 1958) y una subida de aproximadamente 5°C por encima de los 25°C, produciría la muerte del material biológico. La temperatura regula, además, el ciclo biológico de la Drosophila melanogaster, que en estas condiciones es de nueve días desde la puesta de huevos hasta la emergencia del adulto. Otro factor controlado en la cámara es el grado de humedad, que se mantiene al 70%. Respecto a la luz, se mantiene encendida las 24 horas del día, debido a que facilita el apareamiento de los individuos (RENDEL, 1951).

Respecto al medio de cultivo, durante todo el experimento ha sido utilizado el mismo tipo de alimento. Este medio es una papilla que se elabora en el laboratorio con la siguiente composición: 100 gr. de azúcar, 100 gr. de levadura de pan y 11 gr. de agar por cada litro de agua. Esta mezcla se somete a ebullición durante una hora. Transcurrido este tiempo se deja enfriar hasta 65°C, añadiéndose entonces

5 cc. de ácido propiónico con objeto de evitar las posibles contaminaciones fúngicas que pueden ser causa de accidentes en el desarrollo del cultivo.

Los individuos que han constituido las líneas consanguíneas del experimento I se han mantenido en tubos de cristal de 20 cc. de capacidad, 2 cm. de diámetro y 7cm. de alto, conteniendo aproximadamente 5 cc. de papilla y las líneas seleccionadas del experimento II, en botellas de 330 cc. con 50 cc. de alimento.

La operación de evaluación del carácter se realizó con ayuda de una lupa binocular utilizando 40 aumentos, habiendo sido anestesiadas las moscas, previamente, con eter etílico.

En los experimentos de selección es necesario disponer de hembras vírgenes. Para garantizar ésto, cada 12 horas deben extraerse los individuos de las botellas y separar machos y hembras, que se conservan en los tubos descritos anteriormente hasta su evaluación. La operación de sexado se realiza a simple vista.

## B. DISEÑO EXPERIMENTAL

### 1. Experimento I

Con objeto de estudiar más profundamente la naturaleza genética de los límites a la selección alcanzados en las tres líneas K, M y T mencionadas en el apartado anterior, se extrajeron de cada una dos series de líneas consanguíneas: la serie I que constaba de 15 líneas y la serie II de 20, en las que se practicó consanguinidad regular de hermano por hermana. Estas dos series no fueron contemporáneas y los resultados obtenidos en cada una de ellas se analizaron separadamente. La denominación de las líneas consanguíneas incluye las siglas de las líneas seleccionadas de las que derivan, acompañado de un número de orden que va del 1 al 15 en la primera serie y del 1 al 20 en la segunda.

En la primera serie la consanguinidad se practicó durante ocho generaciones en los grupos de líneas K y M y durante siete en los grupos de líneas T. En la segunda serie, el número de generaciones de consanguinidad fue de 20 para los tres grupos de líneas.

En cada línea consanguínea se evaluaron el número de cerdas esternopleurales en 20 machos y 20 hembras por generación, de los cuales se tomaban al azar un macho y una hembra como padres de la siguiente generación.

Una vez finalizado el proceso de consanguinidad, se estudió el estado final de las líneas mediante los siguientes métodos de trabajo:

a) se procedió a la formación de dos poblaciones sintéticas, una en la línea K y otra en la M, producto de cruzamientos entre todas las líneas consanguíneas supervivientes. A la población sintética formada por el cruce de las líneas consanguíneas pertenecientes a la línea K se la denominó KC y MC a la formada por las líneas M. En estas dos poblaciones se practicó selección divergente con objeto de comprobar si existían diferencias genéticas entre las líneas consanguíneas con respecto al carácter estudiado o si por el contrario, el

material genético de estas líneas era el mismo. La selección se llevó a cabo durante ocho generaciones en la línea KC y siete en la MC, con proporción seleccionada 5/25 de cada sexo.

Seguidamente, se formaron dos nuevas poblaciones sintéticas producto del cruzamiento de las dos líneas KC y MC seleccionadas para disminución del número de cerdas por un lado, y las dos seleccionadas para aumento de cerdas por otro. En cada una de estas dos nuevas poblaciones sintéticas se continuó la selección en el mismo sentido que en las poblaciones parentales durante siete generaciones con la misma proporción seleccionada 5/25 de cada sexo. De esta forma se comprobaba si existían diferencias genéticas entre los dos grupos de líneas consanguíneas K y M.

b) Se llevaron a cabo dos análisis dialélicos de los cruzamientos realizados entre las líneas consanguíneas supervivientes, con objeto de comprobar la igualdad de las medias de las líneas consanguíneas o bien, en el caso de que esta igualdad no existiera, para estudiar los principales componentes de las diferencias genéticas entre las líneas objeto de estudio. Estos análisis se realizaron solamente con la serie II y para las líneas K y M y se llevaron a cabo en dos experimentos sucesivos.

b.1. En el primer experimento se cruzaron todas las líneas supervivientes de todas las formas posibles, tanto los cruzamientos directos como los recíprocos: 8 x 8 para las líneas consanguíneas M y 7 x 7 para las K.

Cada cruzamiento se repitió tres veces utilizando como padres, en cada repetición, tres machos y tres hembras tomados al azar, de los cuales se evaluaron en la descendencia un total de 20 machos y 20 hembras procedentes siete machos y siete hembras de los dos primeros cruzamientos y seis machos y seis hembras del tercero.

b.2. El segundo análisis dialélico constaba de los 36<sup>o</sup> cruzamientos posibles en la línea M y 16 en la K, repitiéndose cada uno de ellos cuatro veces y utilizando como padres, en cada repetición, tres machos y tres hembras tomados al azar y evaluándose cinco machos y cinco hembras en la descendencia de cada repetición.

## 2. Experimento II

A partir de cada una de las tres líneas seleccionadas K, M y T, se ha practicado, por una parte, selección divergente, con una proporción seleccionada 5/25 de cada sexo y por otra, relajación de la selección, evaluándose también en cada una de las tres líneas, 25 machos y 25 hembras.

Cada línea seleccionada viene representada por las siglas correspondientes a la población sintética de origen K ó M, seguida de la letra minúscula a ó d según se practique la selección para aumentar o disminuir el número de cerdas. Así por ejemplo, las siglas Kd corresponden a la línea K seleccionada para bajo número de cerdas. En las líneas relajadas sigue a la sigla de la línea la letra r.

Posteriormente, en cada una de las líneas que acabamos de describir, puede practicarse nuevamente selección divergente o relajación colocando detrás de un paréntesis la letra correspondiente para su identificación. Así por ejemplo, la notación (Ka)r corresponde a la línea K seleccionada para alto número de cerdas que en un momento dado se ha relajado.

En la línea K se practicó selección divergente (Ka y Kd) y relajación de la selección (Kr) hasta la generación 17, a partir de la cual y hasta la generación 27, en la línea Ka se practicó selección en sentido opuesto y relajación ((Ka)d y (Ka)r) y en la línea Kr, selección divergente y relajación ((Kr)a, (Kr)d y (Kr)r = Kr). La línea Kd se extinguió en la generación 13. En la generación 28, se cruzaron las líneas Ka y (Kr)a, designándose el cruzamiento con las letras KA a partir del cual se practicó selección divergente. En cuanto a la línea (Kr)a se seleccionó para bajo número de cerdas ((Kr)a)d y la (Kr)d se relajó ((Kr)d)r.

En la línea M se siguió un esquema paralelo, practicando también selección en ambos sentidos (Ma y Md) y relajación de la selección (Mr) hasta la generación 14 en el caso de la línea Md, hasta la 16 en el caso de la Mr y hasta la 17 para la Ma. A partir de este momento y hasta la generación 26

(Md) y 27 (Mr y Ma), en cada una de estas tres líneas se practicó selección divergente y relajación de la selección. En la generación 27, se cruzaron las líneas Ma y (Mr)a, practicándose en el cruce MA selección en ambos sentidos hasta la generación 34. Respecto a la línea (Mr)a, se seleccionó para bajo número de cerdas y la (Mr)d se relajó, también ambas hasta la generación 34.

En cuanto a la línea T, se practicó desde el principio y hasta la generación 27 selección divergente (Ta y Td) y relajación de la selección (Tr). A partir de la generación 27 y hasta la 37, se mantuvo y evaluó solamente la línea relajada.

Con las líneas (Md)a, Ma, Ka, (Mr)d, Md, (Kr)d, Ta, Td y Tr se han utilizado los siguientes métodos de trabajo:

a) Un estudio de los efectos cromosómicos sobre el carácter considerado utilizando la cepa marcadora PmSb, que permite calcular los efectos de substitución de los cromosomas II y III sobre el carácter estudiado y sus interacciones. Se siguió la técnica empleada por OSMAN y ROBERTSON (1968).

Las líneas que se han analizado han sido (Md)a, Ma y Ka por una parte y (Mr)d, Md y (Kr)d por otra.

Cincuenta hembras vírgenes de cada línea se cruzaron con machos PmSb de la cepa marcadora y de la descendencia se tomaron todos los machos PmSb, los cuales se cruzaron con 50 hembras vírgenes de cada una de las líneas, por tanto en la descendencia de cada cruzamiento habrá cuatro fenotipos Pm, Sb, PmSb y silvestre. En cada cruce se evaluaron las cerdas de 20 machos y 20 hembras de cada uno de estos cuatro fenotipos.

b) Respecto a la línea T hay que señalar que, dado que por datos de recombinación proporcionados por el Profesor A. Robertson sugerían la presencia de una inversión en el cromosoma III mantenida por un sistema interno de letales equilibrados, se llevó a cabo un análisis cromosómico de las líneas Ta, Td y Tr, en el que se procedió al estudio de los cromosomas politénicos para detectar estas posibles variaciones en la estructura cromosómica.

## C. ANALISIS GENETICO-ESTADISTICO

### 1. Coefficientes de consanguinidad.

En un sistema regular de consanguinidad hermano x hermana, el coeficiente de consanguinidad  $F_t$  en la generación  $t$  viene dado por la siguiente fórmula debida a WRIGHT (1921):

$$F_t = \frac{1}{4} (1 + 2 F_{t-1} + F_{t-2})$$

Esta ecuación recurrente nos permite obtener los coeficientes de consanguinidad en generaciones sucesivas.

En este sistema, la probabilidad de fijación  $u_t$  por generación ha sido computada por SCHÄFER (1937). El valor de ambos parámetros por generación expresado en tantos por uno se expone en la Tabla 2 .

### 2. Análisis de varianza.

En cada grupo de líneas consanguíneas del mismo origen pertenecientes a la serie I se computó la varianza inter ( $V_E$ ) e intralíneas ( $V_I$ ) por generación de acuerdo con el siguiente modelo estadístico: (SNEDECOR y COCHRAN, 1956)

$$X_{ij} = \mu + a_i + e_{ij}$$

siendo  $X_{ij}$  la observación  $j$ -íma de la línea  $i$ -íma,  $\mu$  la media general,  $a_i$  el efecto de la línea  $i$ -íma y  $e_{ij}$  la desviación de la observación  $X_{ij}$  con respecto a la media de su grupo.

Considerando  $I$  líneas ( $0 < I \leq 15$ ) y  $J$  observaciones por línea ( $0 < J \leq 40$ ), la descomposición de la suma de cuadrados y la estima de los dos componentes de la varianza fenotípica total se expone en la Tabla 3 utilizando la notación punto. Cálculos similares se aplicaron en la serie II.

TABLA 2

Coefficientes de consanguinidad  $F_t$  y probabilidades de fijación  $u_t$  en la generación  $t$  de un sistema regular de consanguinidad hermano x hermana.

$t$	$F_t$	$u_t$
0	0	0
1	0,250	0
2	0,375	0,063
3	0,500	0,172
4	0,594	0,293
5	0,672	0,409
6	0,734	0,512
7	0,785	0,601
8	0,826	0,675
9	0,859	0,736
10	0,886	0,785
11	0,908	0,826
12	0,926	0,859
13	0,940	0,886
14	0,951	0,908
15	0,961	0,925
16	0,968	0,940
17	0,974	0,951
18	0,979	0,960
19	0,983	0,968
20	0,986	0,975

TABLA 3

Descomposición de la suma de cuadrados y estima de las dos componentes de la varianza fenotípica total.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Esperanza de cuadrados medios
Inter-líneas	$I - 1$	$SC_E = \sum_i x_{i.}^2 / J - \frac{x^2}{IJ}$	$V_I + JV_E$
Intra-líneas	$I(J - 1)$	$SC_I = \sum_{ij} x_{ij}^2 - \sum_i x_{i.}^2 / J$	$V_I$

Siendo:

$$V_I = \frac{SC_I}{I(J-1)} \quad , \quad y \quad V_E = \frac{1}{J} \left( \frac{SC_E}{I-1} + \frac{SC_I}{I(J-1)} \right)$$

### 3. Regresión múltiple (SNEDECOR y COCHRAN, 1956)

Hay casos en los que el polinomio de segundo grado:

$$\hat{y} = a + bx + cx^2$$

puede ofrecer un ajuste satisfactorio a los datos.

Las ecuaciones necesarias para el cálculo de los coeficientes son:

$$aN + b\sum_i x_i + c\sum_i x_i^2 = \sum_i y_i$$

$$a\sum_i x_i + b\sum_i x_i^2 + c\sum_i x_i^3 = \sum_i x_i y_i$$

$$a\sum_i x_i^2 + b\sum_i x_i^3 + c\sum_i x_i^4 = \sum_i x_i^2 y_i$$

El análisis de la varianza de la regresión correspondiente es el siguiente:

<u>Fuente de variación</u>	<u>g.l.</u>	<u>Suma de Cuadrados</u>
Desviación con respecto al modelo lineal.	n-2	$\sum_i (y_i - \bar{y})^2 - b^2 \sum_i (x_i - \bar{x})^2 = SCL$
Desviación con respecto al modelo curvilíneo	n-3	$\sum_i (y_i - \bar{y}_i)^2 = SCC$
Residuo	1	$SCL - SCC = SCR$

La prueba  $F_{n-3}^1 = \frac{MC_R}{MC_C}$  indica si existe una curvilinearidad significativa en el ajuste de los datos.

### 4. Análisis dialéctico

Los datos procedentes de r x s cruzamientos dialécticos realizados entre las líneas supervivientes al final del

proceso de consanguinidad, se analizaron de acuerdo con el modelo propuesto por HAYMAN (1954):

$$Y_{rs} = m + j_r + j_s + j_{rs} + K_r - K_s + K_{rs}$$

en donde  $m$  es la media general;  $j_r$  son las desviaciones debidas a los padres  $r$ ;  $j_{rs}$  mide los efectos de dominancia;  $2K_r$  las diferencias existentes al utilizar la línea  $r$  como macho ó como hembra;  $2K_{rs}$  el residuo.

La norma de cálculo del análisis de varianza correspondiente se expresa en la Tabla 4, en donde  $a$  representa la variación debida a los efectos aditivos,  $b$  a los dominantes,  $c$  a los efectos maternos y  $d$  a los residuales.

El componente  $b$  es la suma de los tres  $b_1 + b_2 + b_3$ .  $b_1$  es la fuente de variación correspondiente a la dominancia y mide si es unidireccional, es decir, si los alelos que aumentan la expresión del carácter son dominantes sobre los alelos que la disminuyen.  $b_2$  aparece si la desviación media de la  $F_1$  respecto a la media de los padres dentro de repeticiones, difiere de la correspondiente desviación media entre repeticiones. Es decir, indica si algunos padres son portadores de más alelos dominantes que otros.  $b_3$  representa la aptitud combinatoria específica.

El análisis dialélico presenta las siguientes restricciones:

a) La componente ambiental debe ser la misma tanto para los cruces parentales que constituyen la diagonal principal, como para los cruces recíprocos en la  $F_1$ .

b) El requisito más importante que impone el análisis dialélico en nuestro caso es que el coeficiente de consanguinidad  $F$  sea igual a 1. En la generación 20, en un sistema de consanguinidad regular de hermano x hermana, el valor teórico de  $F$  es igual a 0,986. Podría admitirse que, en nuestro caso, se cumple de forma muy aproximada.

En cuanto a las características que presenta el análisis son:

TABLA 4

Ctes.	Sumas de cuadrados	Grados de libertad
a $j_r$	$\Sigma(y_{r.} + y_{.r})^2 / 2n - 2y_{..}^2 / n^2$	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	$\Sigma y_{rs}^2 - y_{..}^2 / n^2$	$n^2 - 1$

- a mide los efectos aditivos,  
b los debidos a la dominancia  
c los efectos maternos

a) El análisis dialélico nos permite observar las posibles diferencias entre los cruces recíprocos.

b) Además, el análisis de varianza de una tabla dialélica puede probar si son o no significativos los componentes genéticos de variación: efectos aditivos y dominantes.

c) Refiere a las líneas utilizadas, siendo difícil extrapolar a las poblaciones bases panmícticas.

#### 5. Análisis de los efectos cromosómicos.

Para llevar a cabo el análisis de los efectos de cada cromosoma con respecto al número de cerdas esternopleurales en las líneas estudiadas, se comparó cada línea con las otras dos, resultando así nueve cruzamientos. En cada uno de los nueve cruzamientos practicados entre las tres líneas para cada caso, se obtuvieron los efectos mínimo cuadráticos correspondientes a las cuatro clases genotípicas posibles (silvestre, Pm, Sb y PmSb). A continuación, se llevaron a cabo los análisis de varianza de los datos obtenidos con objeto de comprobar el grado de significación de los efectos calculados anteriormente.

A partir de los efectos, se estimaron las diferencias entre líneas (A-D), los efectos globales de heterosis (AD) y el grado de heterosis ( $D_{AD}$ ), todos ellos por cromosoma. Con respecto al grado de heterosis, valores de 0, 0,5 y mayores de 0,5, corresponden, respectivamente a situaciones de aditividad, dominancia completa y sobredominancia para el cromosoma entero. Por esto, valores del grado de heterosis superiores a 0,5 pueden también representar una situación de dominancia completa en la que los genes dominantes fijados en cada línea son diferentes. Dominancia, en el contexto de este experimento, indica que los recesivos son favorables para la disminución del número de quetas esternopleurales.

Ilustraremos con un ejemplo el método de cálculo utilizado, suponiendo que queremos calcular los tres parámetros mencionados en las líneas A y D. Tendremos entonces que:

$$A - D = -\{(A \times A - D \times A) + (A \times D - D \times D)\}$$

$$AD = \{(A \times D + D \times A) - (A \times A + D \times D)\} / 2$$

$$D_{AD} = AD / (A - D)$$

El grado de significación utilizado en los contrastes  
fué el 5%.

## RESULTADOS

### A. EXPERIMENTO I

#### 1. Serie I de líneas consanguíneas.

Los resultados obtenidos en esta serie ponen de manifiesto tanto la variabilidad genética de las líneas seleccionadas una vez alcanzado el límite, como la relación con eficacia biológica de los genes que controlan dicha variabilidad, así como también la magnitud considerable de los efectos génicos de estos loci sobre el carácter estudiado.

##### a) Cambios en la media.

La evolución de los valores medios del carácter a lo largo del proceso de consanguinidad seguido, se presentan en las Figuras 2, 3 y 4 y en el apéndice. En ambos grupos de líneas K y M se aprecia claramente cómo la endogamia ha resultado en una dispersión de los valores medios del carácter en las líneas consanguíneas con respecto al de las seleccionadas antes de iniciarse el proceso de consanguinidad, lo cual pone de manifiesto la presencia de variabilidad genética. Por otra parte, en ningún caso se observa una disminución de la media de una línea consanguínea con respecto a la de las seleccionadas, es decir, una mejora de los resultados obtenidos por selección. Este hecho es indicativo de la presencia de una acción de la selección natural que se ejerce en dirección opuesta a la de la artificial. Finalmente, esta dispersión de las medias es del orden de 3 a 5 cerdas, o bien de 1,5 a 2,5 desviaciones típicas fenotípicas de la población base, muy semejante a los valores obtenidos por RASMUSON (1952) para el mismo carácter y tipo regular de endogamia en poblaciones de laboratorio no seleccionadas de D. melanogaster.

Los resultados del proceso de consanguinidad en la línea T ofrecen un panorama completamente distinto. Las líneas consanguíneas muestran muy poca variabilidad, aunque sí una clara tendencia ascendente de sus medias, no obstante de magnitud muy reducida (aproximadamente 1 cerda).

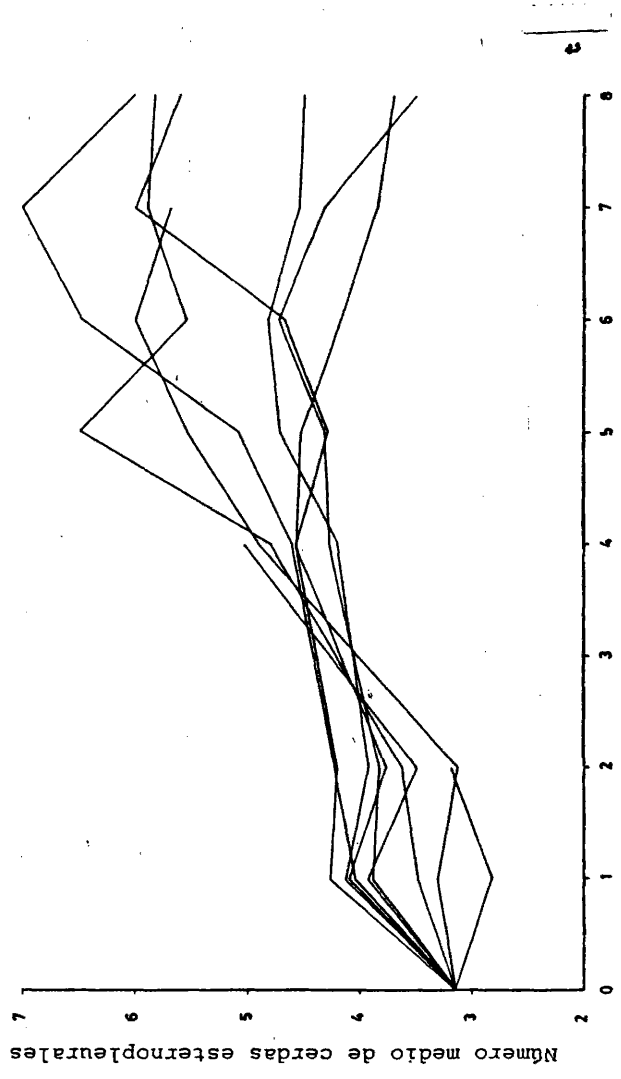


Figura 2.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas consanguíneas extraídas de la población K-I.

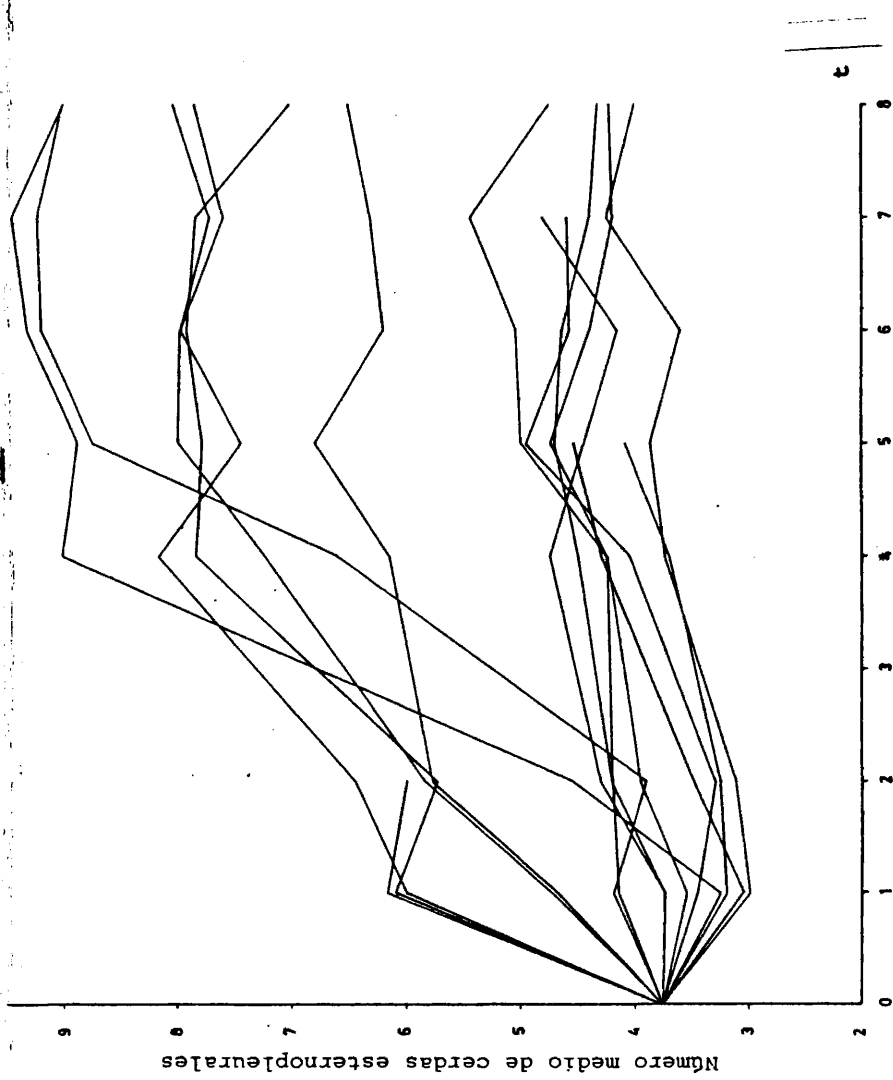


Figura 3.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas consanguíneas extraídas de la población M-I.

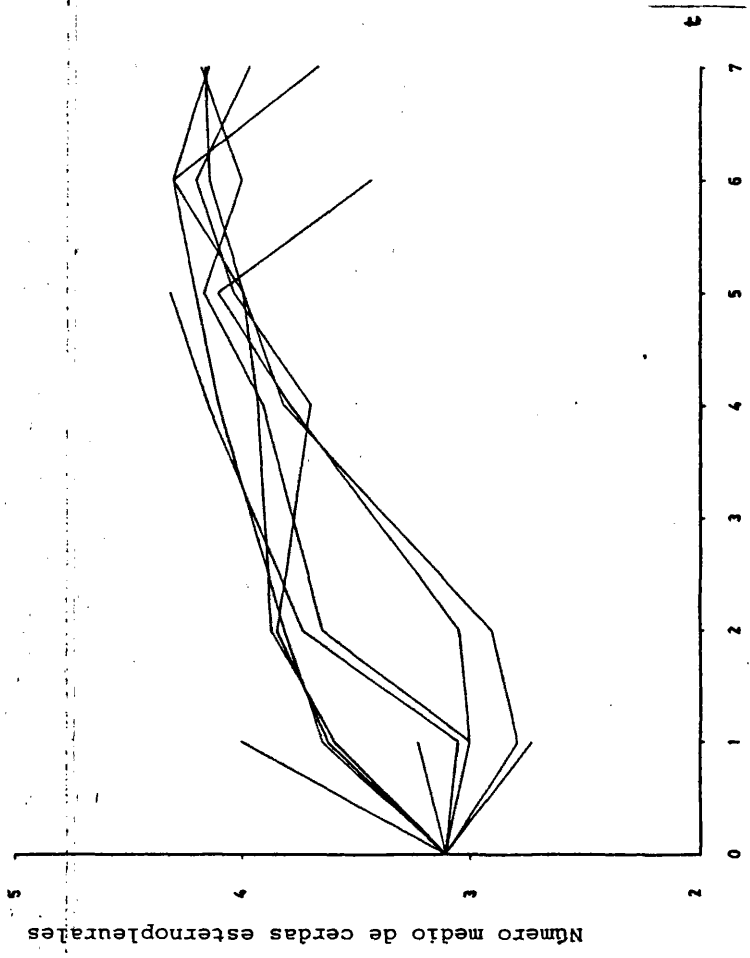


Figura 4.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas consanguíneas extraídas de la población T-I.

Los promedios de las medias, varianzas y coeficientes de variación de las líneas consanguíneas durante el proceso de consanguinidad se exponen en la Tabla 5 en las generaciones 0, 4-5 y 7-8 para las líneas K-I y M-I y en las 0, 4-5 y 6-7 para la línea T-I.

De los resultados expuestos en la Tabla 5 se desprende que la media ha aumentado claramente tanto para el conjunto de líneas K-I como para el M-I, así como que existe un pequeño incremento de la media en el grupo T.

FALCONER (1960), estudiando modelos de un locus, concluye que la presencia de una relación lineal entre la media de un carácter cuantitativo y el coeficiente de consanguinidad indica ausencia de epistasia. Sin embargo, hay que tener en cuenta que esta conclusión sólo es válida cuando se cumplen las condiciones del modelo, lo cual presenta varias dificultades prácticas. Una de ellas es que, conforme la endogamia prosigue y la capacidad reproductiva se deteriora, puede llegar a ser inevitable la pérdida de algunas líneas consanguíneas, lo cual puede llevar consigo el que la población en la que se practica consanguinidad se convierta en un grupo seleccionado. Si así fuera, el coeficiente de consanguinidad ya no sería una medida del estado de dispersión en ausencia de selección.

Por otra parte, CROW y KIMURA (1970), en un estudio del mismo fenómeno en un modelo de dos loci, concluyen que el cambio en la media del carácter será lineal en F siempre y cuando no exista una interacción epistática del tipo dominante x dominante, siendo compatible la presencia de los otros dos tipos posibles de interacción epistática en modelos de dos loci, a saber, aditiva x aditiva y aditiva x dominante, con la presencia de linealidad. El cambio en media de nuestras líneas, en relación con el aumento del coeficiente de consanguinidad, se presenta gráficamente en la Figura 5 y los coeficientes de regresión de la media sobre el coeficiente de consanguinidad en la Tabla 6. En ambos casos, los resultados se presentan separadamente para cada línea, no observándose en ningún caso una desviación significativa con respecto al modelo lineal, lo que tomaremos como evidencia de independencia interloci.

TABLA 5

PARAMETROS PROMEDIO DE LAS LINEAS CONSANGUINEAS EXTRAIDAS DE LAS POBLACIONES K-I, M-I y T-I DURANTE EL PROCESO DE CONSANGUINIDAD.

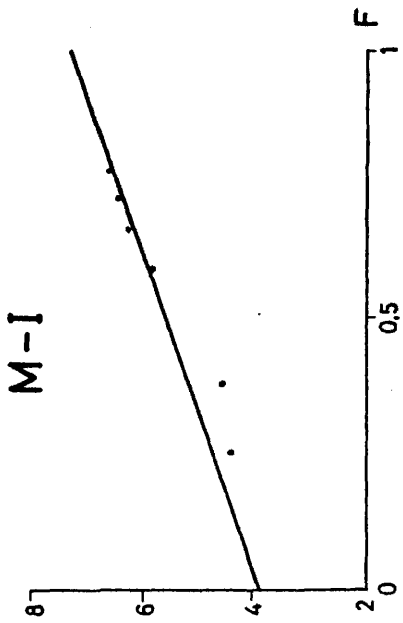
A) LINEA K-I			
	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>4-5</u>	<u>7-8</u>
Media	3,17	4,78	5,06
Varianza	1,23	1,04	1,27
Coefficiente de variación	0,35	0,21	0,24

B) LINEA M-I			
	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>4-5</u>	<u>7-8</u>
Media	3,75	5,81	6,55
Varianza	1,11	1,05	1,07
Coefficiente de variación	0,28	0,17	0,16

C) LINEA T-I			
	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>4-5</u>	<u>6-7</u>
Media	3,12	4,01	4,10
Varianza	0,94	0,47	0,59
Coefficiente de variación	0,31	0,17	0,18



Número medio de cerdas esternopleurales

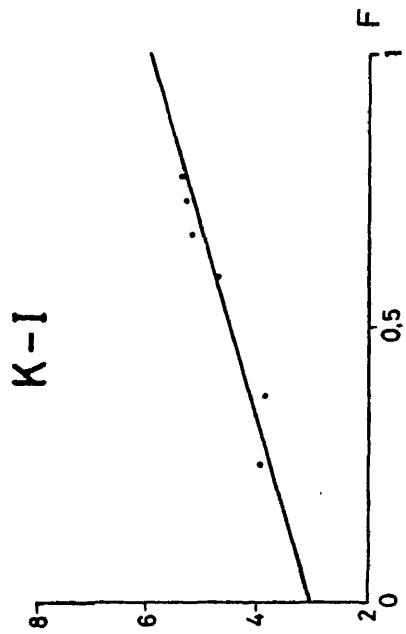


Figura 5.- Regresión del número medio de cerdas esternopleurales sobre coeficiente de consanguinidad.

TABLA 6

COEFICIENTE DE REGRESION DEL NUMERO MEDIO DE CERDAS ESTERNO-  
 PLEURALES EN CADA GRUPO DE LINEAS CONSANGUINEAS SOBRE COEFI-  
 CIENTES DE CONSANGUINIDAD POR GENERACION.

<u>Grupo</u>	<u>b ± E.T. (b)</u>
K-I	2,85 ± 0,28
M-I	3,90 ± 0,31

#### b) Evolución de la varianza

La evolución de los componentes inter e intragrupos de la varianza fenotípica se presenta en la Figura 6 para las líneas K y M. En general, la varianza intragrupos no experimenta cambios con la práctica de la endogamia, mientras que la varianza intergrupos presenta una tendencia ascendente, que se manifiesta de forma continuada en la línea M-I y retardada en el de la K-I.

#### 2. Serie II de líneas consanguíneas.

##### a) Evolución de las medias.

La evolución de las medias del carácter a lo largo del proceso de consanguinidad se expone en las Figuras 7, 8 y 9 así como en el apéndice.

En ambos grupos de líneas consanguíneas K y M se aprecia una dispersión inicial de los valores medios del carácter en las distintas líneas consanguíneas, aunque tampoco en esta serie se obtiene ninguna mejora con respecto a los resultados conseguidos por selección. A partir de la generación diez, las líneas consanguíneas tienden a agruparse y al final del proceso de consanguinidad las pertenecientes a la línea M-II oscilan todas ellas alrededor de un valor medio del carácter de aproximadamente ocho cerdas y las correspondientes a la línea K-II de 7,25 cerdas, con la única excepción de una línea ( $K_3$ ) que permaneció a lo largo de las 20 generaciones con una media de aproximadamente cuatro, sin embargo, dicha línea fue evaluada dos generaciones más tarde (generación 22) y su media se incrementó hasta alcanzar un valor semejante al del resto de las líneas consanguíneas K-II.

En cuanto respecta a los resultados del proceso de consanguinidad en la línea T de esta segunda serie, cabe decir que la endogamia no ha logrado modificar el número de cerdas de la línea y podríamos concluir, por tanto, que la línea T ha alcanzado el estado de fijación con respecto a los loci que controlan el carácter. El análisis de los resultados obtenidos

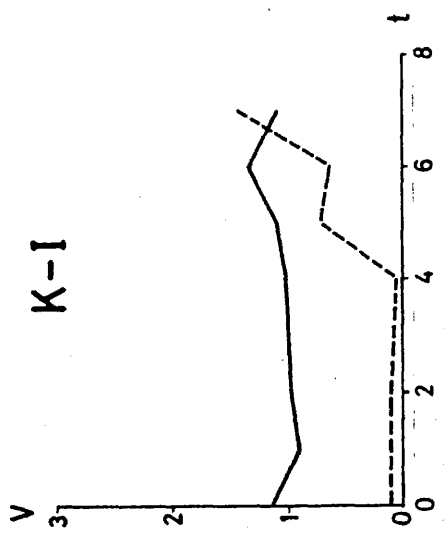
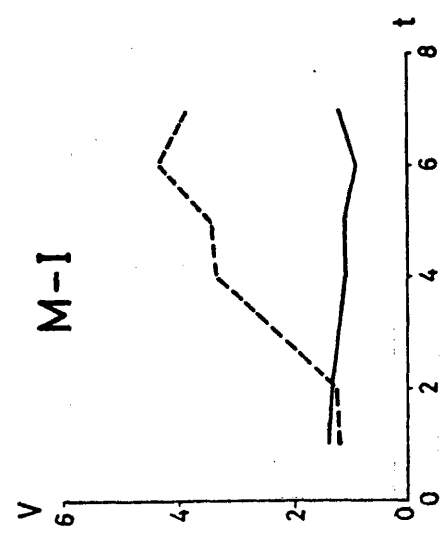


Figura 6.- Los cambios en las componentes interna (—) y externa (---) de la varianza a lo largo del proceso de consanguinidad.

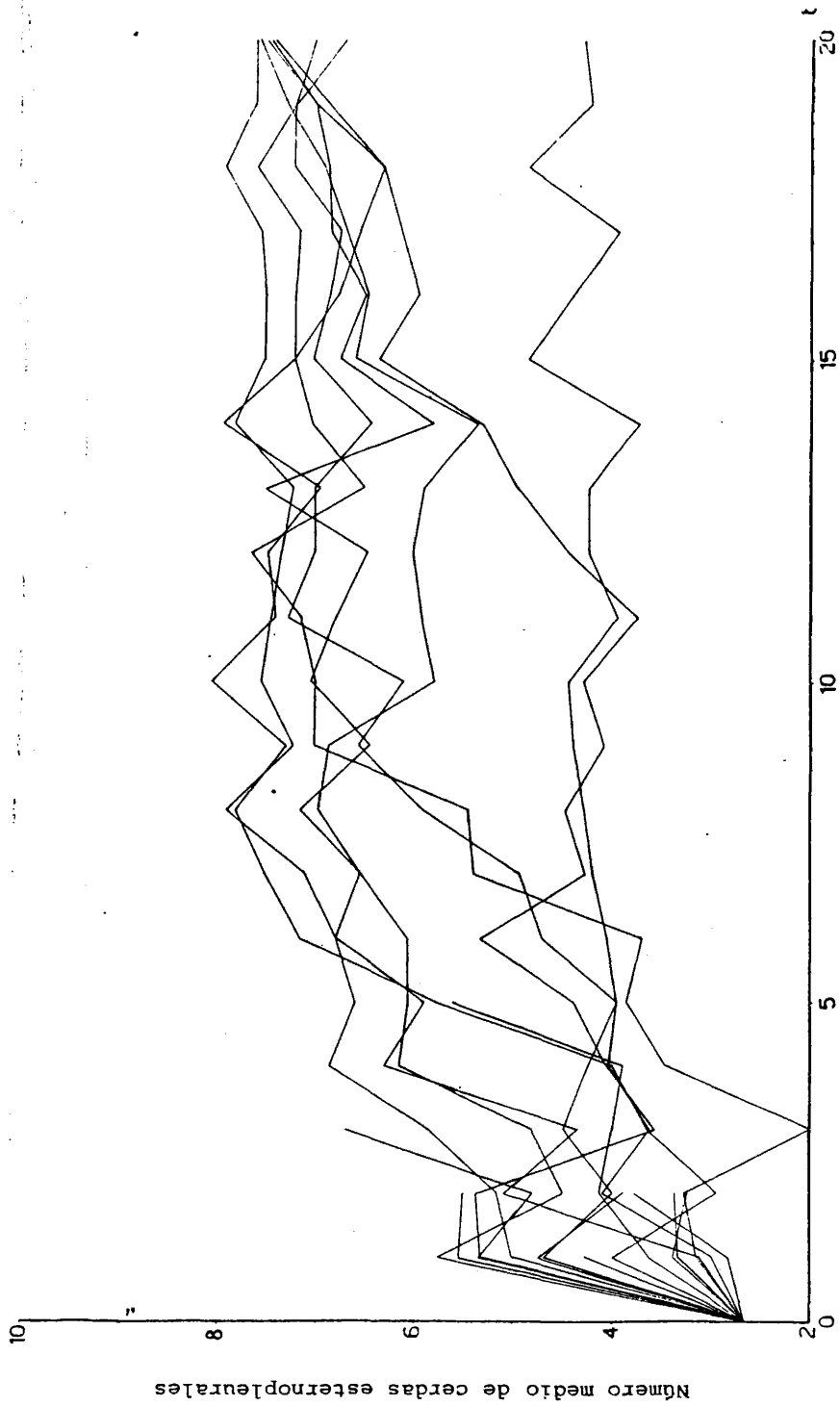


Figura 7.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas consanguíneas extraídas de la población K-II.

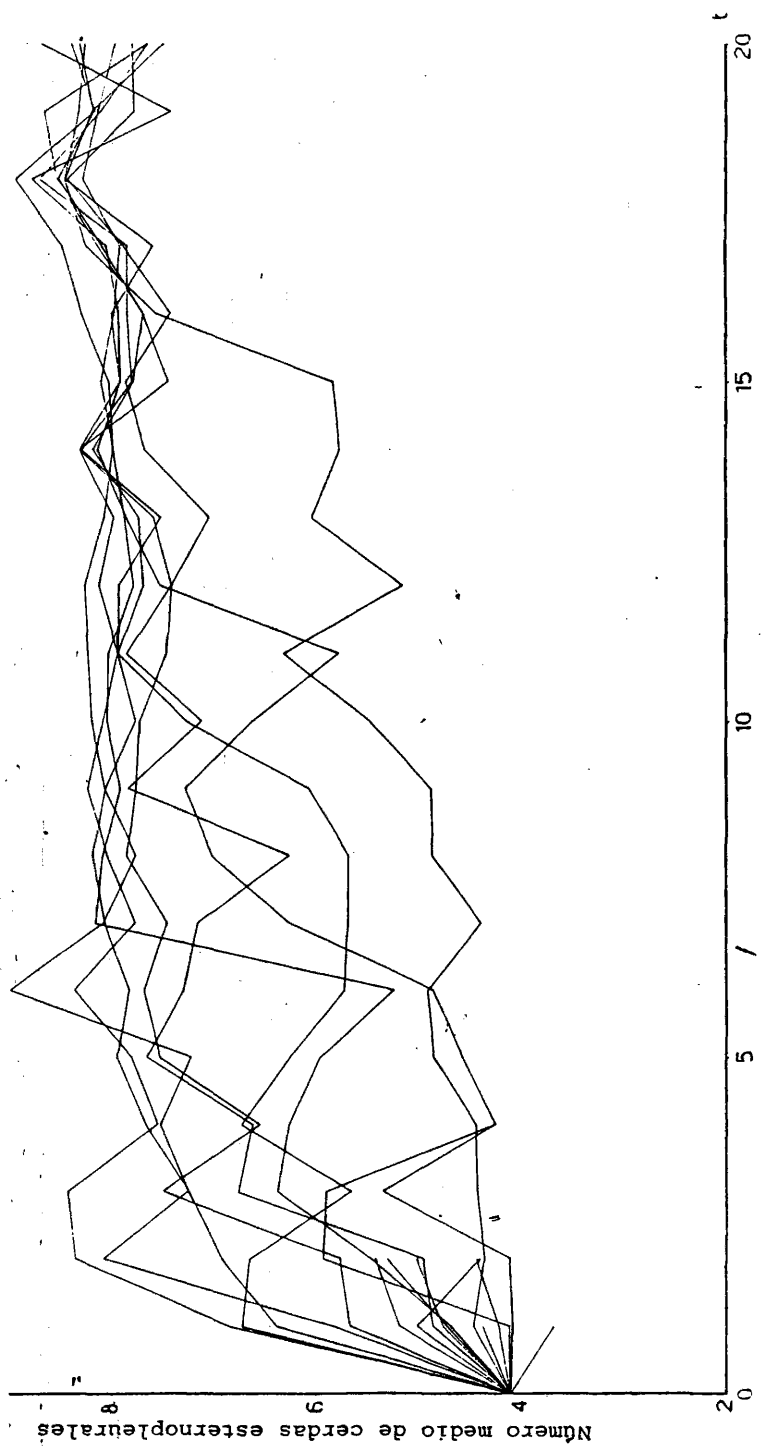


Figura 8.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas consanguíneas extraídas de la población M-II.

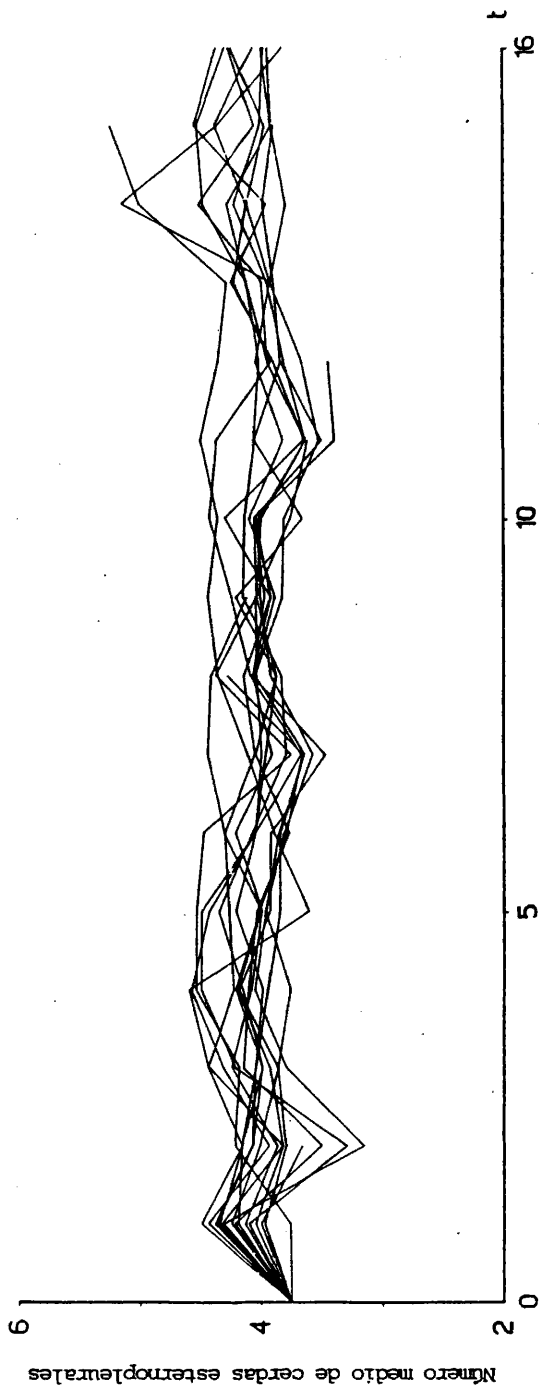


Figura 9.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas consanguíneas extraídas de la población T-II.

para la línea T se discutirán separadamente y esta hipótesis previa de fijación será entonces rechazada.

Las medias de las líneas consanguíneas K, M y T se exponen en la Tabla 7 para los momentos inicial, intermedio y final del proceso de consanguinidad. Se puede observar cómo la media de las líneas K-II y M-II aumenta claramente a lo largo de las generaciones y cómo en la línea T-II la media experimenta sólo un pequeño ascenso.

El cambio en la media de las líneas K-II y M-II en relación con el aumento del coeficiente de consanguinidad se presenta gráficamente en las Figuras 10 y 11. Dado que parecía que los últimos puntos no se ajustaban al modelo lineal tan exactamente como los primeros, se llevó a cabo un ajuste cuadrático para los datos de las 15 primeras generaciones y para el total de ellos, tanto para las líneas consanguíneas K-II como para las M-II.

En la Tabla 8 se expresan los coeficientes de regresión de la media sobre el coeficiente de consanguinidad para ambas líneas K y M en las 15 primeras generaciones y en el total de ellas, tanto para el ajuste lineal como para el cuadrático. En las Tablas 9, 10, 11 y 12 se comparan ambos tipos de ajustes mediante un análisis de varianzas. La reducción en la suma de cuadrados como consecuencia del ajuste curvilíneo no es significativa en ningún caso excepto en el de la K-II para el total de generaciones, que resultó ser significativo al 5% aunque no al 1%.

#### b) Evolución de las varianzas.

La evolución de los componentes inter e intragrupos de la varianza fenotípica se presenta en las Figuras 12 y 13 para la línea K y 14 y 15 para las líneas M y T respectivamente. En el caso de la línea K se presentan dos gráficos, uno que incluye la línea ( $K_3$ ) cuya media se mantuvo baja durante las 20 generaciones de consanguinidad a pesar de haber alcanzado el valor común de su grupo en la generación 22, (Figura 12) y otro sin incluirla (Figura 13). Puede apreciarse cómo la varianza

TABLA 7

PARAMETROS PROMEDIO DE LAS LINEAS CONSANGUINEAS EXTRAIDAS DE LAS POBLACIONES K-II, M-II y T-II DURANTE EL PROCESO DE CONSANGUINIDAD.

A) LINEA K-II

	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>9-10</u>	<u>19-20</u>
Media	2,67	6,27	6,87
Varianza	0,58	1,04	0,76
Coefficiente de variación	0,29	0,16	0,13

B) LINEA M-II

	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>9-10</u>	<u>19-20</u>
Media	4,10	7,34	8,03
Varianza	2,50	1,26	1,03
Coefficiente de variación	0,38	0,15	0,12

C) LINEA T-II

	<u>Generaciones</u>		
	<u>0</u>	<u>9-10</u>	<u>19-20</u>
Media	3,75	3,97	4,15
Varianza	0,35	0,51	0,43
Coefficiente de variación	0,16	0,18	0,16

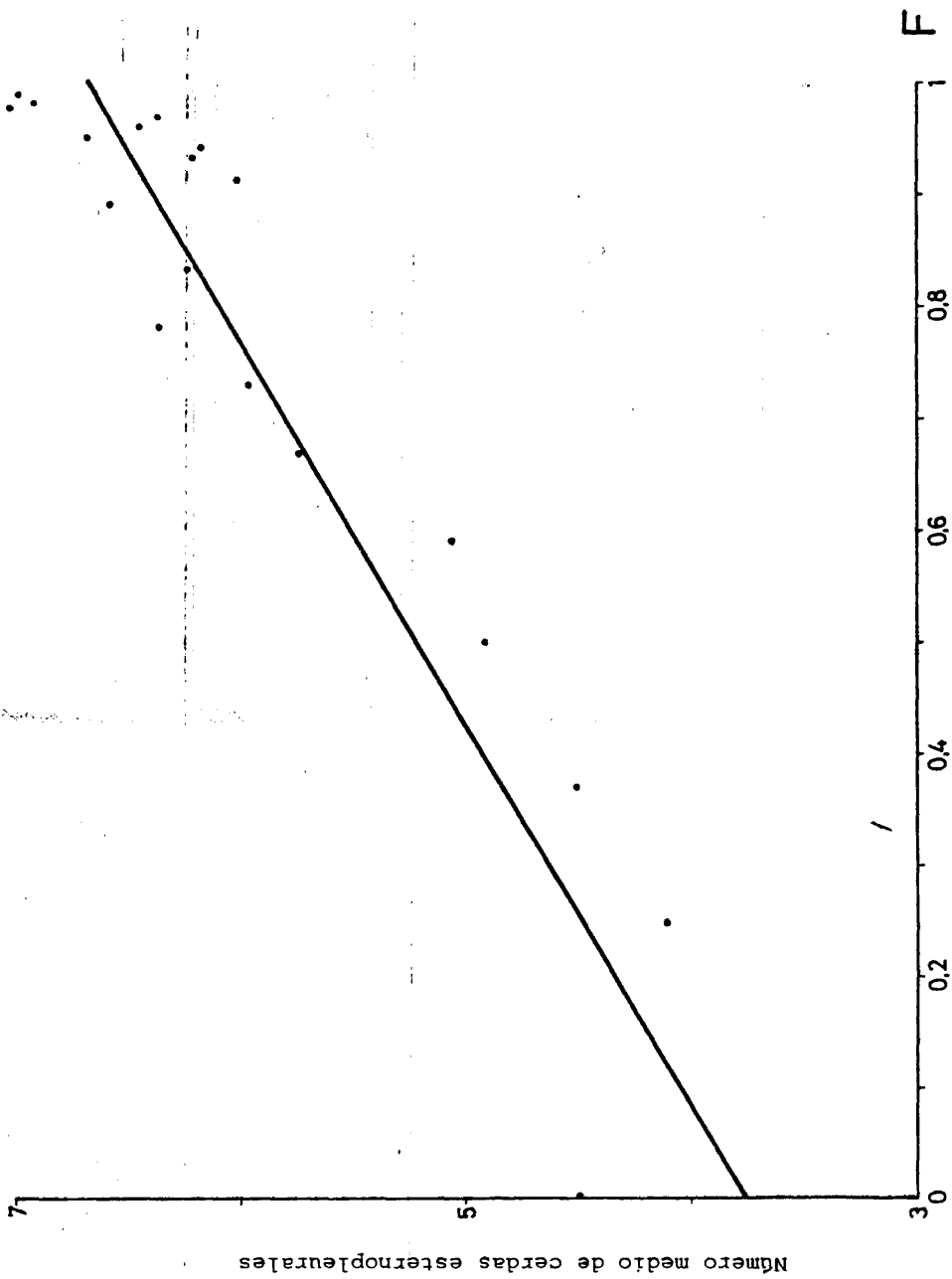


Figura 10.- Regresión del número medio de cerdas esternopleurales sobre coeficiente de consanguinidad para el grupo de líneas K-II.

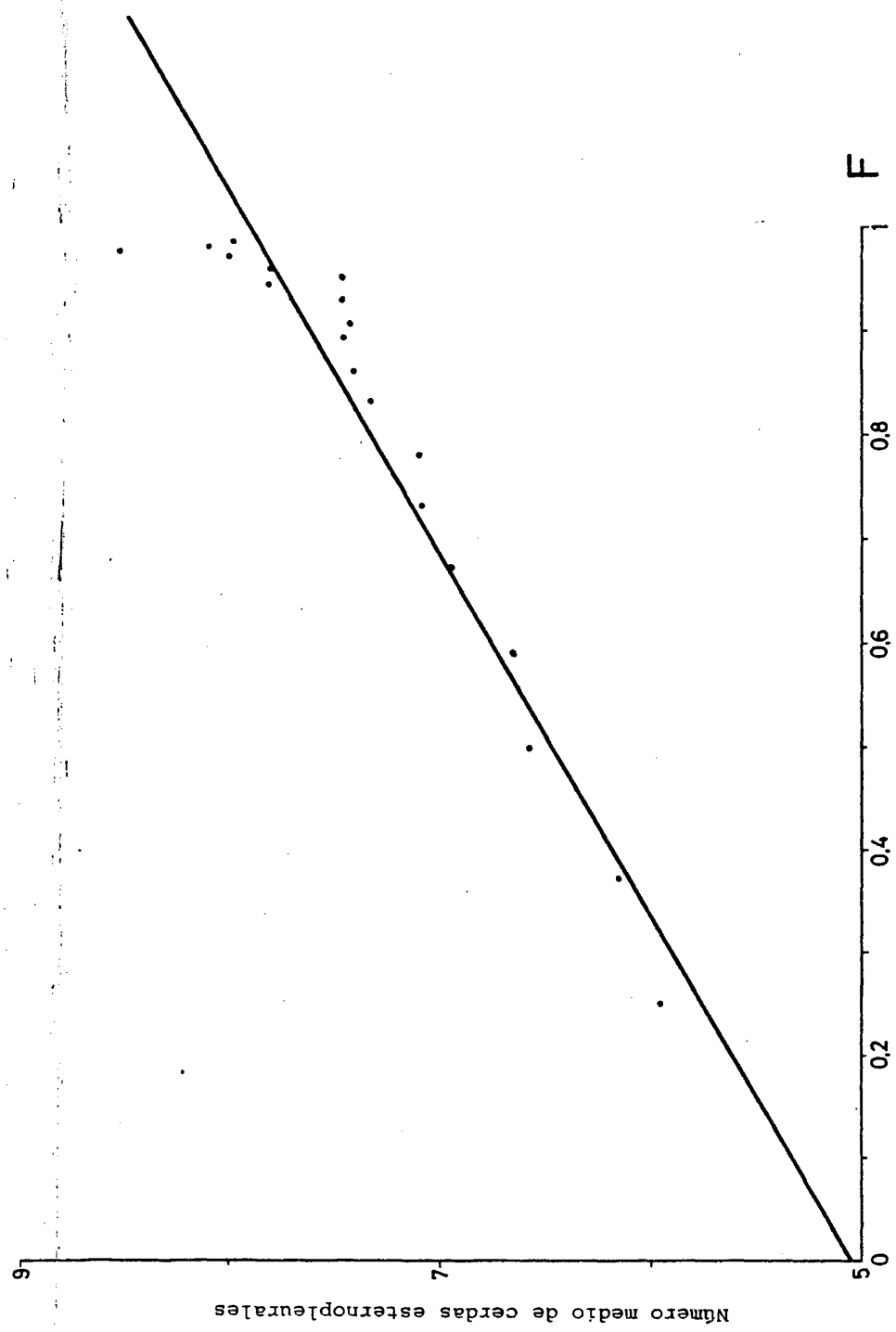


Figura 11.- Regresión del número medio de cerdas esternopleurales sobre coeficiente de consanguinidad para el grupo de líneas M-II.

TABLA 8

COEFICIENTES DE REGRESION CORRESPONDIENTES A LOS AJUSTES LINEAL Y CUADRATICO ENTRE EL NUMERO MEDIO DE CERDAS ESTERNOPLURALES EN CADA GRUPO DE LINEAS CONSANGUINEAS Y LOS RESPECTIVOS COEFICIENTES DE CONSANGUINIDAD.

Grupo	n° de generaciones.	Ajuste lineal	Ajuste cuadrático	
		$b \pm E.T. (b)$	$b_1$	$b_2$
K-II	15	2,70 $\pm$ 0,31	0,41	2,17
K-II	20	2,91 $\pm$ 0,28	0,24	2,36
M-II	15	2,56 $\pm$ 0,10	3,15	-0,56
M-II	20	2,86 $\pm$ 0,19	2,16	0,62

TABLA 9

COMPARACION ENTRE LOS AJUSTES LINEAL Y CUADRATICO. (GRUPO DE LINEAS K, 15 GENERACIONES).

<u>F. de V.</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>C.M.</u>
Desviación del ajuste lineal	n-2	1,4711	0,1132
Desviación del ajuste cuadrático	n-3	1,0671	0,0889
Reducción en la S.C.	1	0,4040	0.4040

$$F_{n-3}^1 = 4,5444 \text{ (N.S.)}$$

TABLA 10

COMPARACION ENTRE LOS AJUSTES LINEAL Y CUADRATICO. (GRUPO DE LINEAS 'K, 20 GENERACIONES)

<u>F. de V.</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>C.M.</u>
Desviación del ajuste lineal	n-2	2,0287	0,1127
Desviación del ajuste cuadrático	n-3	1,3927	0,0819
Reducción en la S.C.	1	0,6360	0,6360

$$F_{n-3}^1 = 7,7656^* \quad (p < 0,05)$$

TABLA 11

COMPARACION ENTRE LOS AJUSTES LINEAL Y CUADRATICO (GRUPO DE LINEAS M, 15 GENERACIONES).

<u>F. de V.</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>C.M.</u>
Desviaciones del ajuste lineal	n-2	0,1668	0,0128
Desviaciones del ajuste cuadrático	n-3	0,1409	0,0117
Reducción en la S.C.	1	0,0259	0,0259

$$F_{n-3}^1 = 2,21 \quad (\text{N.S.})$$

TABLA 12

COMPARACION ENTRE LOS AJUSTES LINEAL Y CUADRATICO (GRUPO DE LINEAS M, 20 GENERACIONES).

<u>F. de V.</u>	<u>g.l.</u>	<u>S.C.</u>	<u>C.M.</u>
Desviación del ajuste lineal	n-2	0,9209	0,0512
Desviación del ajuste cuadrático	n-3	0,8766	0,0516
Reducción en la S.C.	1	0,0443	0,0443

$$F_{n-3}^1 = 0,8585 \quad (\text{N.S.})$$

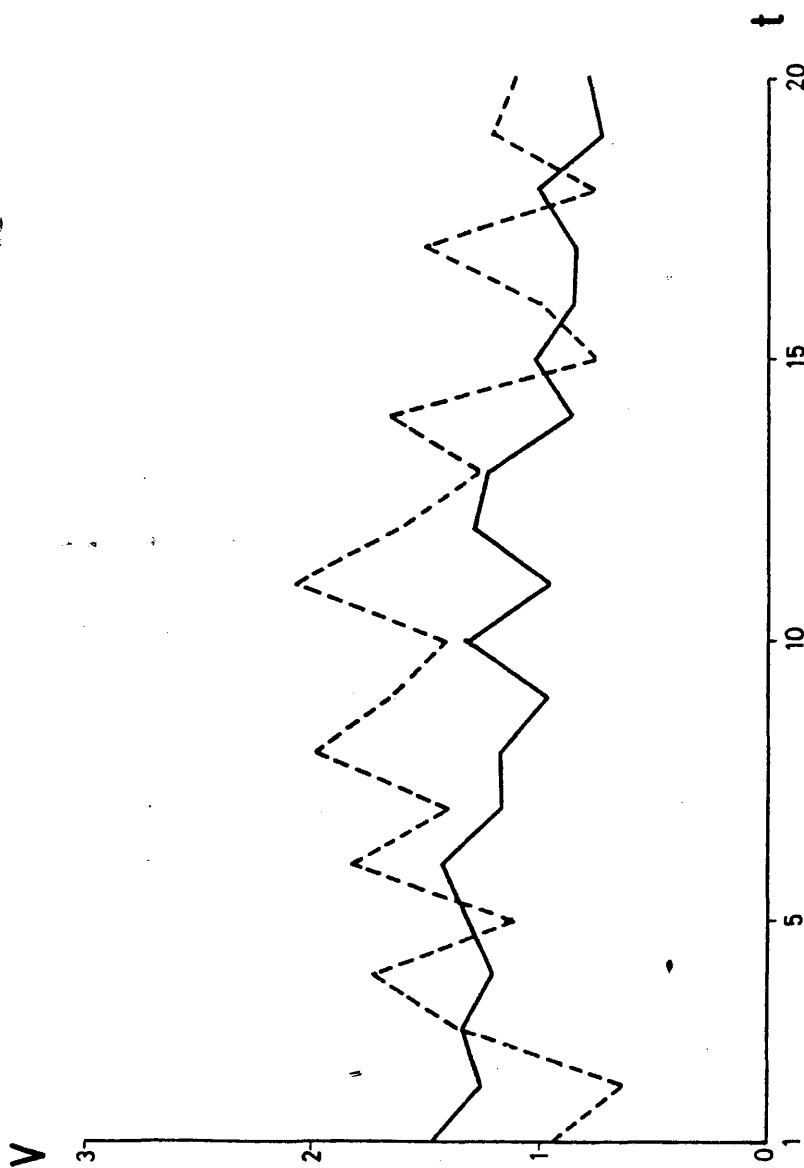


Figura 12.- Los cambios en las componentes interna (—) y externa (---) de la varianza a lo largo del proceso de consanguinidad en el grupo de líneas K-II (incluyendo la línea K<sub>3</sub>).

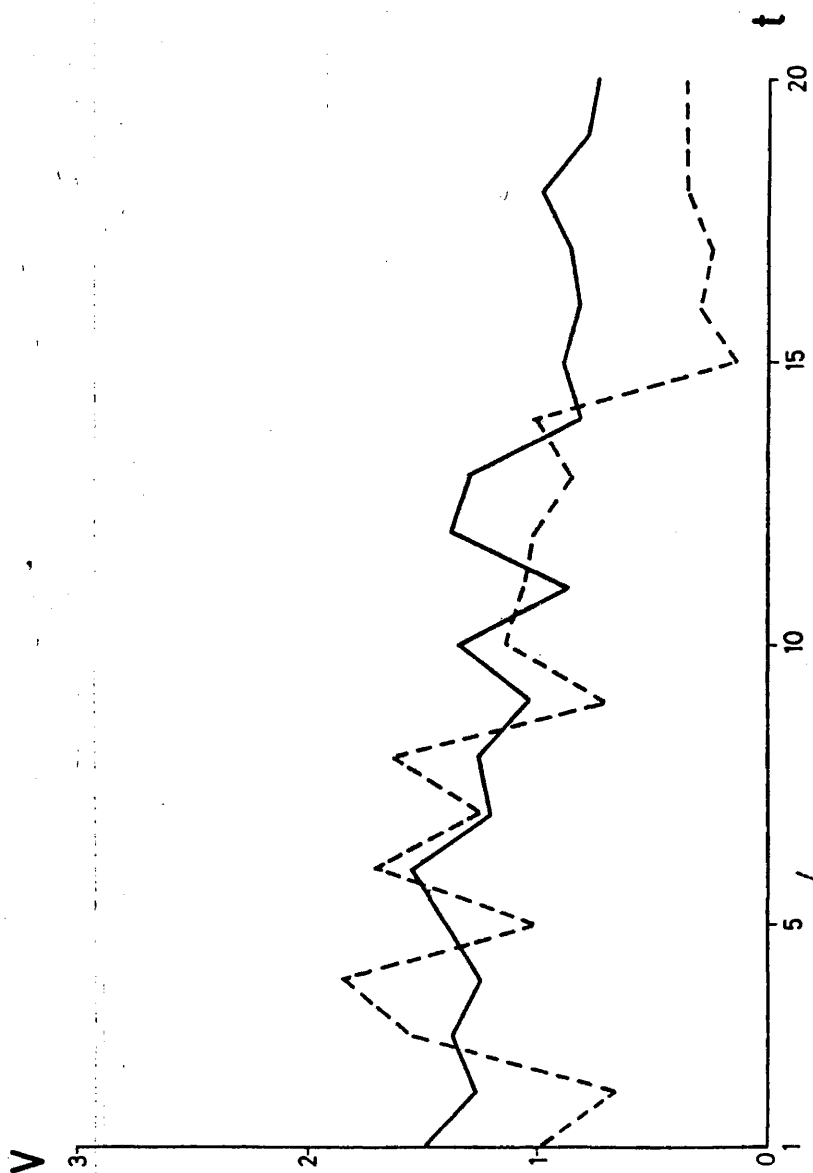


Figura 13.- Los cambios en las componentes interna (—) y externa (---) de la varianza a lo largo del proceso de consanguinidad en el grupo de líneas K-II (excluyendo la línea K<sub>3</sub>).

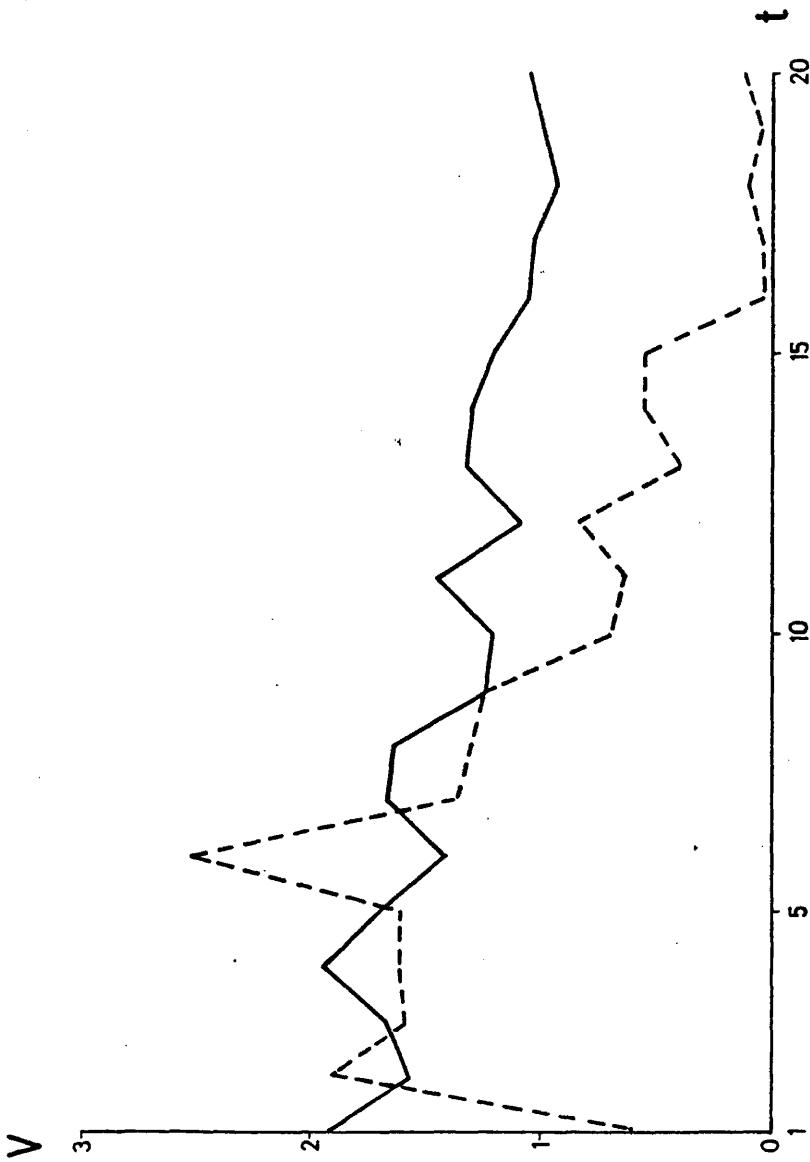


Figura 14.- Los cambios en las componentes interna (—) y externa (---) de la varianza a lo largo del proceso de consanguinidad en el grupo de líneas M-II.

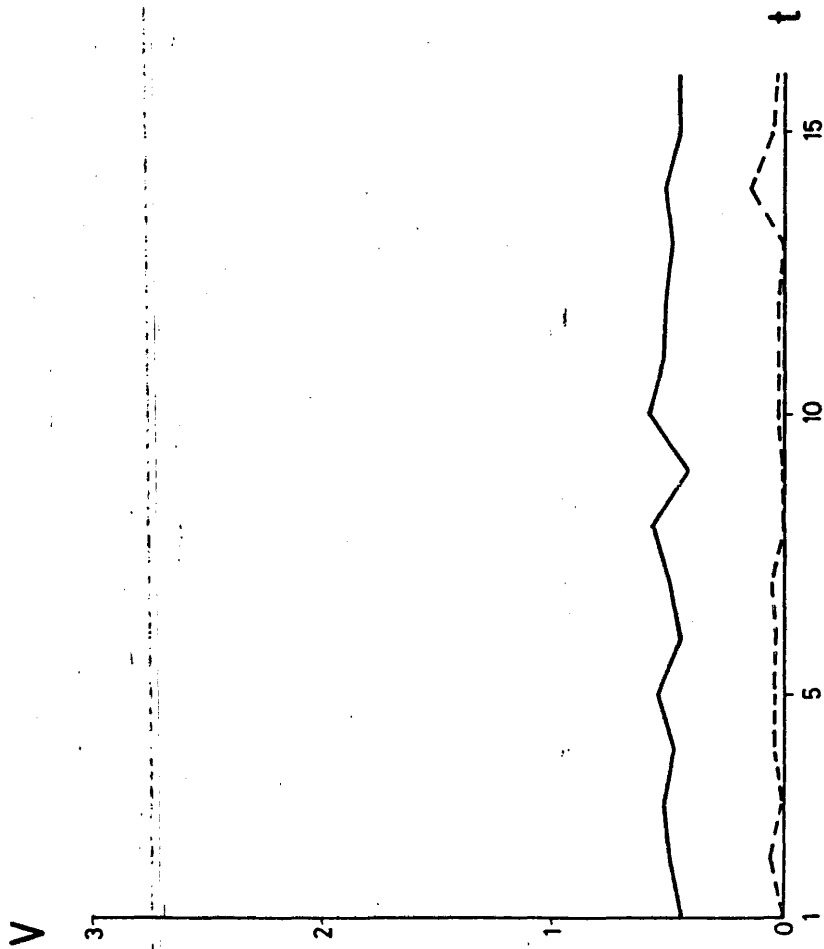


Figura 15.- Los cambios en las componentes interna (—) y externa (---) de la varianza a lo largo del proceso de consanguinidad en el grupo de líneas T-II.

intragrupos manifiesta una tendencia descendente durante el proceso de consanguinidad, mientras que la varianza intergrupos presenta durante las primeras generaciones una tendencia ascendente que corresponde al período de dispersión de las medias, para luego ir descendiendo hasta llegar a ser prácticamente cero en las últimas generaciones. En el caso en que se incluyen en el cálculo los datos correspondientes a la línea  $K_{22}$ , lógicamente no sucede esto.

En el caso de las líneas M, la evolución de la varianza inter e intragrupos se desarrolla de forma similar a la línea K, es decir, hay un descenso paulatino de la varianza intragrupos mientras que la varianza intergrupos asciende durante las primeras generaciones para luego ir decreciendo hasta hacerse prácticamente nula al final del proceso de consanguinidad.

En cuanto a la línea T, ni la varianza intra ni intergrupos han experimentado el más mínimo cambio durante todo el proceso de consanguinidad.

#### c) Formación de poblaciones sintéticas.

Al final del proceso de consanguinidad se procedió a la formación de dos poblaciones sintéticas, producto de los cruzamientos de las líneas consanguíneas supervivientes en ese momento. El cruzamiento fue entre las líneas consanguíneas K por un lado (KC) y las M por otro (MC), practicándose en cada una de las dos poblaciones sintéticas selección en ambos sentidos, con objeto de comprobar la posible identidad genética de las líneas consanguíneas que, en cada grupo, habían alcanzado todas ellas un valor medio semejante al cabo de 20 generaciones de consanguinidad.

La evolución de los valores medios del carácter en las poblaciones sintéticas seleccionadas se presenta gráficamente en las Figuras 16 y 17. En ninguno de los casos se han podido detectar cambios apreciables en la media de las líneas seleccionadas, ni diferencias significativas entre las medias de las líneas seleccionadas en direcciones opuestas, lo que se puede tomar como una comprobación más de la identidad de todas las líneas consanguíneas procedentes de cada una de las distintas poblaciones seleccionadas K y M.

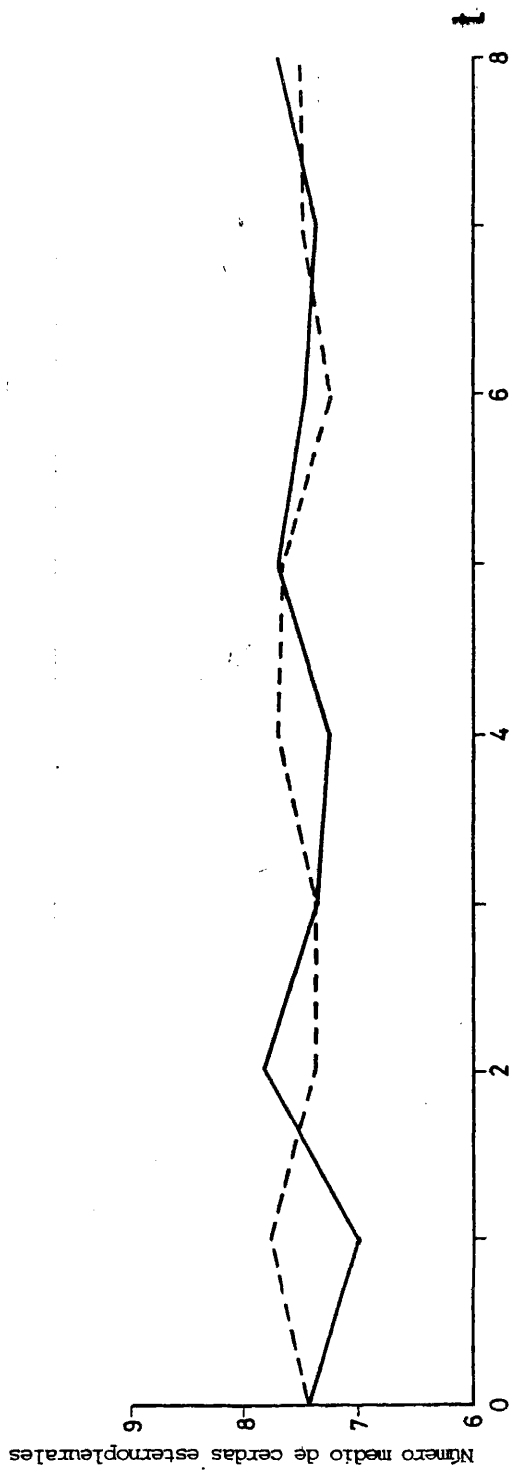


Figura 16.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la población sintética KC sometida a selección para aumento (—) y disminución (---).

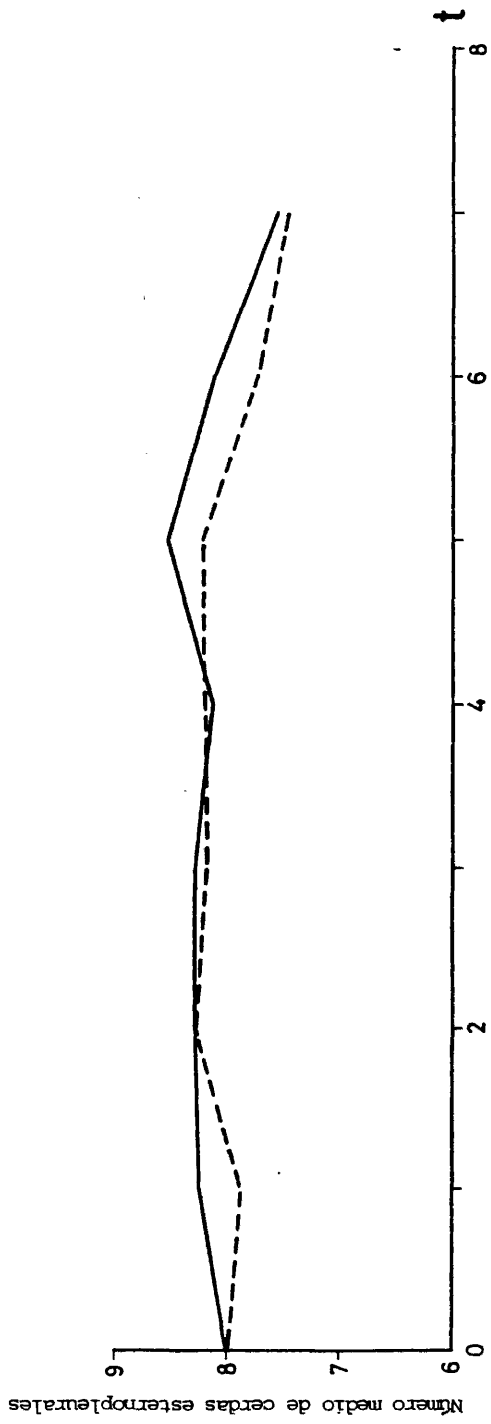


Figura 17.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la población sintética MC sometida a selección para aumento (—) y disminución (---).

Del cruzamiento de las poblaciones sintéticas KC y MC seleccionadas para alto número de cerdas por un lado y de las seleccionadas para bajo número de cerdas por otro, se formaron dos nuevas poblaciones sintéticas (KMCA y KMCB respectivamente) en las que se continuó la selección con objeto de comprobar si existían diferencias genéticas entre ambas líneas KC y MC.

En la Figura 18 se expone de forma gráfica este proceso, pudiendo observarse cómo no existen prácticamente diferencias entre las medias de las líneas seleccionadas alta y baja, es decir, que podemos concluir que las líneas KC y MC están fijadas para los mismos alelos, lo cual concuerda con investigaciones de otros autores (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973) en las que se concluye que las poblaciones origen de estas dos líneas seleccionadas están segregando esencialmente para los mismos alelos. En otras palabras, la situación genética en el límite de las líneas seleccionadas K y M está caracterizada por la segregación de unos pocos genes letales con efecto sobre el carácter. El resto de los loci que controlan la expresión del número de cerdas esternopleurales están fijados para los mismos alelos en ambas líneas.

#### d) Análisis biométrico.

Con objeto de estudiar el estado final de las líneas se llevaron a cabo dos análisis dialélicos correspondientes a las líneas consanguíneas supervivientes de los grupos K y M, respectivamente, para comprobar la identidad de las medias de las líneas consanguíneas o bien en el caso de que esta identidad no existiera, para evaluar las diferencias genéticas existentes entre las líneas y su tipo de acción génica.

##### d.1. Primer análisis dialélico.

Los cruzamientos fueron 8 x 8 para las líneas consanguíneas M y 7 x 7 para las líneas K. En este experimento no se llevó a cabo ninguna réplica. Los resultados de este análisis, efectuado según el modelo de HAYMAN (1954) se presentan en las Tablas 13 y 14 para machos y hembras por separado y para el conjunto de ellos y tanto para los cruzamientos de las líneas K como para los de la M.

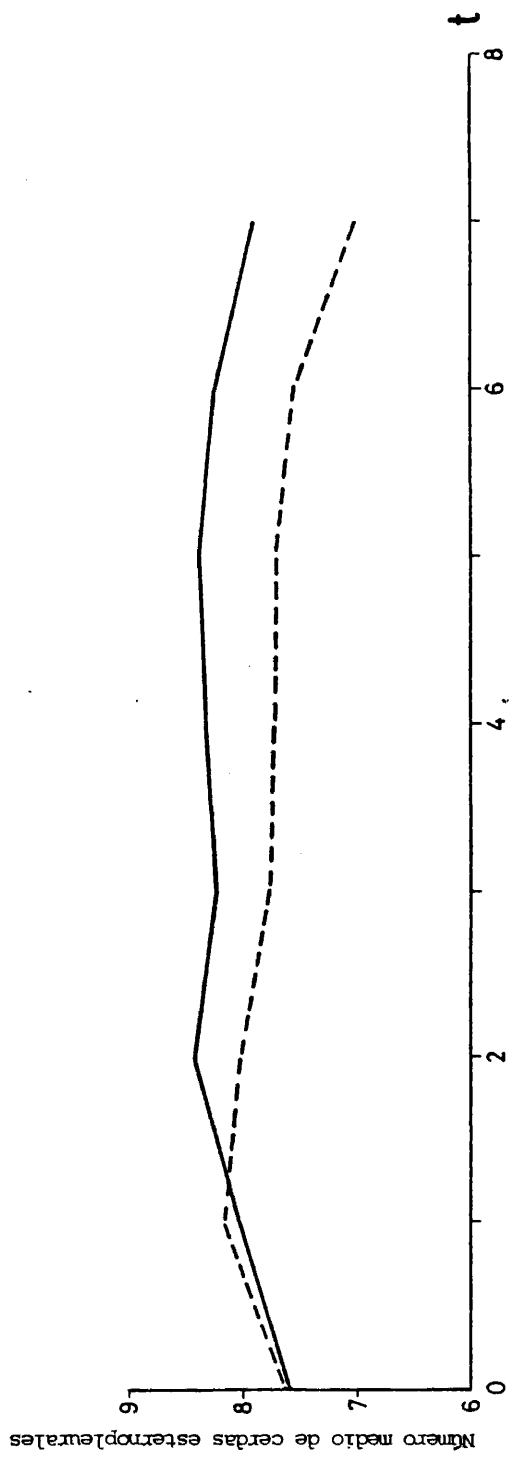


Figura 18.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la población sintética KMC sometida a selección para aumento (—) y disminución (---).

TABLA 13

ANALISIS DIALELICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS K(1)

Fuente	g.l.	machos		hembras		machos y hembras	
		C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F
a	6	0,23	5,85*	0,25	5,34*	0,21	7,02*
b	21	0,06	1,57	0,10	2,21	0,05	1,84
b <sub>1</sub>	1	0,05	1,31	0,11	2,40	0,00	0,10
b <sub>2</sub>	6	0,04	0,93	0,11	2,31	0,05	1,84
b <sub>3</sub>	14	0,07	1,86	0,10	2,15	0,06	2,04
c	6	0,02	0,43	0,07	1,41	0,03	0,97
d	15	0,04		0,05		0,03	

TABLA 14

ANALISIS DIALELICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS M(1)

Fuente	g.l.	machos		hembras		machos y hembras	
		C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F
a	7	0,35	6,06*	0,19	4,09*	0,25	10,72*
b	28	0,10	1,74	0,07	1,51	0,06	2,55*
b <sub>1</sub>	1	0,02	0,36	0,03	0,78	0,03	1,17
b <sub>2</sub>	7	0,23	3,93*	0,15	3,20	0,13	5,66*
b <sub>3</sub>	20	0,06	1,03	0,04	0,95	0,04	1,53
c	7	0,11	1,99	0,05	1,04	0,03	1,19
d	21	0,06		0,04		0,02	

El análisis de los cruzamientos de las líneas K dió como resultado que no había diferencias entre machos y hembras y que sólo los efectos aditivos (a) son significativamente diferentes de cero ( $p < 0,05$ ). En cuanto al análisis de las líneas M, se puede observar que tampoco existen diferencias entre sexos y que también los efectos aditivos (a) son significativamente distintos de cero ( $p < 0,05$ ), así como los efectos dominantes b y  $b_2$ .

#### d.2. Segundo análisis dialélico.

Este análisis constaba de los 36 cruzamientos posibles entre las líneas consanguíneas del grupo M y de los 16 entre las líneas del grupo K, repitiéndose cada uno de ellos cuatro veces y evaluándose cinco individuos de cada sexo por celdilla y repetición.

En las Tablas 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21 y 22 se presentan los resultados para cada una de las repeticiones por separado y para el conjunto de todas ellas, tanto para las líneas K como para las M. También se analizan los machos y las hembras por separado así como en su conjunto.

En el caso del análisis de la línea K sólo en una repetición se encontró que los efectos aditivos (a) y los efectos maternos (c) eran significativamente distintos de cero ( $p < 0,05$ ); tanto al analizar los machos y las hembras por separado como en su conjunto. Sin embargo, en el análisis global ninguno de los efectos resultó ser significativamente distinto de cero.

En el caso de la línea M aparecen significativamente distintos de cero los efectos aditivos (a) en el análisis de una repetición y los dominantes del tipo  $b_2$  en el de otra, considerando conjuntamente a los machos y a las hembras, y, en cuanto al análisis global, lo fueron los efectos dominantes b y  $b_3$ . Al analizar los machos y las hembras separadamente, sólo en el caso de los machos aparecen significativamente distintos de cero los efectos dominantes, tanto en el análisis de las cuatro repeticiones por separado como en el análisis conjunto, en el cual también los efectos maternos resultaron ser significativos. Respecto al análisis de los datos de las hembras sólo en una repetición aparecen significativos los efectos aditivos, no apareciendo ningún efecto distinto de cero en el análisis conjunto de las cuatro repeticiones.

TABLA 15

ANALISIS DIALELICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS K(2).  
(MACHOS Y HEMBRAS).

a) Análisis de las cuatro repeticiones por separado.

<u>Fuente</u>	<u>g.l.</u>	<u>C.M<sub>1</sub></u>	<u>C.M<sub>2</sub></u>	<u>C.M<sub>3</sub></u>	<u>C.M<sub>4</sub></u>
a	3	0,33*	0,04	0,14	0,04
b	6	0,14	0,07	0,11	0,13
b <sub>1</sub>	1	0,04	0,02	0,07	0,35
b <sub>2</sub>	3	0,19	0,01	0,12	0,11
b <sub>3</sub>	2	0,12	0,17	0,10	0,06
c	3	0,41*	0,14	0,19	0,03
d	3	0,03	0,18	0,05	0,14

TABLA 16

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS K(2).  
(MACHOS Y HEMBRAS).

b) Análisis conjunto de las cuatro repeticiones.

<u>Fuente</u>	<u>g.l.</u>	<u>C.M.</u>
a	3	0,10
b	6	0,20
b <sub>1</sub>	1	0,07
b <sub>2</sub>	3	0,23
b <sub>3</sub>	2	0,23
c	3	0,12
d	3	0,46
Repeticiones (R)	3	0,05
R x a	9	0,15
R x b	18	0,08
R x b <sub>1</sub>	3	0,14
R x b <sub>2</sub>	9	0,07
R x b <sub>3</sub>	6	0,08
R x c	9	0,22
R x d	9	0,11
Interacción entre repeti- ciones	15	0,39

TABLA 17

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS K (2)

a) Análisis de las cuatro repeticiones por separado.

Fuente	g.l.	<u>machos</u>			
		<u>C.M<sub>1</sub></u>	<u>C.M<sub>2</sub></u>	<u>C.M<sub>3</sub></u>	<u>C.M<sub>4</sub></u>
a	3	0,23*	0,10	0,15	0,09
b	6	0,07	0,33	0,05	0,22
b <sub>1</sub>	1	0,07	0,05	0,03	0,21
b <sub>2</sub>	3	0,10	0,29	0,09	0,16
b <sub>3</sub>	2	0,04	0,54	0,00	0,30
c	3	0,49*	0,45	0,06	0,05
d	3	0,02	0,20	0,02	0,26

Fuente	g.l.	<u>hembras</u>			
		<u>C.M<sub>1</sub></u>	<u>C.M<sub>2</sub></u>	<u>C.M<sub>3</sub></u>	<u>C.M<sub>4</sub></u>
a	3	0,73	0,11	0,17	0,41
b	6	0,28	0,11	0,26	0,16
b <sub>1</sub>	1	0,02	0,03	0,14	0,52
b <sub>2</sub>	3	0,31	0,20	0,20	0,13
b <sub>3</sub>	2	0,36	0,02	0,42	0,04
c	3	0,56	0,02	0,41	0,14
d	3	0,14	0,17	0,11	0,07

TABLA 18

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS K(2).

b) Análisis conjunto de las cuatro repeticiones.

<u>Fuente</u>	<u>g.l.</u>	<u>machos</u>	<u>hembras</u>
		<u>C.M.</u>	<u>C.M.</u>
a	3	0,06	0,30
b	6	0,31	0,32
b <sub>1</sub>	1	0,01	0,20
b <sub>2</sub>	3	0,32	0,43
b <sub>3</sub>	2	0,44	0,22
c	3	0,31	0,13
d	3	0,22	0,27
Repeticiones (R)	3	0,05	0,15
R x a	9	0,17	0,37
R x b	18	0,12	0,17
R x b <sub>1</sub>	3	0,12	0,16
R x b <sub>2</sub>	9	0,11	0,14
R x b <sub>3</sub>	6	0,15	0,21
R x c	9	0,25	0,33
R x d	9	0,18	0,15
Interacción entre repeti- ciones	15	0,51	0,71

TABLA 19

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS M(2)  
(MACHOS Y HEMBRAS).

a) Análisis de las cuatro repeticiones por separado.

<u>Fuente</u>	<u>g.l.</u>	<u>C.M<sub>1</sub></u>	<u>C.M<sub>2</sub></u>	<u>C.M<sub>3</sub></u>	<u>C.M<sub>4</sub></u>
a	6	0,06	0,06	0,12	0,26*
b	21	0,12	0,06	0,15	0,07
b <sub>1</sub>	1	0,01	0,09	0,12	0,08
b <sub>2</sub>	6	0,21*	0,31*	0,07	0,07
b <sub>3</sub>	14	0,09	0,07	0,19	0,07
c	6	0,11	0,12	0,41	0,15
d	15	0,07	0,05	0,17	0,09

TABLA 20

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS M(2).  
(MACHOS Y HEMBRAS)

b) Análisis conjunto de las cuatro repeticiones.

<u>Fuente</u>	<u>g.l.</u>	<u>C.M.</u>
a	6	0,13
b	21	0,18*
b <sub>1</sub>	1	0,02
b <sub>2</sub>	6	0,07
b <sub>3</sub>	14	0,23*
c	6	0,37
d	15	0,15
Repeticiones (R)	3	0,02
R x a	18	0,12
R x b	63	0,07
R x b <sub>1</sub>	3	0,09
R x b <sub>2</sub>	18	0,10
R x b <sub>3</sub>	42	0,06
R x c	18	0,14
R x d	45	0,13
Interacción entre repeti- ciones	48	0,32

TABLA 21

ANALISIS DIALELICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS M(2).

a) Análisis de las cuatro repeticiones por separado.

Fuente	g.l.	<u>machos</u>			
		<u>C.M<sub>1</sub></u>	<u>C.M<sub>2</sub></u>	<u>C.M<sub>3</sub></u>	<u>C.M<sub>4</sub></u>
a	6	0,19	0,11	0,14	0,26
b	21	0,30*	0,10	0,24	0,14
b <sub>1</sub>	1	0,06	0,14	0,37	0,00
b <sub>2</sub>	6	0,47***	0,03	0,17	0,12
b <sub>3</sub>	14	0,25*	0,13	0,26	0,15
c	6	0,12	0,39*	0,39	0,31
d	15	0,07	0,11	0,14	0,21

Fuente	g.l.	<u>hembras</u>			
		<u>C.M<sub>1</sub></u>	<u>C.M<sub>2</sub></u>	<u>C.M<sub>3</sub></u>	<u>C.M<sub>4</sub></u>
a	6	0,13	0,14	0,16	0,52*
b	21	0,09	0,14	0,20	0,13
b <sub>1</sub>	1	0,01	0,05	0,01	0,29
b <sub>2</sub>	6	0,09	0,07	0,09	0,16
b <sub>3</sub>	14	0,09	0,17	0,27	0,11
c	6	0,13	0,25	0,71	0,11
d	15	0,16	0,11	0,34	0,07

TABLA 22

ANÁLISIS DIALECTICO DE LOS CRUZAMIENTOS DE LAS LINEAS M(2).

b) Análisis conjunto de las cuatro repeticiones.

<u>Fuente</u>	<u>g.l.</u>	<u>machos</u>	<u>hembras</u>
		<u>C.M.</u>	<u>C.M.</u>
a	6	0,26	0,31
b	21	0,26	0,22
b <sub>1</sub>	1	0,12	0,00
b <sub>2</sub>	6	0,05	0,20
b <sub>3</sub>	14	0,36*	0,24
c	6	0,68*	0,36
d	15	0,09	0,21
Repeticiones (R)	3	0,05	0,12
R x a	18	0,15	0,21
R x b	63	0,17	0,12
R x b <sub>1</sub>	3	0,15	0,12
R x b <sub>2</sub>	18	0,25	0,07
R x b <sub>3</sub>	42	0,14	0,13
R x c	18	0,18	0,28
R x d	45	0,20	0,22
Interacción entre repeti- ciones	48	0,54	0,54

## B. EXPERIMENTO II

Paralelamente al experimento de consanguinidad se practicó, a partir de cada una de las tres líneas K, M y T selección divergente y relajación de la selección durante el número de generaciones anteriormente citado en el capítulo de material y métodos para cada caso.

Los resultados se representan gráficamente en las Figuras 19, 20 y 21 para cada línea por separado.

- a) Evolución de los parámetros durante el proceso selectivo de las líneas K y M.

Los resultados obtenidos son consistentes con los resultados observados mediante la práctica de consanguinidad, tanto para la línea K como para la M, en el sentido de que la práctica de la selección para aumento del número de cerdas ha producido respuesta positiva durante las primeras generaciones, confirmando de este modo la existencia de variabilidad genética en estas líneas. Así mismo, puede apreciarse que cuando se practica relajación de la selección se obtienen también resultados positivos para la misma, lo que indica que la selección natural actúa en contra de la selección artificial. Del mismo modo, la selección realizada para bajo número de cerdas esternopleurales, no produce respuesta alguna, lo que se interpreta como el resultado del establecimiento de un equilibrio entre la selección natural y la artificial, que se rompe cuando se practica la selección en sentido contrario ó la relajación.

### a.1. Estudio de la línea K.

A partir de la generación 10 no se pudieron apreciar cambios importantes en la media de la línea seleccionada para alto número de cerdas  $K_a$  ni en la línea control  $K_r$ , lo que podría interpretarse como que en ambas líneas se había alcanzado el estado de fijación para los loci que controlan el carácter. Con objeto de investigar más profundamente estos últimos puntos,

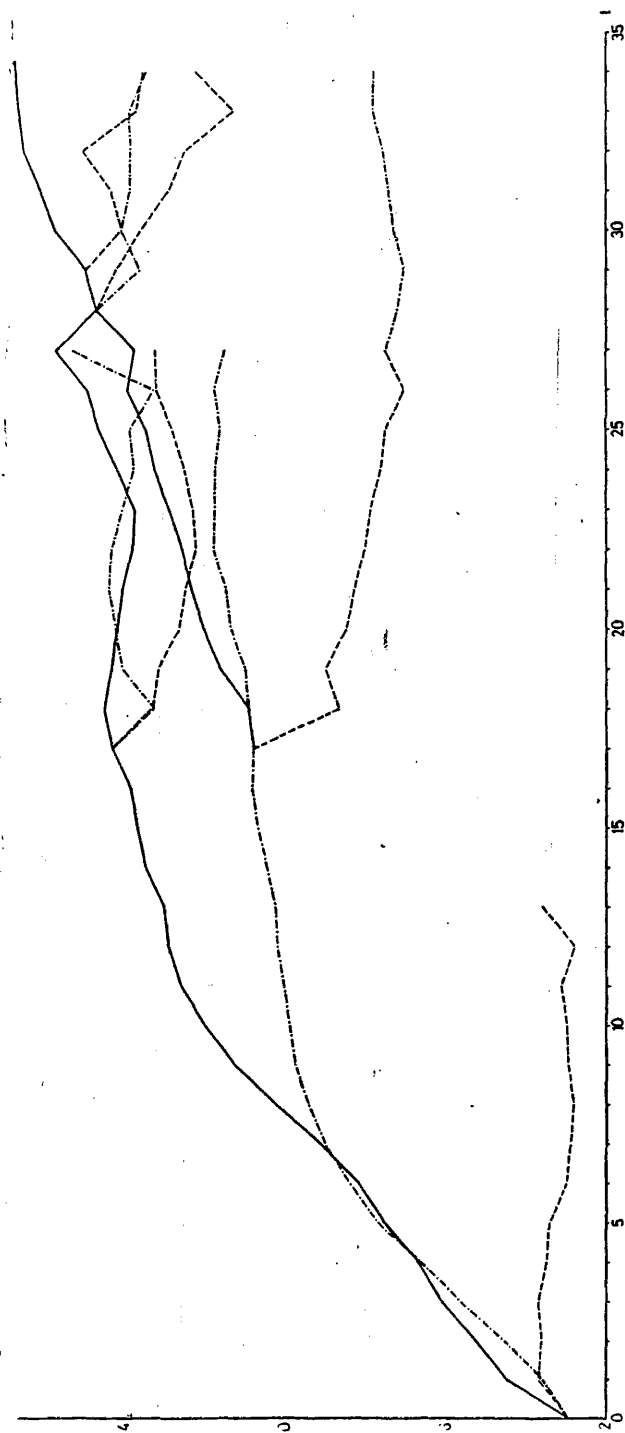


Figura 19.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la línea K sometida a selección para aumento (—) y disminución (---), así como la relajación de la misma (-·-·-). Cuan- do dentro de cada una de estas líneas se practica selección en sentido opuesto o relaja- ción se mantiene el mismo trazado.

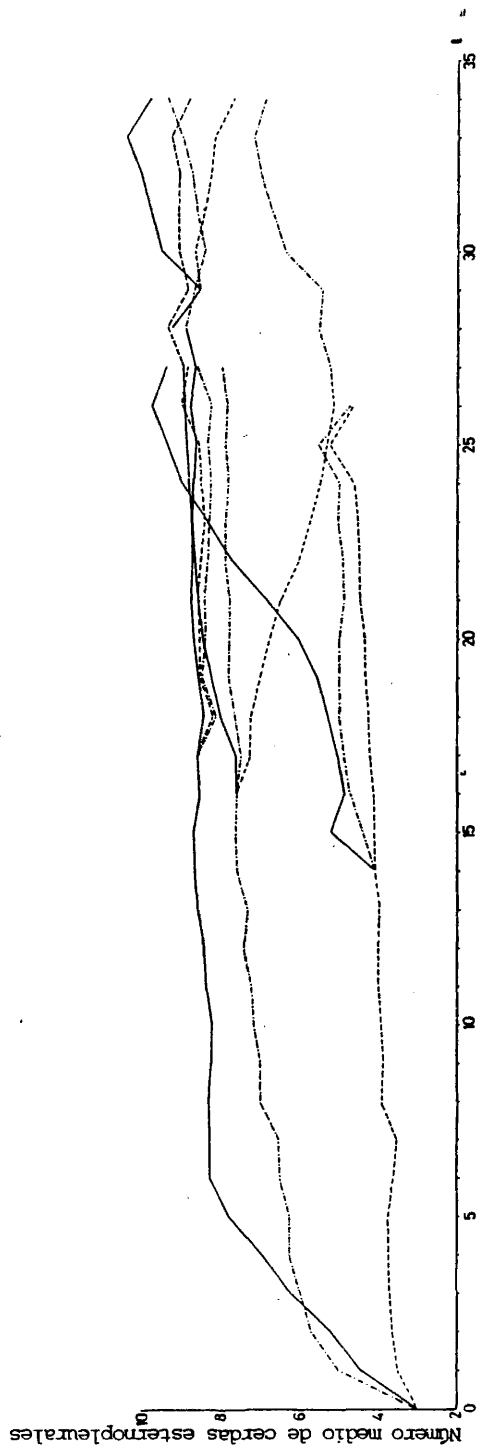


Figura 20.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la línea M sometida a selección para aumento (—) y disminución (---), así como la relajación de la misma (-.-.-). Cuando dentro de cada una de estas líneas se practica selección en sentido opuesto o relajación se mantiene el mismo trazado.

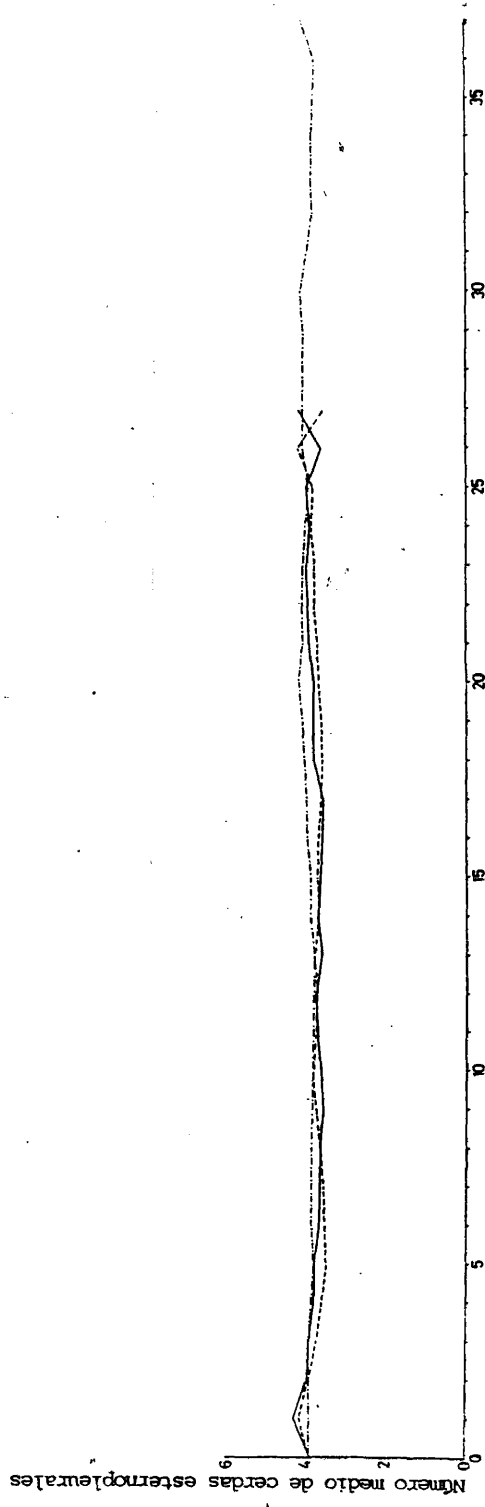


Figura 21.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la línea T sometida a selección para aumento (—) y disminución (---) así como la relajación de la misma (-.-.-).

se practicó en cada una de las líneas Ka y Kr selección divergente y relajación de la selección. En las líneas Ka, (Ka)d y (Ka)r no se obtuvieron modificaciones importantes, por lo que se podría pensar que, efectivamente, se habría llegado al estado de fijación. Respecto a la línea Kr, la selección para alto número de cerdas resultó efectiva hasta alcanzar la media de la línea Ka, llegado ese momento se seleccionó en sentido contrario, llegando al nivel del cual había partido. En cuanto a la selección para bajo número de cerdas en la línea Kr, también dió resultados positivos en un principio, pero en seguida se estacionó alrededor de una media de 7,5 cerdas.

#### a.2. Estudio de la línea M.

En la línea M, a lo largo de todo el proceso selectivo no se obtuvo ningún resultado positivo en la selección para bajo número de cerdas. A partir de la generación seis, tanto la línea Ma como la Mr habían alcanzado el estado de fijación para los loci que controlan el carácter. Como en el caso anterior, en cada una de las líneas Ma, Mr, y Md se practicó selección divergente y relajación de la selección con poca efectividad.

#### b) Evolución de los parámetros en el proceso selectivo de la línea T.

En cuanto a la línea T, ni la selección en sentido contrario ni la relajación han producido cambios apreciables en la media, resultado éste que está de acuerdo con los obtenidos al practicar consanguinidad en esta línea.

#### c) Análisis cromosómico-citogenético.

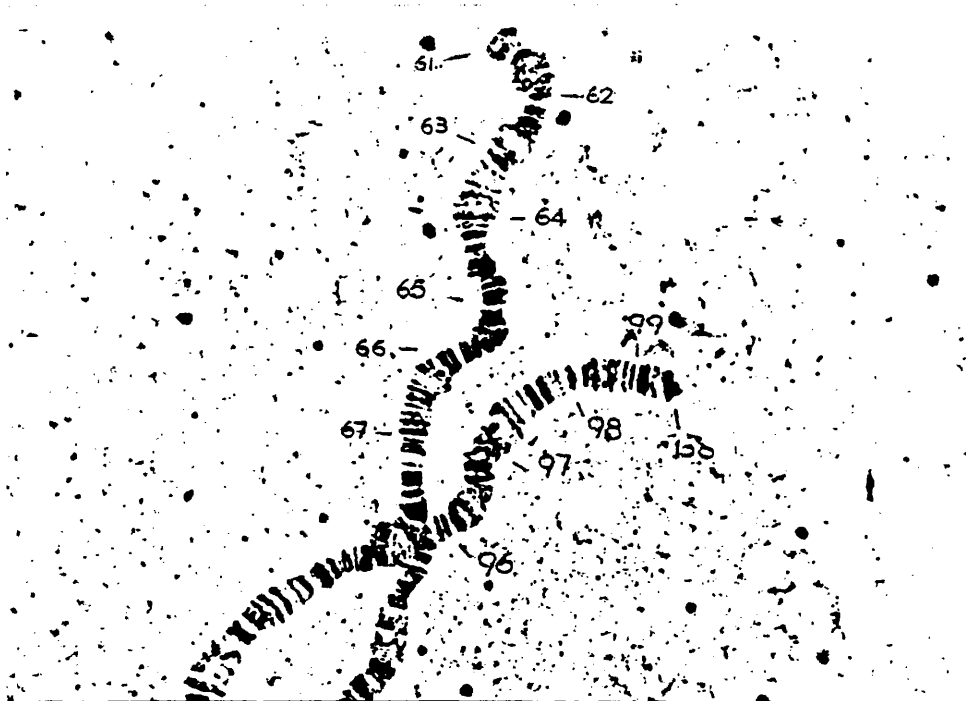
El estudio de los cromosomas politénicos con objeto de detectar posibles variaciones en la estructura cromosómica se realizó en las líneas Ta, Td y Tr. El resultado fue que, efectivamente, el cromosoma III de estas líneas estaba afectado por una inversión pericéntrica comprendida entre las regiones 67E y 96F incluyendo en la anterior una pequeña inversión para-

céntrica en las regiones 90 y 91, como puede apreciarse en la fotografía obtenida al microscopio.

d) Análisis cromosómico genético-estadístico.

Los efectos de substitución de los cromosomas II y III con respecto al número de cerdas esternopleurales se estimaron en las líneas (Md)a, Ma y Ka por un lado y (Mr)d, Md y (Kr)d por otro. En los análisis de varianza llevados a cabo con los datos obtenidos, no resultó significativamente diferente de cero ninguno de los nueve efectos de interacción calculados en ambos grupos de líneas analizados por lo que no aparecen en las tablas. En las Tablas 23 y 24 se presentan los efectos autosómicos correspondientes a cada cruzamiento, siendo todos ellos significativamente diferentes de cero. En su mayor parte, los efectos correspondientes a los distintos cruzamientos para un determinado cromosoma, no difirieron apreciablemente.

A partir de los efectos, se estimaron las diferencias entre líneas (A-D), los efectos globales de heterosis (AD) y el grado de heterosis ( $D_{AD}$ ), todos ellos por cromosoma, obteniéndose los resultados expuestos en las Tablas 25 y 26.



Fotografía obtenida al microscopio correspondiente a la inversión pericéntrica localizada en el cromosoma III de la línea T.

TABLA 23

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

		CROMOSOMA					
		II			III		
♂	♀	(Mr)d	Md	(Kr)d	(Mr)d	Md	(Kr)d
	(Mr)d		1,69	1,10	0,75	1,89	1,40
	Md	1,36	0,725	0,50	1,14	1,35	1,325
	(Kr)d	1,09	0,725	0,64	0,39	0,625	0,56
<u>Grado de significación</u>					<u>p&lt;0,05</u>	<u>p&lt;0,01</u>	
Efecto > 0					0,38	0,51	
Diferencia entre 2 efectos > 0					0,54	0,71	

TABLA 24

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

		CROMOSOMA					
		II			III		
♂	♀	Ma	(Md)a	Ka	Ma	(Md)a	Ka
		Ma		0,775	0,10	0,21	0,90
(Md)a		0,76	0,40	0,54	0,61	0,05	0,56
Ka		0,25	0,44	0,05	-0,225	-0,0125	-0,025
Grado de significación					p<0,05	p<0,01	
Efecto > 0					0,34	0,51	
Diferencias entre 2 efectos > 0					0,54	0,71	

TABLA 25

COMPARACIONES ENTRE LAS ESTIMAS DE LOS EFECTOS CROMOSOMICOS DE PAREJAS DE LINEAS.

<u>Cromosoma</u>	<u>Ma-(Md)a</u>	<u>Ma.(Md)a</u>	<u>DMa.(Md)a</u>	<u>Ma-Ka</u>	<u>Ma.Ka</u>	<u>DMa.Ka</u>
II	0,285	-0,16	0,56	-0,685	-0,18	0,26
III	-0,34	-0,12	0,35	-1,81	-0,22	0,12
E.T.	0,38	0,19		0,38	0,19	

<u>Cromosoma</u>	<u>(Md)a-Ka</u>	<u>(Md)a.Ka</u>	<u>D(Md)a.Ka</u>
II	-0,64	0,265	0,41
III	-0,645	0,26	0,40
E.T.	0,38	0,19	

TABLA 26

COMPARACIONES ENTRE LAS ESTIMAS DE LOS EFECTOS CROMOSOMICOS DE PAREJAS DE LINEAS.

<u>Cromosomas</u>	<u>(Mr) d-Md</u>	<u>(Mr) d.Md</u>	<u>D (Mr) d.Md</u>	<u>(Mr) d-(Kr) d</u>	<u>(Mr) d. (Kr) d</u>	<u>D (Mr) d. (Kr) d</u>
II	-0,705	0,023	0,03	-0,71	-0,245	0,345
III	-0,80	-0,35	0,44	-2,165	-0,415	0,161
E.T.	0,38	0,19		0,38	0,19	

<u>Cromosoma</u>	<u>Md-(Kr) d</u>	<u>Md. (Kr) d</u>	<u>Dmd. (Kr) d</u>
II	0,14	-0,068	0,485
III	-1,49	0,02	0,01
E.T.	0,38	0,19	

## DISCUSION

En el análisis de la variabilidad genética presente en el límite alcanzado por la selección en las líneas K y M, discutiremos separadamente, los resultados obtenidos mediante la práctica de consanguinidad en dichas líneas, distinguiendo, en cada caso, la variabilidad relacionada con letalidad de la que no lo está; y por último, los resultados obtenidos a través de la práctica de selección divergente y relajación.

El análisis de la línea T se discutirá en último lugar, tanto en lo que respecta al proceso de consanguinidad, como a la selección divergente y la relajación.

### 1. Variabilidad no letal.

Nuestra hipótesis es que la variación que presentaban las líneas K y M en el límite, se debe solamente a la existencia de letales con efecto sobre el número de cerdas, habiéndose llegado a la fijación en el resto de los loci que afectan al carácter y que estaban inicialmente segregando en las poblaciones Kaduna y Pacific. Hay tres tipos de evidencia que confirman esta hipótesis:

#### a) Resultados del proceso de consanguinidad.

Si toda la variación no fijada se debiera a la presencia de letales y en estos loci no hubiera más alelos que uno letal y otro no letal, obtendríamos mediante consanguinidad líneas de igual media final, puesto que los letales se eliminarían a lo largo del proceso. Efectivamente, todas las líneas alcanzan medias que no son estadísticamente diferentes, tanto en el caso de la línea M ( $\bar{x} \sim 7,5$ ) como de la línea K ( $\bar{x} \sim 7$ ).

#### b) Selección en poblaciones sintéticas formadas por cruzamientos de líneas consanguíneas.

Si la variación no letal fijada por selección en las líneas K y M no fuera genéticamente diferente, tanto las poblacio-

nes sintéticas KC y MC obtenidas por cruzamientos de todas las líneas consanguíneas K y M, respectivamente, como la población sintética KMC, obtenida por cruzamientos entre las líneas sintéticas seleccionadas KC y MC, no deben presentar respuesta a la selección divergente. Esto ocurre durante las siete y ocho generaciones de selección divergente practicadas en las líneas MC y KC, respectivamente, y las siete correspondientes a la KMC.

c) Análisis dialélico.

Por otra parte, y como comprobación adicional del punto anterior, si las líneas consanguíneas extraídas de una misma línea seleccionada al cabo de 20 generaciones de cruzamientos hermano x hermana no difieren genéticamente entre sí, el análisis dialélico de estas líneas consanguíneas no debe detectar diferencias genéticas entre ellas. Efectivamente, en la línea K ninguno de los efectos fue significativamente diferente de cero. En el caso del análisis de la línea M, lo fue la dominancia y éste en el límite de significación. Nosotros pensamos que éste es un artefacto del análisis por dos razones:

- Porque los efectos aditivos no son significativos y todo loci con dominancia deben mostrar una componente aditiva que aquí no aparece.
- Porque el valor de la F obtenida es justo el primer valor que aparece significativo en las Tablas al 5%.

## 2. Variabilidad letal.

Es conocida la presencia de letales en estas líneas, que han sido localizados por el Profesor A. Robertson. La existencia de estos letales explican perfectamente el comportamiento de nuestras líneas consanguíneas. El principal efecto de la consanguinidad es provocar una dispersión de las frecuencias génicas que conducen a un aumento de la frecuencia de los homocigotos a expensas de la de los heterocigotos. Dichos cambios en las frecuencias genotípicas se reflejarán en cambios en la media del carácter. En nuestro caso, la consanguinidad aumentará la frecuencia de homocigotos para genes letales que progresivamente irán así siendo eli-

minados de la población. Puesto que la segregación de estos genes letales es la que determina un bajo número de cerdas, esperamos que la media para este carácter se incremente a medida de que el proceso de endogamia avance, como así sucede.

En su estudio del efecto de la endogamia sobre la variación genética, ROBERTSON (1952) indica cuál es el comportamiento esperado de los componentes inter e intragrupos de la varianza fenotípica, a medida de que el proceso de consanguinidad avanza, particularmente en el caso de genes letales recesivos a baja frecuencia inicial. Los resultados teóricos del modelo de Robertson son consistentes con los resultados obtenidos si consideramos que toda la variabilidad genética observada está determinada por la presencia de letales. Mientras que el valor de la componente interna de la varianza  $V_I$  se mantiene constante a lo largo de todo el proceso de consanguinidad, la componente externa  $V_E$  experimenta un cierto aumento, bien gradual y continuado desde el principio, o bien retardado en su aparición, durante las primeras generaciones, que corresponden al periodo de dispersión de las frecuencias génicas; conforme los letales van siendo eliminados de las líneas, éstas se hacen más y más semejantes entre sí, por lo tanto la varianza intergrupos va disminuyendo hasta hacerse prácticamente nula.

### 3. Análisis de las líneas seleccionadas y relajadas.

La disminución de la variación letal presente en las líneas K y M puede también eliminarse mediante selección para aumento del número de cerdas o por relajación de la selección practicada para disminución de aquél. A largo plazo ambos procesos deben conducir a la misma situación final, como ha ocurrido en la práctica.

#### a) Análisis de la línea M.

La línea Ma, seleccionada para alto número de cerdas, incrementa su media estableciéndose un límite en la generación 4-5 que creemos que es determinado por la fijación, puesto que tanto la selección divergente como la relajación practicada en la generación 17 no fue efectiva en la modificación de este límite.

La línea relajada  $M_r$  sufre un aumento del número medio de cerdas, como consecuencia de la acción de la selección natural que va eliminando los letales presentes en la línea, aunque, en general, la media permanece por debajo de los valores de ésta en la línea  $M_a$ , debido probablemente a que los genes letales, una vez que están a baja frecuencia, son difíciles de eliminar. La línea relajada alcanza una media final estable, en la que aún existe variabilidad, a diferencia de lo que ocurre con la línea  $M_a$ , puesto que la línea  $M_r$  responde a la selección divergente practicada en la generación 16, alcanzando la línea seleccionada para aumento del número de cerdas ( $M_r$ )a el valor de la  $M_a$  y la línea seleccionada para disminución de cerdas ( $M_r$ )d, el valor de la  $M_d$ . Cuando esta línea ( $M_r$ )d se vuelve a relajar, revierte su media al valor alcanzado anteriormente por  $M_r$ .

b) Análisis de la línea K.

La línea seleccionada para alto número de cerdas  $K_a$  mostró una respuesta positiva, que a partir de la generación 10 fue atenuándose, alcanzando un límite. Es lo más probable que este límite se deba a la fijación, puesto que en la generación 17 se practicó selección en sentido contrario y relajación de la selección sin que mostrase ningún cambio significativo.

La línea relajada  $K_r$  experimentó también un incremento en el valor de la media, lo que confirma una vez más que el límite para bajo número de cerdas estaba mantenido por la interacción de la selección natural y la selección artificial. Esta línea, sin embargo, se estacionó en un valor medio de aproximadamente 11 cerdas, valor más bajo que el alcanzado por la línea seleccionada para alto número de cerdas  $K_a$ . Que esta línea relajada muestra todavía cierta variabilidad queda comprobado, puesto que es capaz de responder en ambas direcciones de selección, alcanzando la línea ( $K_r$ )a el valor de la línea  $K_a$ . La línea ( $K_r$ )d, sin embargo, no llega al nivel de nuestra línea seleccionada para bajo número de cerdas  $K_d$ , probablemente porque algunos de los letales responsables del bajo número de cerdas han desaparecido ya definitivamente. En la generación 27 esta línea vuelve a relajarse, no cambiando su media.

La línea Kd continuó seleccionándose hasta la generación 13 sin mostrar ningún cambio en su media. Es decir, volvemos a encontrar aquí la misma situación que aparecía en el análisis de la línea M.

#### 4. Estudio de la línea T.

En cuanto a la línea T, la endogamia no ha logrado modificar el número medio de cerdas, por lo que en un principio se pensó que esta línea había alcanzado el estado de fijación con respecto a los loci que controlan el carácter. Por tanto, las componentes de la varianza  $V_I$  y  $V_E$  permanecen constantes a medida de que la consanguinidad avanza.

Así mismo, tanto durante el proceso de selección para alto y bajo número de cerdas practicado durante 27 generaciones, como durante la relajación llevada a cabo durante 37, la media no sufrió modificación alguna.

En el estudio de los cromosomas politénicos llevado a cabo en esta línea se puso de manifiesto que el cromosoma III de estas líneas estaba afectado por una inversión pericéntrica. Internamente a dicha inversión existe una pareja de letales equilibrados (Profesor A. ROBERTSON, comunicación personal). Este es un caso extremo de bloque génico inseparable, por tanto, ni la selección en sentido opuesto, ni la relajación, ni la consanguinidad han podido liberar la posible variabilidad presente en estas líneas. Nos encontramos así con una situación genética en el límite cuyo análisis no es posible mediante la utilización de las técnicas que proporciona la Genética Cuantitativa. La línea alcanza una situación genéticamente variable en cuanto todos los individuos viables son heterocigotos para la inversión y, sin embargo, esta variabilidad no puede ser aprovechada.

**SEGUNDA PARTE**

## MATERIAL Y METODOS

### A. MATERIAL BIOLÓGICO

En este tercer experimento, el carácter cuantitativo evaluado ha sido también el número de cerdas en las placas esternopleurales derecha e izquierda de *Drosophila melanogaster*. Los métodos de mantenimiento y evaluación en este experimento se realizaron de forma similar a los del experimento I y II.

#### Origen de las líneas.

En cuanto al material experimental utilizado han sido dos líneas seleccionadas denominadas BA y BD, facilitadas por C. Salgado. Ambas provienen de un cruce de la línea B con las poblaciones Amherst (Estados Unidos) y Dahomey (Dahomey), respectivamente. La línea B es la llamada KP<sup>6</sup> por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b). Proviene de un cruce de tres líneas Kaduna y tres líneas Pacific, las cuales habían sido seleccionadas durante diez generaciones para bajo número de cerdas esternopleurales con intensidad 5/25 para cada sexo. Después del cruce entre éstas, la línea sintética resultante B fue seleccionada durante más de 80 generaciones con intensidad 30/150. El origen de las líneas se representa en la Figura 22.

Ambas líneas BA y BD, se mantuvieron relajadas durante 12 generaciones después de su formación, transcurridas las cuales se inició un proceso de selección para bajo número de cerdas (C. Salgado, comunicación personal). Ambas líneas respondieron claramente a la selección durante las nueve primeras generaciones de selección, a partir de las cuales la respuesta a la selección se manifestó muy débilmente durante 16 generaciones más alcanzando una media de aproximadamente 7 u 8 cerdas. A partir de este momento, la situación se mantuvo prácticamente estable. En la Tabla 27 se exponen las medias de las líneas BA y BD durante el proceso de selección.

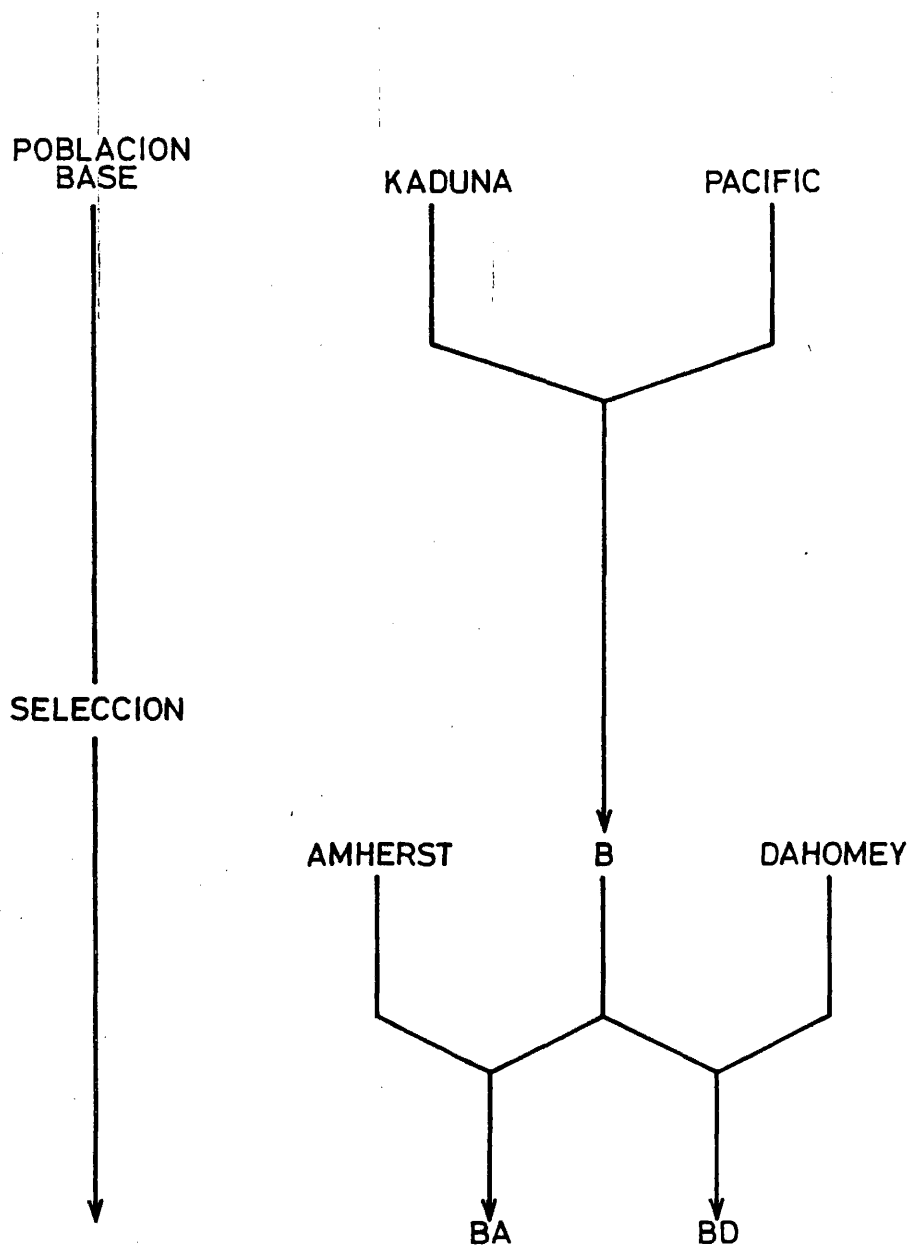


Figura 22.- El origen de las líneas B, BA y BD en forma esquemática.

TABLA 27

MEDIAS DE LAS POBLACIONES SINTETICAS DURANTE LA SELECCION (\*)

Líneas	Generaciones		Ganancia por selección
	0	30	
BA	14,60	6,30	8,30
BD	14,52	7,50	7,02

(\*) C. Salgado (comunicación personal)

## B. DISEÑO EXPERIMENTAL

Cuando nosotros tomamos las líneas BA y BD su media oscilaba alrededor de unas siete cerdas. La selección se continuó en el mismo sentido durante 14 generaciones más y paralelamente se extrajo una línea en la que se practicó selección en sentido opuesto.

Las líneas se designan, como en experimentos anteriores, con la notación correspondiente a las sintéticas de las cuales proceden, seguidas de la letra d para indicar la selección para bajo número de cerdas o de la letra a si la selección se practica en el sentido opuesto.

Con objeto de intentar sobrepasar los límites a la selección anteriormente alcanzados, se procedió a realizar dos experimentos:

1. Consanguinidad y selección.
2. Selección recíproca recurrente.

### 1. Experimento de consanguinidad y selección.

A partir de cada una de las líneas seleccionadas para bajo número de cerdas esternopleurales BAd y Bdd se extrajeron 15 líneas consanguíneas en las que se practicó consanguinidad regular de hermano x hermana durante siete generaciones. Simultáneamente se practicaba, dentro de cada línea, selección para bajo número de cerdas.

En cada línea consanguínea se evaluó el número de cerdas esternopleurales en 15 machos y 15 hembras por generación, seleccionándose el macho y la hembra con menor número de cerdas como padres de la siguiente generación.

La denominación de las líneas consanguíneas incluye las siglas de las líneas sintéticas de las que proceden, acompañado de un número de orden que va del 1 al 15, de forma similar al experimento 1 de consanguinidad antes descrito.

### 2. Selección recíproca recurrente.

Esta experiencia se realizó paralelamente al experimento anterior.

Dado que la selección recíproca recurrente requiere dos líneas para su ejecución, éstas fueron la BDa y la BDd por una parte y la BAa y la BAd por otra. La razón que nos indujo a llevar a cabo este experimento, era aprovechar la diferencia existente entre la línea seleccionada para bajo número de cerdas y la línea seleccionada en sentido opuesto dentro de cada población BA y BD que en aquel momento era de aproximadamente una cerda.

En lo que sigue, nos referiremos a unas líneas hipotéticas A y B para ilustrar el problema.

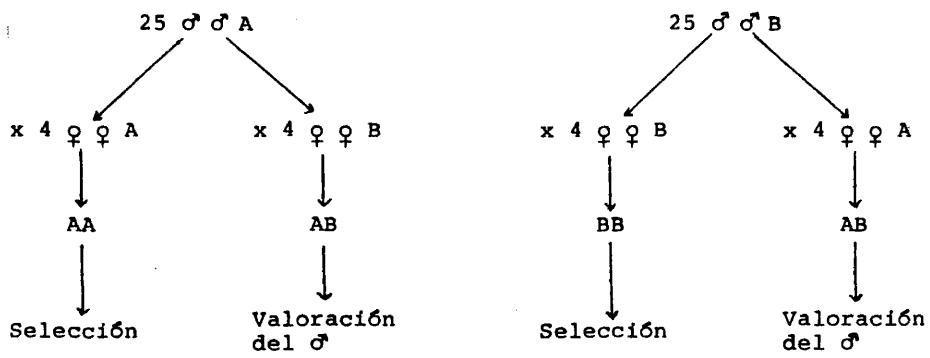
Veinticinco machos A se aparearon cada uno con cuatro hembras B y al cabo de dos días se individualizaron las hembras y cada uno de los machos se apareó con cuatro hembras A.

En la descendencia de cada apareamiento  $\sigma^A \times \varphi^B$ , se evaluaron 12 machos y 12 hembras por familia de macho. A partir de la información obtenida de estas familias, se seleccionaron las descendencias de los apareamientos  $\sigma^A \times \varphi^A$ . De igual forma se haría para los apareamientos  $\sigma^B \times \varphi^B$ .

Con este criterio, en cada generación se seleccionaban cinco familias de macho, con lo que la proporción de familias seleccionadas fue de 5/25. El esquema seguido en este experimento, se muestra en la Tabla 28.

TABLA 28

ESQUEMA DE SELECCION RECIPROCA RECURRENTE



## RESULTADOS

### 1. Selección.

Cuando nosotros tomamos las líneas BA y BD su media oscilaba alrededor de unas 7 cerdas. La selección se continuó en el mismo sentido durante 15 generaciones más en la línea BD y 14 en la línea BA y paralelamente se extrajo en cada una de ambas líneas, otra línea en la que se practicó selección en sentido opuesto.

La respuesta en ambas direcciones de selección fue escasa y muy lenta, sin embargo en la generación cinco de este experimento, la diferencia entre la línea alta y la baja tanto en la población BA como en la BD era de aproximadamente una cerda. En las Figuras 23 y 24 se expresan los resultados del proceso selectivo de forma gráfica.

### 2. Consanguinidad y selección.

Los resultados del proceso de consanguinidad y selección se expresan gráficamente en las Figuras 25 y 26, junto con la línea seleccionada en masa. Como puede observarse, no se obtuvo por este procedimiento ninguna mejora en el grupo de líneas BA, es decir, que en ningún caso se encontró que la media de las líneas consanguíneas bajo selección fuera más baja que la de las seleccionadas con mayor tamaño. Sin embargo, en el caso de las líneas BD, si hubo varias líneas cuyas medias bajaron por debajo de la media de la línea paterna. Concretamente, el valor medio de una de ellas descendió aproximadamente 1,5 cerdas, por lo que se siguió practicando consanguinidad y selección durante alguna generación más sin que se obtuviera, no obstante, ningún resultado positivo adicional.

### 3. Selección recíproca recurrente.

Los valores medios de las poblaciones cruces de este experimento se representan gráficamente en las Figuras 27 y 28, separadamente para cada una de las dos repeticiones junto con su réplica y la línea paterna. Como puede observarse, durante todo el proceso selectivo dichos valores se mantienen constantes.

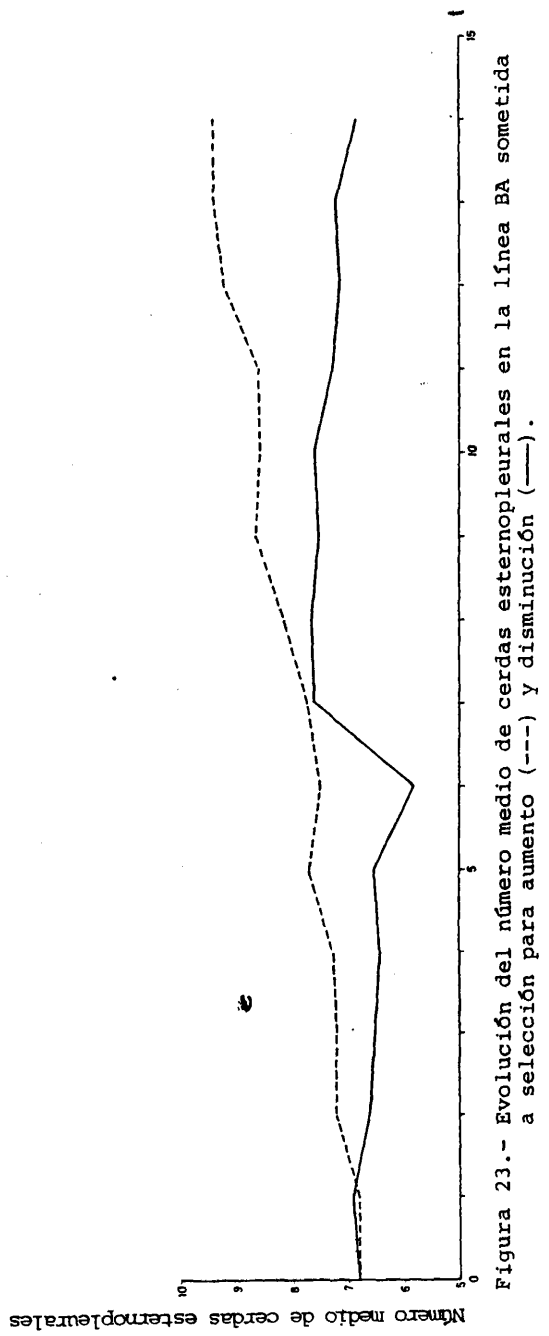


Figura 23.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la línea BA sometida a selección para aumento (---) y disminución (—).

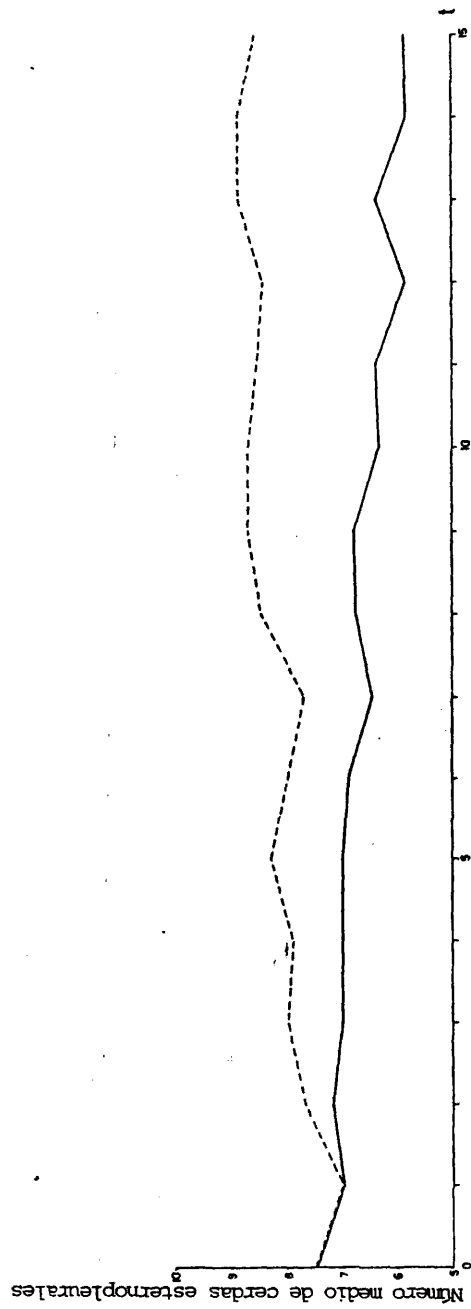


Figura 24.- Evolución del número medio de cerdas esternopleurales en la línea BD sometida a selección para aumento (---) y disminución (—).

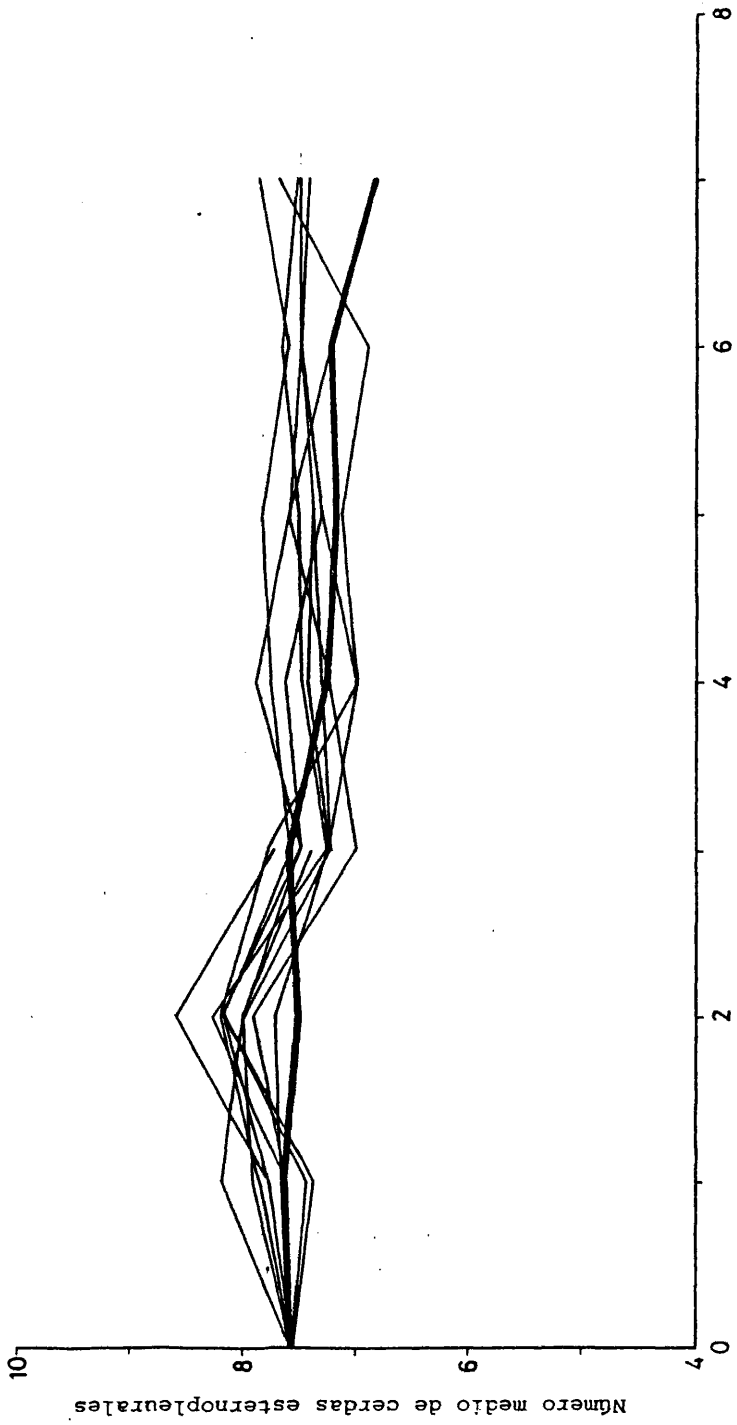


Figura 25.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas donde se practica consanguinidad y selección extraídas de la población BA.

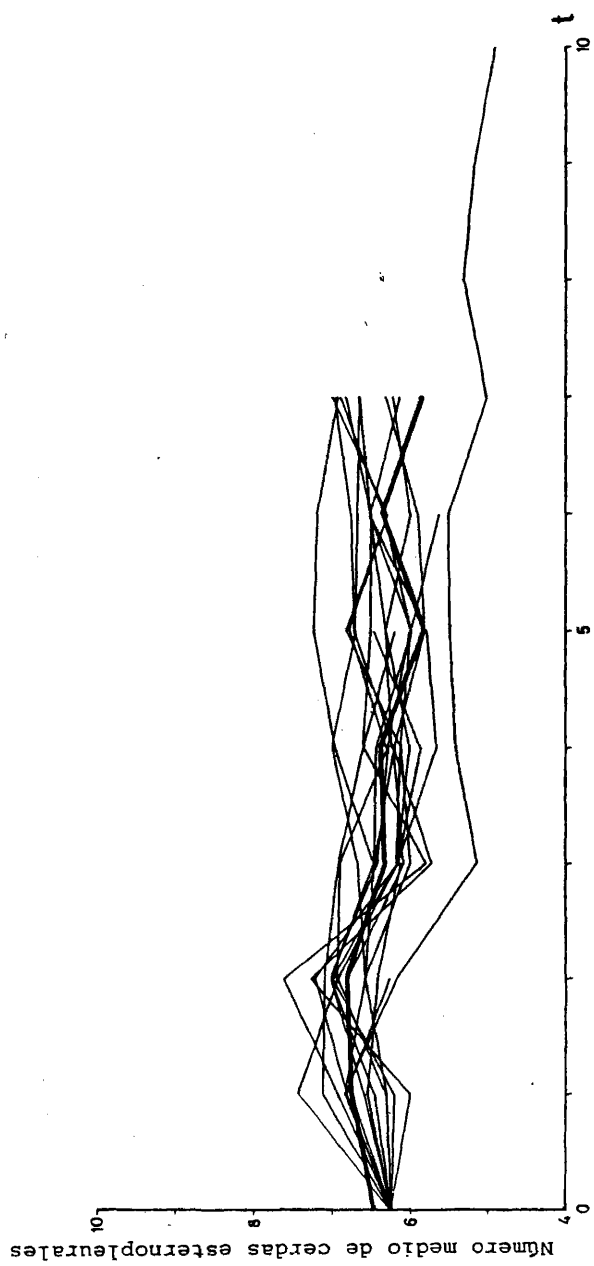


Figura 26.- El cambio en el número medio de cerdas esternopleurales en las líneas donde se practica consanguinidad y selección extraída de la población BD.

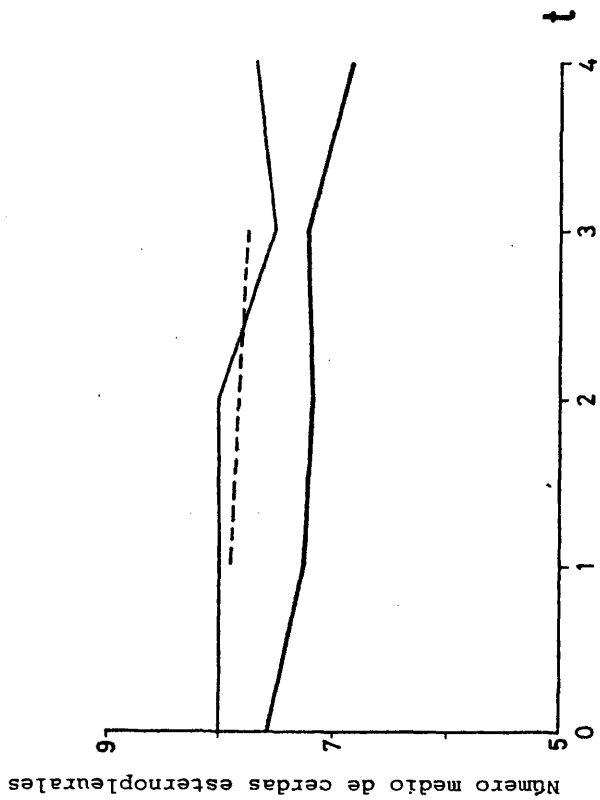


Figura 27.- Evolución de los valores medios de las poblaciones cruces (—), de su réplica (---) y de la línea seleccionada en masa (—) en el experimento de selección recíproca recurrente practicado en la línea BA.

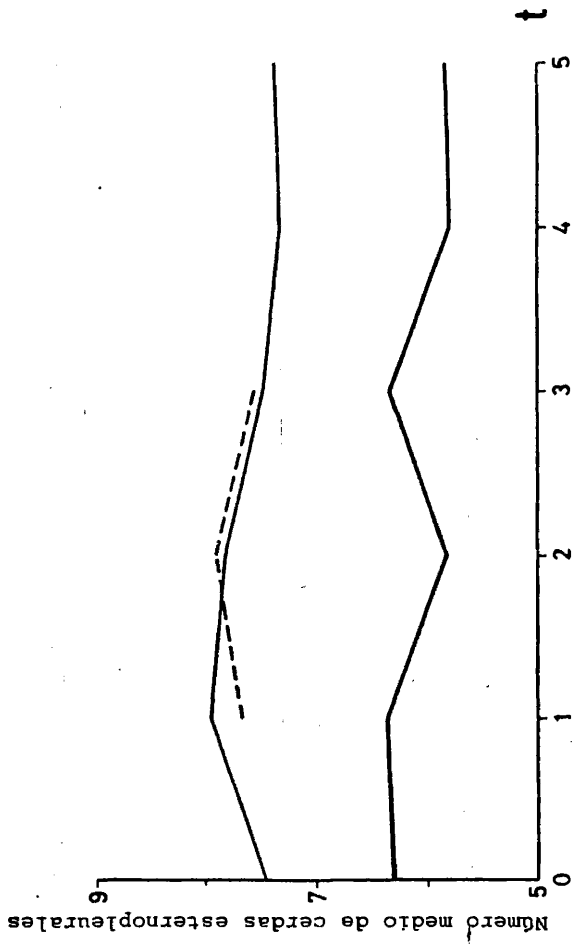


Figura 28.- Evolución de los valores medios de las poblaciones cruces (—), de su réplica (---) y de la línea seleccionada en masa (—) en el experimento de selección recíproca recurrente practicado en la línea BD.

### DISCUSION

Ya hemos visto en el apartado correspondiente a la Introducción cómo dos de las posibles causas de la existencia de un límite a la selección son, o bien la presencia de recesivos a baja frecuencia desfavorables a la dirección de selección practicada o bien la existencia de loci sobredominantes con respecto al carácter. Pensamos que éstas eran las causas más probables del límite alcanzado por las líneas BA y BD puesto que la práctica de la selección en dirección contraria produjo resultados débiles, lo que nos inclinaba a pensar en la presencia de una cierta variabilidad genética para el carácter y, por otra parte, la relajación no llevó consigo a cambios apreciables en la media alcanzada por las líneas BA y BD, lo que sugiere que la selección natural no es determinante del límite alcanzado.

Los resultados del experimento de selección y consanguinidad practicado con objeto de sobrepasar el límite alcanzado en las líneas BA y BD sólo han resultado en una superación del límite en el caso de la línea BD, en la que una de las líneas consanguíneas ha superado significativamente la media de la línea BD en aproximadamente 1,5 cerdas; esta ventaja fue lograda en las tres primeras generaciones y, a continuación, la media de esta línea consanguínea se estabilizó. Esto indica que en la línea BD existían en el límite alelos recesivos desfavorables a baja frecuencia que han podido ser eliminados en varias de las líneas consanguíneas. Este método de superación del límite alcanzado ha sido también practicado con éxito por FALCONER (1971).

Respecto a la selección recíproca recurrente, los resultados son extraordinariamente claros. En ninguna de las dos líneas se consiguió superar el límite, lo que parece descartar la existencia de sobredominancia con respecto al carácter como posible causa del límite. A las mismas conclusiones llegó NEWMAN (1960) en su experimento con ratones.

### RESUMEN Y CONCLUSIONES

El presente trabajo se puede dividir en dos partes:

- En la primera de ellas se hace un análisis de la situación genética en el límite de tres líneas de Drosophila melanogaster que habían sido seleccionadas para bajo número de cerdas durante más de 80 generaciones.
- En la segunda, se trata de superar el límite a la selección alcanzado por dos líneas de D. melanogaster seleccionadas para el mismo carácter.

En el primer caso, la variabilidad presente en las líneas K y M se debía a la presencia de letales con efecto sobre el carácter. Mediante el proceso de consanguinidad los letales fueron eliminados y se puso de manifiesto que el resto de los loci que controlan el carácter estaban fijados. Así mismo, mediante la formación y posterior selección de las líneas sintéticas KC y MC y el cruzamiento entre ellas se comprobó que la variación no letal fijada por selección era la misma en las líneas K y M. Los resultados del análisis dialélico son una prueba más en este sentido. Los resultados del análisis de las líneas seleccionadas y relajadas extraídas de las líneas K y M son consistentes con los obtenidos en el proceso de consanguinidad.

La línea T constituye un caso extremo, en cuanto la variabilidad presente en esta línea no puede ponerse de manifiesto ni mediante la práctica de consanguinidad ni la de selección en sentido contrario o la relajación, debido a que su cromosoma III está prácticamente cubierto por una inversión que incluye una pareja de letales equilibrados, con lo que todos los individuos viables son heterocigotos para la inversión. La fijación se ha alcanzado en el resto de los cromosomas.

En la segunda parte se utilizan dos métodos con objeto de superar el límite alcanzado en las líneas BA y BD. La práctica de consanguinidad y selección resultó positiva en una de las líneas, la BD, lográndose una disminución significativa del número de cerdas. Los resultados sugieren que la variabilidad genética aún presente en el límite alcanzado por la línea BD se debía a la segre-

gación de alelos recesivos desfavorables a baja frecuencia. En cuanto a la selección recíproca recurrente no tuvo éxito en ninguna de las dos líneas, lo cual indicaría que la variación presente en el límite no estaba determinada por la segregación de loci sobredominantes con respecto al carácter.

### AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento:

Al Dr. D. Carlos López-Franjul, Profesor Agregado de Genética Evolutiva de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid, por su dirección y constante ayuda a lo largo de todo el trabajo.

Al Dr. Fernando Orozco, Jefe del Departamento de Genética Cuantitativa y Mejora Animal del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias que me permitió realizar el trabajo en el mismo, así como por sus valiosos consejos.

A D. Rafael Díez por la realización de los programas de computador.

A D. Angel Frias por su esmero en la delineación de los gráficos, así como a D. Antonio Barrera que le ayudó en los momentos finales.

A D. Juan Manuel Pérez Tomé del Departamento de Genética de Poblaciones del C.S.I.C. por su valiosa ayuda en la localización de la inversión de la línea T.

A D<sup>a</sup> Paula Vázquez y D<sup>a</sup> Carmen García por la mecanografía de este trabajo.

A mi compañera D<sup>a</sup> Conchita Salgado, con cuya ayuda conté en todo momento y que supo hacer más agradables las horas de trabajo.

A todo el equipo del Departamento de Genética Cuantitativa y Mejora Animal del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, por su colaboración.

Por último, mi más profundo agradecimiento a mi marido, Miguel, por su ayuda constante a lo largo de todo el trabajo.

### BIBLIOGRAFIA

- ABPLANALP, H.; LOWRY, D.C.; LERNER, I.M. and DEMPSTER, E.R. (1964). Selection for egg number with x-ray-induced variation. *Genetics*, 50: 1083-1100.
- AL-MURRANI, W.K. (1974). The limits to artificial selection. *Animal Breeding Abstract*, 42: 587-592.
- BROWN, W.M.P. y BELL, A.E. (1961). Genetic analysis of plateaued populations of Drosophila. *Genetics*, 46: 407-425.
- BULMER, M.G. (1971). The effect of selection on genetic variability. *The American Naturalist*, 105: 201-211.
- CLAYTON, G.A.; KNIGHT, G.R.; MORRIS, J.A. and ROBERTSON, A. (1957). An experimental check on quantitative genetical theory. III. Correlated responses. *Journal of Genetics*, 55: 171-180.
- CLAYTON, G.A. y ROBERTSON, A. (1955). Mutation and quantitative variation. *The American Naturalist*, 89: 151-158.
- CLAYTON, G.A. and ROBERTSON, A. (1957). An experimental check on quantitative genetical theory. II. The long-term effects of selection. *Journal of Genetics*, 55: 152-170.
- CLAYTON, G.A. and ROBERTSON, A. (1964). The effects of x-rays on quantitative character. *Genetical Research*, 5: 410-422.
- CROW, J.F. and KIMURA, M. (1970). *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row. New York. Págs: 236-239.
- DEMPFLE, L. (1974). A note on increasing the limit of selection through selection within families. *Genetical Research*, 24: 127-135.



- DICKERSON, G.F. (1955). Genetic slippage in response to selection for multiple objectives. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 213-224.
- FALCONER, D.S. (1955). Patterns of response in selection experiments with mice. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 178-196.
- FALCONER, D.S. (1960). Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd. Edinburgh. Págs.: 203-207.
- FALCONER, D.S. (1971). Improvement of litter size in a strain of mice at a selection limit. Genetical Research, 17: 215-235.
- FALCONER, D.S. and KING, J.W.S. (1953). A study of selection limits in the mouse. Journal of Genetics, 51: 561-581.
- FISHER, R.A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 52: 399-433.
- HAYMAN, B.I. (1954). The analysis of variance of diallel tables. Biometrics, 10: 235-244.
- HILL, W.G. and ROBERTSON, A. (1966). The effect of linkage on limits to artificial selection. Genetical Research, 8: 269-294.
- JODAR, B. and LOPEZ-FANJUL, C. (1977). Optimum proportions selected with unequal sex numbers. Theoretical and Applied Genetics, 50: 57-61.
- KING, J.W.B. (1950). Pygmy, a dwarfing gene in the house mouse. Journal of Heredity, 41: 249-257.
- LERNER, I.M. (1958). The Genetic Basis of Selection. John Wiley and Sons. New York; 1<sup>era</sup> edición.
- LERNER, I.M. and DEMPSTER, E.R. (1951). Attenuation of genetic progress under continued selection in poultry. Heredity, 5: 75-94.

- LOPEZ-FANJUL, C. and 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, D. and 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.
- MADALENA, F.E. and HILL, W.G. (1972). Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. *Genetical Research*, 20: 75-99.
- MADALENA, F.E. and 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.
- MCPHEE, C.P. and ROBERTSON, A. (1970). The effect of suppressing crossing-over on the response to selection in Drosophila melanogaster. *Genetical Research*, 16: 1-16.
- NEWMAN, J.A. (1960). Reciprocal recurrent selection for body size in the mouse. Tesis Doctoral. Universidad de Edimburgo.
- OSMAN, H. EL S. and ROBERTSON, A. (1968). The introduction of genetic material from inferior into superior strains. *Genetical Research*, 12: 221-236.
- RASMUSON, M. (1952). Variation in bristle number of Drosophila melanogaster. *Acta Zoologica*, 33: 277-307.
- RATHIE, K.A. and BARKER, J.S.F. (1968). Effectiveness of regular cycles of intermittent artificial selection for a quantitative character in Drosophila melanogaster. *Australian Journal of Biological Sciences*, 21: 1187-1213.

- RENDEL, J.M. (1951). Mating of ebony vestigial and wildtype Drosophila melanogaster in light and dark. *Evolution*, 5: 226-230.
- ROBERTS, R.C. (1966a). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. I. The limits attained in earlier experiments. *Genetical Research*, 8: 347-360.
- ROBERTS, R.C. (1966b). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. II. The genetic nature of the limits. *Genetical Research*, 8: 361-375.
- ROBERTS, R.C. (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, R.C. (1967b). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. IV. Sources of new genetic variation, irradiation and outcrossing. *Genetical Research*, 9: 87-98.
- ROBERTSON, A. (1952). The effects of inbreeding on the variation due to recessive genes. *Genetics*, 37: 189-207.
- ROBERTSON, A. (1960). A theory of limits in artificial selection. *Proceedings of the Royal Society of London*, 153B: 234-249.
- ROBERTSON, A. (1966). Artificial selection in plants and animals. *Proceedings of the Royal Society of London*, 164B: 341-349.
- ROBERTSON, A. (1970a). A theory of limits in artificial selection with many linked loci. In *Mathematical Topics in Population Genetics*, ed. K. Kojima. Springer. Berlin. Pags.: 246-288.
- ROBERTSON, A. (1970b). Some optimum problems in individual selection. *Theoretical Populations Biology*, 1: 120-127.

- ROBERTSON, F.W. (1955). Selection response and the properties of genetic variation. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 166-177.
- ROBERTSON, F.W. (1960). The ecological genetics of growth in *Drosophila*. I. Body size and developmental time on different diets. Genetical Research, 1: 298-304.
- RUANO, R.G.; OROZCO, F. and LOPEZ-FANJUL, C. (1975). The effect of different selection intensities on selection response in egg-laying of *Tribolium castaneum*. Genetical Research, 25: 17-27.
- SCHAFER, W. (1937). Über die Zunahme der Isozygotie (Gleicherbarkeit) bei fortgesetzter Bruder-Schwester-Inzucht. Z. indukt. Abstamm u. Vererblehre, 72: 50-78.
- SCOSSIROLI, R.E. and SCOSSIROLI, S. (1959). On the relative role of mutation and recombination in response to selection for polygenic traits in irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. International Journal of Radiation Biology, 1: 61-69.
- SNEDECOR, G.W. and COCHRAN, W.G. (1956). Statistical methods. Iowa State University Press, Ames.
- THODAY, J.M. (1958). Homeostasis in a selection experiment. Heredity 12: 401-416.
- WRIGHT, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. Genetics, 16: 97-159.

**APENDICE**

SERIE I

Evolución de las medias de las líneas K a lo largo del proceso de consanguinidad

Generación	Líneas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17	3,17
1	3,92	4,09	4,05	-	-	3,50	4,13	3,90	-	4,275	3,32	3,75	2,84	4,19	4,00
2	3,50	3,77	4,225	-	-	3,625	3,925	3,82	-	4,21	3,14	-	3,23	4,15	3,35
3	SE	SE	SE	-	-	SE	SE	SE	-	SE	SE	-	SE	SE	SE
4	5,025	4,56	4,56	-	-	4,78	4,19	4,26	-	4,625	4,90	-	-	-	-
5	-	4,35	4,53	-	-	6,50	4,73	4,32	-	5,125	5,55	-	-	-	-
6	-	4,69	4,175	-	-	5,53	4,825	4,72	-	6,47	6,00	-	-	-	-
7	-	6,00	3,85	-	-	5,89	4,53	4,31	-	7,00	5,67	-	-	-	-
8	-	5,61	3,71	-	-	5,83	4,50	3,50	-	6,00	-	-	-	-	-

SE = sin evaluar

SERIE I

Evolución de las medias de las líneas M a lo largo del proceso de consanguinidad

Generación	Líneas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75	3,75
1	6,10	4,15	4,68	3,75	6,025	4,725	3,75	6,175	3,00	4,19	3,26	3,46	3,53	3,09	3,44
2	5,775	4,20	5,775	4,325	6,475	5,875	4,20	6,00	3,14	3,92	4,55	3,30	3,95	3,54	3,25
3	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE
4	6,125	4,51	7,85	4,76	8,175	7,275	4,25	-	3,75	6,625	9,025	4,03	4,275	4,33	3,72
5	6,80	4,74	7,80	4,48	7,475	8,00	4,74	-	3,87	8,725	8,875	4,95	5,025	4,55	4,11
6	6,20	4,65	7,925	4,17	7,975	7,975	4,41	-	3,60	9,20	9,325	4,575	5,05	-	-
7	6,325	4,37	7,85	4,80	7,725	7,60	4,20	-	4,26	9,225	9,45	4,60	5,45	-	-
8	6,50	4,32	7,00	-	8,025	7,75	4,19	-	4,00	9,00	9,03	-	4,76	-	-

SE = sin evaluar

SERIE I

Evolución de las medias de las líneas T a lo largo del proceso de consanguinidad

Generación	Líneas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12	3,12
1	2,80	3,05	3,00	-	3,625	3,64	3,00	3,60	4,00	4,00	3,23	2,74	3,00	-	-
2	2,91	3,73	3,05	-	3,85	3,81	3,65	3,84	-	-	-	-	-	-	-
3	SE	SE	SE	-	SE	SE	SE	SE	-	-	-	-	-	-	-
4	3,825	4,15	3,80	-	3,70	4,10	3,91	3,925	-	-	-	-	-	-	-
5	4,00	4,325	4,11	-	4,03	SE	4,125	4,00	-	-	-	-	-	-	-
6	4,125	-	3,43	-	4,20	4,30	4,00	4,30	-	-	-	-	-	-	-
7	4,16	-	-	-	3,97	4,15	4,175	3,67	-	-	-	-	-	-	-

SE = sin evaluar

SERIE I

Evolución de las varianzas de las líneas K a lo largo del proceso de consanguinidad

Generación	Líneas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23	1,23
1	0,71	1,18	0,51	-	-	0,58	1,02	0,60	-	0,82	0,23	-	0,81	0,83	0,53
2	1,81	0,76	0,54	-	-	0,96	0,74	1,18	-	0,77	1,62	-	0,69	0,49	1,57
3	SE	SE	SE	-	-	SE	SE	SE	-	SE	SE	-	SE	SE	SE
4	1,26	0,74	0,80	-	-	1,90	0,43	0,93	-	1,11	1,07	-	-	-	-
5	-	1,82	0,49	-	-	1,18	1,50	0,69	-	1,24	0,68	-	-	-	-
6	-	0,99	0,92	-	-	1,33	1,64	0,68	-	1,80	2,29	-	-	-	-
7	-	1,14	0,88	-	-	0,86	0,60	1,16	-	1,36	1,76	-	-	-	-
8	-	1,79	1,08	-	-	2,42	1,87	0,93	-	-	-	-	-	-	-

SE = sin evaluar

SERIE I

Evolución de las varianzas de las líneas M a lo largo del proceso de consanguinidad

Generación	Líneas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11	1,11
1	2,09	0,52	2,23	0,86	2,85	0,72	0,20	3,01	0,67	1,02	0,74	0,83	1,29	0,77	0,90
2	2,19	0,37	2,59	0,22	1,95	3,24	0,51	2,36	0,95	0,51	1,74	0,93	0,56	1,00	0,86
3	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE
4	2,06	0,46	1,05	0,46	1,22	1,95	0,29	-	1,13	2,04	0,85	0,89	0,56	0,82	1,15
5	2,27	0,98	0,88	0,44	1,59	1,38	0,52	-	0,80	2,15	0,52	1,84	0,79	0,66	0,88
6	2,42	0,44	0,79	0,17	0,64	0,69	0,35	-	1,22	0,80	0,84	0,35	1,18	-	-
7	2,74	0,38	1,11	0,84	0,92	1,58	0,50	-	0,56	0,69	1,13	0,81	2,61	-	-
8	2,86	0,32	1,11	-	1,15	0,86	0,32	-	0,50	0,57	0,64	-	1,19	-	-

SE = sin evaluar

SERIE I

Evolución de las varianzas de las líneas T a lo largo del proceso de consanguinidad

Generación	Líneas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94
1	1,07	0,75	0,76	-	0,45	0,71	0,67	0,45	0,77	0,41	0,86	0,76	0,96	-	-
2	0,81	0,44	1,38	-	0,49	0,77	0,39	0,41	-	-	-	-	-	-	-
3	SE	SE	SE	-	SE	SE	SE	SE	-	-	-	-	-	-	-
4	0,51	0,44	0,52	-	0,42	0,55	0,60	0,43	-	-	-	-	-	-	-
5	0,53	0,33	0,64	-	0,26	SE	0,52	0,31	-	-	-	-	-	-	-
6	1,27	-	1,29	-	0,47	0,58	0,83	0,68	-	-	-	-	-	-	-
7	0,65	-	-	-	0,39	0,38	0,46	0,23	-	-	-	-	-	-	-

SE = sin evaluar

POBLACION K(2)

LINEA 1

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	6	4.50	2	5.00	4.75	0.8392
2	18	3.66	13	3.92	3.79	1.1139

## POBLACION K(2)

## LINEA 2

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	1	4.00	1	4.00	4.00	0.0000
2	4	3.25	3	2.66	2.95	1.0000
3	4	4.75	2	2.50	3.62	3.2000
4	20	3.70	20	4.30	4.00	1.7435
5	10	5.70	18	5.88	5.79	1.1891
6	11	7.09	4	7.25	7.17	0.6952
7	19	7.89	11	7.18	7.54	0.8991
8	20	8.20	20	7.45	7.82	0.8147
9	20	7.70	20	6.95	7.32	0.8916
10	4	8.50	10	7.60	8.05	0.9010
11	20	7.60	20	7.20	7.40	0.6051
12	7	8.14	19	6.84	7.49	1.2015
13	18	7.44	18	6.44	6.94	1.0825
14	9	7.88	1	8.00	7.94	0.5444
15	20	7.80	20	6.65	7.22	1.0506
16	20	7.45	21	7.00	7.22	0.6256
17	20	7.55	21	6.80	7.17	0.7951
18	20	7.65	20	7.55	7.60	0.5025
19	20	7.45	20	6.95	7.20	0.5230
20	20	7.20	20	6.80	7.00	0.7692

## POBLACION K(2)

## LINEA 3

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	5	5.00	5	4.40	4.70	0.9000
2	2	4.00	3	4.00	4.00	0.5000
3	6	4.83	6	4.16	4.50	1.0000
4	9	4.00	8	4.50	4.25	0.3161
5	10	4.20	20	3.75	3.97	0.7827
6	8	4.12	2	4.00	4.06	0.1000
7	7	4.57	7	3.85	4.21	0.6428
8	13	4.23	11	4.36	4.29	0.4764
9	20	4.60	20	4.25	4.42	0.6096
10	14	4.92	8	4.00	4.46	1.1103
11	12	3.83	8	4.12	3.97	1.5236
12	20	4.25	14	4.28	4.26	0.8672
13	6	4.50	11	4.00	4.25	0.5552
14	8	4.00	6	3.50	3.75	1.1043
15	20	4.85	20	4.90	4.87	1.8044
16	21	4.47	14	4.35	4.41	1.0756
17	20	4.30	20	3.60	3.94	0.7666
18	10	5.40	6	4.33	4.86	1.4666
19	9	4.33	9	4.11	4.22	0.4183
20	17	4.18	18	4.39	4.28	1.2101

## POBLACION K(2)

## LINEA 4

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	18	5.05	20	5.00	5.02	1.5398
2	6	4.33	9	6.00	5.16	2.6666
3	18	5.88	6	5.83	5.86	1.5923
4	20	6.90	21	6.85	6.87	1.4597
5	10	6.70	14	6.50	6.60	1.1231
6	7	6.85	10	6.80	6.82	0.9044
7	20	6.80	20	6.30	6.55	1.3307
8	20	7.35	13	6.61	6.98	0.9337
9	2	7.00	8	6.75	6.87	1.0666
10	20	5.95	20	5.65	5.80	1.8051
11	8	5.75	8	6.12	5.93	1.7958
12	19	6.26	19	5.78	6.02	1.8100
13	20	6.40	17	5.41	5.90	1.8858
14	12	5.41	3	5.33	5.37	0.9714
15	20	6.80	20	6.40	6.60	1.0153
16	20	6.75	20	6.20	6.47	0.7173
17	20	6.80	20	6.60	6.69	0.9333
18	20	7.10	20	6.75	6.92	1.2506
19	5	7.40	3	7.20	7.30	1.1222
20	20	7.75	20	7.40	7.57	0.4045

POBLACION K(2)

LINEA 5

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	7	3.71	9	3.55	3.63	1.5833
2	7	4.28	1	4.00	4.14	0.2142
3	5	4.00	2	4.00	4.00	0.6666
4	20	4.00	20	3.80	3.90	0.7076
5	18	5.22	19	6.00	5.61	1.5195

## POBLACION K(2)

## LINEA 6

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	15	3.33	12	3.00	3.16	0.8490
2	13	3.46	9	3.11	3.28	1.0844
3	2	2.00	1	2.00	2.00	0.0000
4	8	2.87	15	4.06	3.47	1.9644
5	8	4.00	20	3.70	3.85	1.9523
6	5	4.00	10	3.40	3.70	1.5428
7	8	5.37	19	5.42	5.39	1.7122
8	20	5.95	20	4.95	5.45	2.2538
9	8	7.75	7	6.28	7.01	1.0666
10	2	7.50	2	6.50	7.00	0.6666
11	6	7.00	7	7.28	7.14	0.8076
12	3	8.33	3	7.00	7.66	1.0666
13	1	7.00	2	6.00	6.50	0.3333
14	11	6.90	11	7.18	7.04	0.5216
15	10	7.10	12	7.33	7.21	0.9438
16	9	6.88	9	6.66	6.77	0.6533
17	10	6.40	11	6.72	6.56	0.9571
18	8	6.12	10	6.50	6.31	1.4117
19	4	6.75	4	7.00	6.87	0.6964
20	20	7.90	20	6.90	7.40	0.9641

POBLACION K(2)

LINIA 7

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	4	5.75	3	5.33	5.54	1.2857
2	1	5.00	4	6.00	5.50	0.7000

## POBLACION K(2)

## LINEA 8

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	7	2.85	7	3.42	3.14	1.0549
2	12	5.33	7	4.85	5.09	1.4736
3	4	4.50	4	4.25	4.37	0.5535
4	20	6.25	27	6.40	6.32	1.1480
5	12	5.75	18	6.05	5.90	1.7885
6	9	6.88	8	6.75	6.81	1.4044
7	6	7.50	20	6.75	7.12	1.1138
8	18	8.22	19	7.57	7.90	0.6546
9	11	7.36	9	7.11	7.23	1.0394
10	15	7.80	9	7.33	7.56	1.1141
11	20	7.85	14	7.07	7.46	0.6809
12	11	7.63	13	7.07	7.33	0.7336
13	20	7.50	20	6.95	7.22	0.6403
14	7	8.28	8	7.37	7.83	0.6000
15	20	7.70	20	7.35	7.52	0.4096
16	20	8.00	20	7.00	7.50	0.7179
17	20	7.80	20	7.30	7.55	0.5615
18	20	8.35	20	7.50	7.92	0.8916
19	18	7.77	20	7.45	7.61	0.6778
20	20	8.10	20	7.10	7.60	0.7077

POBLACION K(2)

LINEA 9

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839

## POBLACION K(2)

## LINEA 10

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	20	6.05	20	5.50	5.77	2.1788
2	1	4.00	1	5.00	4.50	0.5000
3	3	4.66	3	5.00	4.83	2.1666
4	9	6.00	12	6.33	6.16	1.0619
5	15	6.06	11	6.09	6.07	1.4338
6	14	5.92	8	6.25	6.08	2.3311
7	12	6.91	20	6.15	6.53	1.2862
8	4	7.00	10	7.30	7.15	1.5659
9	20	6.15	12	6.75	6.45	1.4032
10	20	7.55	20	6.55	7.05	1.5358
11	9	7.11	6	6.50	6.80	1.2666
12	16	6.75	9	6.22	6.48	1.5899
13	1	8.00	1	7.00	7.50	0.5000
14	1	6.00	5	5.60	5.80	2.6666
15	13	6.84	6	6.66	6.75	0.9532
16	11	6.63	14	6.35	6.49	0.9266
17	11	6.54	7	7.14	6.84	0.7712
18	4	6.75	1	7.00	6.87	0.2000
19	2	7.00	2	7.00	7.00	0.0000
20	20	7.70	20	7.25	7.47	0.7173

## POBLACION K(2)

## LINEA 11

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	8	5.25	15	5.40	5.32	1.6007
2	4	5.75	3	5.00	5.37	0.9523
3	4	3.75	3	3.40	3.57	0.2777
4	13	3.76	14	4.35	4.06	1.3019
5	13	4.46	18	4.33	4.39	1.1118
6	2	5.00	3	5.66	5.33	1.8000
7	12	4.41	12	4.16	4.29	0.4764
8	14	4.21	12	4.75	4.48	0.6584
9	5	4.20	4	4.00	4.10	0.1111
10	9	4.44	6	4.16	4.30	0.5238
11	2	4.00	6	3.50	3.75	0.5535
12	15	4.66	8	4.25	4.45	1.8063
13	20	5.40	20	4.55	4.97	2.3326
14	16	5.25	5	5.40	5.32	1.1142
15	20	6.55	11	6.18	6.36	1.1182
16	17	5.82	19	6.10	5.96	1.3420
17	20	6.15	20	6.10	6.12	1.2403
18	5	5.60	4	7.00	6.30	0.9444
19	3	7.33	3	6.66	7.00	1.2000
20	20	7.85	20	7.15	7.50	0.8718

POBLACION K(2)

LINEA 12

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	9	3.77	11	4.81	4.29	1.6078

POBLACION K(2)

LINEA 13

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	8	2.87	13	3.92	3.39	1.7619
2	1	2.00	2	4.50	3.25	4.3333

POBLACION K(2)

LINEA 14

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839

## POBLACION K(2)

## LINEA 15

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	13	5.00	6	5.66	5.33	1.2865
2	8	5.62	5	4.00	4.81	1.8333
3	5	6.40	3	7.00	6.70	1.6964

POBLACION K(2)

LINEA 16

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	3	2.66	1	4.00	3.33	0.6666
2	8	3.75	20	3.00	3.37	1.2857

POBLACION K(2)

LINEA 17

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	3	3.66	1	2.00	2.83	0.9166
2	3	4.33	4	3.25	3.79	0.9047

POBLACION K(2)

LINEA 18

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839

POBLACION K(2)

LINEA 19

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	1	5.00	2	4.50	4.75	0.3333

## POBLACION K(2)

## LINEA 20

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	2.65	20	2.70	2.67	0.5839
1	6	3.00	1	3.00	3.00	1.0000
2	10	4.20	13	4.00	4.10	0.7193
3	11	4.09	16	3.18	3.63	1.4102
4	13	4.38	15	3.73	4.05	0.7023
5	19	4.21	14	3.71	3.96	1.0000
6	3	5.33	8	4.12	4.72	2.2727
7	18	5.27	18	4.61	4.94	1.4253
8	19	6.21	16	5.62	5.91	1.8789
9	7	7.00	7	6.14	6.57	1.4945
10	17	6.23	12	6.00	6.11	1.3374
11	7	7.14	7	7.42	7.28	0.9890
12	8	7.00	3	7.00	7.00	0.4000
13	20	7.35	20	6.65	7.00	0.6666
14	18	6.44	12	6.41	6.43	0.6678
15	20	7.55	20	6.50	7.02	0.8455
16	6	7.16	9	6.55	6.86	0.7428
17	6	7.00	2	6.50	6.75	0.4107
18	5	7.60	14	6.85	7.22	1.3859
19	13	7.53	15	6.86	7.20	1.1891
20	20	7.00	20	6.40	6.70	0.7280

POBLACION M (2)

LINIA 1

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	10	5.10	10	5.30	5.19	3.2210
2	10	5.40	9	5.44	5.42	2.0350

## POBLACION M (2)

## LINEA 2

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	8	7.12	14	5.64	6.38	3.9653
2	15	6.93	13	6.92	6.92	1.6243
3	4	8.25	8	6.25	7.25	3.9015
4	20	7.15	21	7.90	7.52	3.7942
5	20	7.05	21	7.38	7.21	3.0256
6	17	9.05	16	8.93	8.99	1.8750
7	20	8.20	20	7.95	8.07	0.6352
8	21	8.09	20	7.40	7.74	1.7390
9	19	8.21	20	7.90	8.05	0.7341
10	20	7.95	20	7.55	7.75	1.1153
11	20	8.20	17	7.64	7.92	1.0525
12	20	7.80	20	7.55	7.67	1.3532
13	20	7.85	14	7.57	7.71	1.1096
14	13	8.30	20	8.00	8.15	1.1723
15	20	7.75	14	7.78	7.76	1.2156
16	20	7.75	20	7.60	7.67	0.5326
17	14	8.14	15	8.06	8.10	0.5246
18	20	8.35	9	8.66	8.50	0.7561
19	20	8.50	16	8.75	8.62	0.5873
20	20	8.05	20	7.20	7.62	1.4199

POBLACION M. (2)

LINEA 3

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	9	4.44	4	4.00	4.22	2.0641
2	14	4.57	13	4.30	4.43	2.3333

## POBLACION M (2)

## LINEA 4

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	15	5.73	18	5.61	5.67	2.2291
2	20	5.45	11	6.09	5.77	1.6924
3	1	7.00	1	8.00	7.50	0.5000
4	3	6.00	11	7.09	6.54	1.9780
5	20	7.30	20	7.75	7.52	1.0762
6	12	8.00	11	7.36	7.68	0.9486
7	6	7.50	15	7.40	7.45	1.1571
8	20	8.10	20	7.60	7.84	1.2589
9	20	7.65	20	7.85	7.75	1.1666
10	20	7.85	17	7.58	7.71	0.7582
11	12	7.66	20	7.25	7.45	1.2812
12	20	7.80	20	7.00	7.40	1.2717
13	20	7.25	20	6.80	7.02	0.9993
14	20	7.95	20	7.35	7.65	1.8230
15	18	7.88	20	7.80	7.84	1.1095
16	20	7.55	20	7.25	7.40	1.3743
17	13	7.76	20	7.95	7.85	1.6098
18	20	8.30	4	8.50	8.40	0.9275
19	20	7.80	20	7.70	7.75	0.7564
20	20	7.95	20	7.60	7.77	1.2558

POBLACION M (2)

LINEA 5

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	6	4.33	16	4.43	4.38	1.2056

POBLACION M (2)

LINEA 6

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	4	4.25	2	4.00	4.12	0.1666
2	12	6.33	13	5.53	5.93	1.7433
3	2	5.00	5	6.80	5.90	2.9047
4	1	4.00	2	4.50	4.25	0.3333

POBLACION M (2)  
LINEA 7

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	3	3.00	8	4.37	3.68	0.8000

## POBLACION M (2)

## LINEA 8

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	13	3.92	13	4.25	4.08	1.1600
2	3	4.00	13	4.23	4.11	0.2958
3	5	5.40	3	5.33	5.36	0.2678
4	18	4.44	14	4.07	4.25	0.4667
5	20	4.75	20	4.40	4.57	0.4557
6	14	4.71	5	5.00	4.85	0.8421
7	20	6.35	20	6.15	6.25	2.7564
8	18	7.16	20	6.85	7.00	2.9189
9	20	7.20	20	7.35	7.27	1.9993
10	11	6.54	12	6.66	6.60	2.7944
11	20	6.00	9	5.55	5.77	2.4088
12	20	7.55	20	7.45	7.50	1.0256
13	3	7.66	3	8.00	7.83	0.9666
14	20	8.15	20	8.05	8.10	1.0666
15	19	8.15	11	7.63	7.89	0.5850
16	20	7.90	20	7.90	7.90	0.7589
17	20	8.10	20	7.95	8.02	1.5121
18	5	9.00	2	8.50	8.75	0.8095
19	4	7.50	7	7.28	7.39	0.4545
20	20	8.70	20	8.60	8.65	1.0026

POBLACION M (2)

LINEA 9

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025

POBLACION M (2)

LINEA 10

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	15	4.93	16	4.43	4.68	0.8924
2	8	5.50	9	5.44	5.47	1.1397
3	20	6.45	20	6.30	6.37	2.3429
4	15	6.53	12	6.00	6.26	2.0626
5	11	5.90	13	6.00	5.95	2.5634
6	16	5.12	20	5.35	5.23	1.5642
7	18	8.66	16	7.62	8.14	1.5436
8	7	8.42	7	7.71	8.07	0.9945
9	20	8.05	20	7.75	7.90	0.7589
10	20	8.00	18	8.05	8.02	0.7830
11	20	8.00	17	8.00	8.00	0.9444
12	20	7.65	20	7.90	7.77	0.8455
13	20	7.85	20	7.85	7.85	1.1564
14	12	7.83	20	8.10	7.96	0.7096
15	6	8.66	10	7.50	8.08	1.2625
16	20	8.15	20	7.75	7.95	0.9717
17	20	8.20	20	7.60	7.89	1.1179
18	20	8.10	20	8.40	8.25	1.3205
19	20	8.45	20	7.75	8.10	1.1692
20	20	8.00	20	7.85	7.92	0.8404

## POBLACION M (2)

## LINEA 11

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	3	7.66	5	6.00	6.83	3.9821
2	14	8.71	20	8.00	8.35	0.9411
3	7	8.42	7	8.42	8.42	0.7252
4	20	7.70	20	7.40	7.55	1.3307
5	20	7.95	20	7.65	7.80	1.0358
6	14	8.42	10	8.30	8.36	0.7663
7	20	7.60	20	7.90	7.75	1.3205
8	20	8.35	20	7.70	8.02	1.2557
9	20	8.45	20	8.00	8.22	0.9480
10	20	7.85	13	8.30	8.07	1.0303
11	20	7.90	19	7.94	7.92	0.9676
12	20	8.20	20	8.00	8.10	1.1692
13	20	8.00	20	7.90	7.95	1.5358
14	17	8.35	13	8.23	8.29	1.3206
15	16	8.43	20	7.35	7.89	1.7428
16	20	8.10	20	7.85	7.97	0.7429
17	20	7.45	20	7.70	7.57	1.2762
18	20	8.20	20	8.65	8.42	0.7121
19	20	8.15	21	8.20	8.17	0.9685
20	20	7.40	20	7.55	7.47	1.2814

POBLACION M (2)

LINEA 12

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025

## POBLACION M (2)

## LINEA 13

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	15	4.86	13	5.15	5.01	2.3703
2	10	4.30	8	4.50	4.40	1.0751

POBLACION M<sup>2</sup>(2)

## LINEA 14

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	4	4.75	4	5.00	4.87	1.8392
2	14	5.21	20	4.70	4.95	0.7495
3	7	6.71	5	6.80	6.75	2.0227
4	7	6.57	6	6.66	6.61	2.0897
5	20	8.05	15	7.26	7.65	2.0336
6	8	7.50	11	7.09	7.29	0.9824
7	20	7.10	20	7.20	7.15	2.7974
8	18	6.55	20	5.95	6.25	2.0775
9	20	7.65	20	8.00	7.82	0.8660
10	8	7.37	6	6.83	7.10	1.2087
11	4	8.00	9	7.66	7.83	0.5256
12	19	7.52	18	7.27	7.40	0.7477
13	20	7.40	20	7.75	7.57	0.8147
14	19	8.31	17	8.23	8.27	1.2920
15	16	7.25	15	7.60	7.42	0.9182
16	20	7.75	20	7.60	7.67	0.8916
17	20	8.55	20	7.60	8.07	0.8403
18	20	8.65	12	8.33	8.49	0.9667
19	20	8.35	20	7.95	8.14	1.1051
20	20	8.50	20	8.20	8.35	0.6949

## POBLACION M (2)

## LINEA 15

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	9	5.66	13	6.00	5.83	3.8376
2	20	8.30	16	7.87	8.08	1.5873
3	1	8.00	2	6.50	7.25	1.0000
4	20	7.70	21	7.65	7.67	1.1480
5	9	7.88	12	8.00	7.94	0.6476
6	13	7.84	20	7.80	7.82	1.4034
7	17	8.17	20	7.95	8.06	1.2747
8	20	8.60	20	7.75	8.17	1.0198
9	20	8.45	20	7.65	8.05	1.0743
10	14	8.57	19	7.78	8.18	1.0473
11	8	8.00	7	8.42	8.21	1.1714
12	16	8.62	7	7.85	8.24	1.3399
13	20	8.30	20	7.80	8.05	0.9205
14	16	8.12	9	7.77	7.95	0.7500
15	5	8.40	5	7.60	8.00	0.6666
16	20	8.50	20	8.05	8.27	0.9224
17	20	8.55	20	8.35	8.45	0.6641
18	20	9.05	14	8.78	8.91	0.9661
19	10	8.00	3	8.33	8.16	2.0769
20	20	8.75	20	7.80	8.27	1.1276

## POBLACION M. (2)

## LINEA 16

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	17	4.64	20	4.30	4.47	1.0885
2	3	4.00	7	4.71	4.35	0.7222
3	17	4.58	15	4.26	4.42	0.4475
4	8	4.50	11	4.36	4.43	0.3684
5	7	5.00	19	4.68	4.84	0.7446
6	2	5.00	10	4.80	4.90	1.0606
7	6	4.33	16	4.43	4.38	0.4437
8	9	4.77	19	4.94	4.86	1.0621
9	20	5.10	20	4.65	4.87	0.8814
10	13	5.53	11	5.38	5.46	1.0559
11	15	6.46	21	6.14	6.30	2.8920
12	20	5.25	20	5.05	5.15	0.9512
13	20	6.10	20	5.95	6.02	3.3583
14	20	6.15	13	5.38	5.76	2.7575
15	20	5.70	20	5.95	5.82	1.8403
16	20	7.90	20	7.20	7.55	2.4076
17	20	8.50	20	7.95	8.22	0.5378
18	16	8.93	10	7.90	8.41	0.8184
19	9	8.44	7	8.14	8.29	0.6291
20	20	8.70	20	7.75	8.22	0.9993

## POBLACION M (2)

## LINEA 17

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	9	6.44	17	7.00	6.72	2.4015
2	16	7.12	6	6.16	6.64	3.0757
3	1	5.00	3	6.33	5.66	2.0000
4	20	6.90	20	6.55	6.72	3.2814
5	20	6.70	20	5.80	6.25	3.1666
6	12	6.33	8	5.12	5.72	2.9763
7	20	5.65	18	5.72	5.68	2.2759
8	12	6.08	19	5.26	5.67	1.9849
9	20	6.30	20	5.80	6.05	2.7153
10	20	7.35	20	7.15	7.25	1.6794
11	20	7.80	21	8.04	7.92	1.2695
12	20	8.25	20	7.55	7.90	1.2205
13	20	7.75	20	7.25	7.50	0.7692
14	20	8.25	7	8.28	8.26	0.4301
15	6	8.33	13	7.23	7.78	0.9239
16	20	7.60	21	8.05	7.82	0.9173
17	20	8.15	20	7.50	7.82	1.1224
18	20	8.85	20	8.50	8.67	0.8916
19	20	7.90	20	8.25	8.07	1.2506
20	20	7.50	20	7.75	7.62	0.8558

## POBLACION M (2)

## LINEA 18

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	20	4.85	20	4.10	4.47	1.1788
2	9	5.22	5	4.80	5.01	1.4560

POBLACION M (2)

LINEA 19

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025

POBLACION IM (2)

LINEA 20

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	4.50	20	3.70	4.10	2.5025
1	7	4.85	10	4.60	4.72	1.0955
2	7	5.00	8	5.62	5.31	3.0952

POBLACION T(2)

LINEA 1

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461

## POBLACION T(2)

## LINEA 2

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	2	4.50	3	4.20	4.35	0.2380
2	20	4.15	18	4.16	4.15	0.4608
3	15	4.26	19	3.84	4.05	0.4536
4	13	4.23	17	3.76	3.99	0.4471
5	14	4.42	9	4.00	4.21	0.3833
6	14	4.21	10	3.90	4.05	0.2536
7	10	3.70	6	3.66	3.68	0.6291
8	14	4.21	6	4.00	4.10	0.2394
9	12	4.41	15	4.06	4.24	0.2564
10	15	4.40	11	4.45	4.42	0.5738
11	4	4.75	2	4.00	4.37	0.7000
12	20	4.05	20	3.80	3.92	0.3788
13	12	4.50	17	3.94	4.22	0.2906
14	20	4.30	19	3.94	4.12	0.3252
15	15	4.53	17	4.23	4.38	0.3709
16	20	4.25	20	3.90	4.07	0.4301

## POBLACION T(2)

## LINEA 3

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	6	4.33	13	4.30	4.32	0.4502
2	2	3.00	3	3.33	3.16	0.2000
3	13	4.23	8	3.37	3.80	0.5904
4	16	4.06	16	4.06	4.06	0.3830
5	14	4.00	20	3.95	3.97	0.2718
6	20	4.15	20	3.60	3.87	0.5224
7	20	4.05	21	3.25	3.65	0.6948
8	8	4.50	11	3.63	4.06	0.5555
9	8	4.12	13	3.53	3.83	0.4904
10	20	4.00	20	3.65	3.82	0.7121
11	10	3.80	8	3.25	3.52	0.3790
12	15	4.00	20	3.35	3.67	0.5344
13	12	4.25	13	3.61	3.93	0.3266
14	20	3.95	18	3.66	3.80	0.4786
15	20	4.15	20	3.70	3.92	0.3788
16	15	4.13	20	3.75	3.94	0.2571

POBLACION T(2)

LINEA 4

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	6	4.66	4	4.00	4.33	0.7111

POBLACION T(2)

LINEA 5

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	9	4.33	17	4.05	4.19	0.2153
2	3	4.33	6	4.00	4.16	0.1111
3	7	4.42	9	3.55	3.99	0.5958
4	20	4.50	16	3.93	4.21	0.5357
5	9	4.33	16	3.68	4.01	0.4933
6	14	3.78	17	3.82	3.80	0.4946
7	10	4.10	4	3.25	3.67	0.7472
8	6	4.33	8	4.25	4.29	1.1428

## POBLACION T(2)

## LINEA 6

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	7	4.14	7	4.14	4.14	0.1318
2	9	4.44	3	3.33	3.88	0.8787
3	6	4.50	12	4.00	4.25	0.2647
4	16	4.25	16	3.93	4.09	0.4102
5	4	4.00	2	4.00	4.00	0.0000
6	9	4.44	4	4.00	4.22	0.5641
7	2	3.50	3	4.33	3.91	0.5000
8	16	4.31	20	3.85	4.08	0.6253
9	20	4.05	20	3.80	3.92	0.3275
10	20	4.35	20	4.25	4.30	0.2666
11	18	3.88	19	3.42	3.65	0.5675
12	20	4.30	20	3.90	3.90	0.6051
13	20	4.50	14	4.00	4.25	0.6987
14	13	4.23	20	3.70	3.96	0.5227
15	16	4.68	14	4.42	4.55	0.5988
16	20	4.50	20	4.25	4.37	0.3429

## POBLACION T(2)

## LINEA 7

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	7	4.14	10	3.40	3.77	0.5955
2	18	4.44	14	4.00	4.22	0.4516
3	14	4.28	9	4.11	4.19	0.4505
4	11	4.45	11	4.63	4.54	0.4502
5	13	4.61	15	4.46	4.54	0.4060
6	16	4.81	12	4.16	4.48	0.5542
7	3	4.00	2	3.50	3.75	0.2000
8	4	4.75	6	4.00	4.37	0.4555
9	12	4.75	14	4.14	4.44	0.5738
10	17	4.58	14	4.14	4.36	0.5784
11	2	5.00	3	4.00	4.50	0.3000
12	20	4.55	20	4.15	4.35	0.5923
13	13	4.38	16	4.18	4.28	0.3497
14	4	6.00	3	4.00	5.00	1.1428
15	3	5.00	2	5.50	5.25	1.7000

POBLACION T(2)

LINEA 8

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	16	4.31	13	3.76	4.04	0.5665

POBLACION T(2)

LINEA 9

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	7	4.71	6	4.16	4.44	0.4358
2	2	4.00	8	3.87	3.93	0.3222
3	11	4.36	14	4.28	4.32	0.6433
4	20	4.75	11	4.42	4.58	0.4062
5	16	4.93	15	3.93	4.43	0.6559
6	15	4.13	20	4.20	4.16	0.3226
7	16	4.06	17	3.88	3.97	0.5303
8	12	4.00	14	3.78	3.89	0.1861
9	17	4.41	8	3.87	4.14	0.3566
10	20	4.35	13	4.00	4.17	0.3598
11	5	3.40	5	3.40	3.40	0.7111
12	20	3.75	12	3.16	3.45	0.3860

## POBLACION T(2)

## LINEA 10

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	7	4.42	8	4.25	4.33	0.5238
2	2	4.00	3	3.66	3.83	0.2000
3	9	4.55	6	4.33	4.44	0.4095
4	16	4.56	10	3.90	4.23	0.6215
5	9	4.22	9	4.33	4.27	0.5653
6	7	4.28	3	4.33	4.30	0.4555
7	12	4.33	5	4.00	4.16	0.1911
8	20	4.10	19	3.68	3.89	0.4628
9	7	4.42	12	4.00	4.21	0.3625
10	16	3.81	11	3.93	3.67	0.6258
11	7	4.42	11	3.72	4.07	0.7058
12	20	4.35	20	3.70	4.02	0.5378
13	19	4.42	17	3.82	4.12	0.4658
14	16	4.25	16	4.31	4.28	0.5957
15	17	4.35	6	3.50	3.92	0.4822
16	20	3.95	20	4.05	4.00	0.2564

## POBLACION T(2)

## LINEA 11

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	7	4.00	5	4.20	4.10	0.2651
2	2	4.00	5	2.60	3.30	0.6666
3	11	4.45	10	4.00	4.22	0.4904
4	9	5.00	5	4.00	4.50	0.5549
5	3	4.66	3	4.33	4.50	0.3000
6	13	4.30	11	3.81	4.06	0.4275
7	12	4.08	12	3.91	4.00	0.5217
8	20	4.30	20	3.80	4.05	0.6128
9	14	4.21	20	3.90	4.05	0.2718
10	20	4.10	20	3.45	3.77	0.6916
11	20	4.05	20	3.20	3.62	0.5480
12	20	4.20	20	3.70	3.95	0.4076
13	20	4.35	20	3.65	4.00	0.5641
14	15	4.73	20	4.30	4.51	0.7277
15	20	4.25	20	3.90	4.07	0.4814
16	20	4.60	21	3.95	4.27	0.6660

## POBLACION T(2)

## LINEA 12

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	4	4.50	4	4.00	4.25	0.5000
2	7	4.28	16	3.75	4.01	0.9011
3	9	4.00	3	3.75	3.87	0.4852
4	5	4.00	11	3.54	3.77	0.3625
5	16	4.25	13	3.69	3.97	0.7857
6	20	3.90	20	3.75	3.82	0.1480
7	14	3.78	8	3.37	3.58	0.4329
8	20	4.30	20	3.55	3.92	0.8916
9	14	4.28	8	3.75	4.01	0.5627
10	20	4.30	20	3.75	4.02	0.5891
11	11	3.81	20	3.45	3.63	0.5182
12	8	4.25	20	3.40	3.82	0.6084
13	13	3.92	16	4.00	3.96	0.3201
14	20	4.45	19	4.00	4.22	0.4979
15	17	4.17	13	3.84	4.01	0.2402
16	20	4.25	18	3.72	3.98	0.5405

## POBLACION T(2)

## LINEA 13

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	11	4.18	11	4.27	4.22	0.2792
2	3	3.00	4	4.00	3.50	0.2857
3	10	4.30	4	4.00	4.15	0.3351
4	12	4.50	11	3.72	4.11	0.6640
5	4	3.75	6	4.33	4.04	0.7666
6	7	4.00	14	3.57	3.78	0.6142
7	15	4.20	14	3.92	4.06	0.3522
8	7	4.42	9	3.88	4.15	0.3833
9	18	4.38	17	3.47	3.92	0.4672
10	18	4.55	13	3.53	4.04	1.0494

POBLACION T(2)

LINEA 14

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	16	4.50	19	4.00	4.25	0.3579

POBLACION T(2)

LINEA 15

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	5	4.00	1	4.00	4.00	0.0000
2	4	3.75	5	3.60	3.67	0.7500

## POBLACION T(2)

## LINEA 16

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	6	4.50	12	4.25	4.37	0.3529
2	9	3.88	11	4.27	4.08	0.3052
3	8	4.25	15	4.06	4.15	0.9367
4	18	4.00	12	3.91	3.95	0.3781
5	20	4.30	17	3.41	3.85	0.5435
6	20	4.20	20	3.50	3.85	0.6435
7	20	3.90	21	3.40	3.65	0.4897
8	15	4.33	14	4.00	4.16	0.5763
9	20	4.15	14	3.64	3.89	0.2994
10	14	4.35	15	3.86	4.11	0.5246
11	14	4.21	7	3.42	3.82	0.4476
12	20	4.35	12	3.75	4.05	0.5645
13	14	4.14	18	3.72	3.93	0.4102
14	11	4.18	16	4.06	4.12	0.4102
15	14	4.21	8	3.75	3.98	0.4264
16	20	4.50	20	4.00	4.25	0.4487

## POBLACION T(2)

## LINEA 17

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	15	4.20	13	3.76	3.98	0.5185
2	5	4.00	5	3.40	3.70	0.6777
3	6	4.00	8	3.75	3.87	0.2857
4	13	4.38	12	4.00	4.19	0.6666
5	9	4.44	7	3.42	3.93	1.0666
6	10	4.00	16	3.87	3.93	0.3938
7	16	3.75	14	3.21	3.48	0.3965
8	20	4.35	20	3.80	4.07	0.3275
9	11	4.18	14	3.78	3.98	0.2900
10	20	4.15	20	4.00	4.07	0.2762
11	8	3.75	4	3.25	3.50	0.2651
12	20	4.10	13	3.38	3.74	0.5909
13	11	4.00	11	3.81	3.90	0.2770
14	19	5.26	14	5.07	5.16	0.5284
15	8	4.25	4	4.50	4.37	0.4242
16	20	4.05	20	3.60	3.82	0.5070

POBLACION T(2)

LINEA 18

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	5	4.60	4	3.50	4.05	0.8611
2	3	3.66	2	4.00	3.83	0.2000
3	12	4.25	13	3.61	3.93	0.5766
4	20	4.45	20	3.95	4.20	0.4205
5	6	4.66	3	3.33	4.00	0.9444
6	5	4.60	2	4.00	4.30	0.6190
7	13	4.53	14	4.35	4.44	0.4102
8	5	4.60	9	4.22	4.41	0.5549
9	1	4.00	4	4.25	4.12	0.2000

## POBLACION T(2)

## LINEA 19

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.55	3.75	0.3461
1	9	4.66	20	4.10	4.38	0.5640
2	5	4.00	6	4.16	4.08	0.2909
3	6	4.16	12	3.83	4.00	0.5261
4	2	4.00	9	4.33	4.16	0.4181
5	10	4.70	7	4.00	4.35	0.6323
6	16	4.50	13	3.66	4.08	0.6903
7	20	3.75	14	3.85	3.80	0.4714
8	21	4.19	20	3.50	3.84	0.8780
9	20	4.55	20	3.75	4.15	0.7461
10	17	4.35	18	3.94	4.14	0.6554
11	5	4.40	8	3.75	4.07	0.5000
12	20	4.25	18	3.44	3.84	0.4957
13	2	4.00	5	3.80	3.90	0.1428
14	10	3.90	11	4.09	3.99	0.6000
15	2	3.50	3	4.33	3.91	0.5000

## POBLACION T(2)

## LINEA 20

GEN.	N1	M.1	N2	M.2	M.T	V
0	20	3.95	20	3.95	3.75	0.3461
1	4	4.50	8	4.50	4.50	0.8181
2	3	4.33	3	4.00	4.16	0.1666
3	12	4.41	9	4.44	4.43	0.5571
4	8	4.75	15	4.46	4.60	0.4387
5	9	4.22	6	3.00	3.61	0.4952
6	10	4.00	16	3.81	3.90	0.3461
7	17	4.98	12	3.66	4.12	0.6699
8	8	4.25	2	4.50	4.37	0.2333
9	10	4.40	13	3.69	4.04	0.5454
10	20	4.20	16	3.81	4.00	0.5992
11	5	3.60	4	3.75	3.67	0.5000
12	19	4.00	11	3.90	3.95	0.3781
13	20	4.50	20	3.80	4.15	0.8487
14	15	4.66	20	4.30	4.48	0.4319
15	4	5.00	16	4.06	4.53	0.5131
16	20	4.40	20	4.20	4.30	0.3692

