

La Serie Universitaria de la Fundación Juan March presenta resúmenes, realizados por el propio autor, de algunos estudios e investigaciones llevados a cabo por los becarios de la Fundación y aprobados por los Asesores Secretarios de los distintos Departamentos.

El texto íntegro de las Memorias correspondientes se encuentra en la Biblioteca de la Fundación (Castello, 77. Madrid-6).

La lista completa de los trabajos aprobados se presenta, en forma de fichas, en los Cuadernos Bibliográficos que publica la Fundación Juan March.

Estos trabajos abarcan las siguientes especialidades: Arquitectura y Urbanismo; Artes Plásticas; Biología; Ciencias Agrarias; Ciencias Sociales; Comunicación Social; Derecho; Economía; Filosofía; Física; Geología; Historia; Ingeniería; Literatura y Filología; Matemáticas; Medicina, Farmacia y Veterinaria; Música; Química; Teología. A ellas corresponden los colores de la cubierta.

Edición no venal de 300 ejemplares que se reparte gratuitamente a investigadores, Bibliotecas y Centros especializados de toda España.

Este trabajo fue realizado con una Beca de España, 1973, en equipo. Convocatoria especial de Investigaciones Biológicas. Genética. Centro de trabajo: Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Madrid.

Fundación Juan March



FJM-Uni 51-Oro
Utilización óptima de las diferencias
Orozco Piñán, Fernando.
1031732



Biblioteca FJM

Fundación Juan March (Madrid)

SERIE UNIVERSITARIA



Fundación Juan March

Utilización óptima de las diferencias genéticas entre razas en la mejora

Fernando Orozco
Carlos López-Fanjul

FJM
Uni-
51
Oro

51

Utilización óptima de las diferencias genéticas entre razas en la mejora/Fernando Orozco y Carlos López-Fanjul

Fundación Juan March
Serie Universitaria

51

Utilización óptima de las diferencias genéticas entre razas en la mejora

Fernando Orozco
Carlos López-Fanjul



Fundación Juan March
Castelló, 77. Teléf. 225 44 55
Madrid - 6

Fundación Juan March (Madrid)

*La Fundación Juan March no se solidariza
necesariamente con las opiniones de los
autores cuyas obras publica.*

Depósito Legal: M - 11445 - 1978
I.S.B.N. 84 - 7075 - 081 - X
Ibérica. Tarragona, 34.-Madrid-7

I N D I C E

	Páginas
I.— INTRODUCCION	1
1. Diferencias genéticas entre poblaciones	4
2. Respuesta a la selección en poblaciones “puras” y “sintéticas”	7
II.— RESULTADOS	11
1. Diferencias genéticas entre dos poblaciones de Tribolium castaneum para el carácter puesta de hembras vírgenes . . .	11
2. Diferencias genéticas entre cinco poblaciones de Drosophila melanogaster para el carácter número de cerdas esterno-pleurales	17
3. Respuesta a la selección en poblaciones “puras” y “sintéticas”	21
III.— DISCUSION	25
IV.— RESUMEN	31
V.— REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	32
VI.— FIGURAS Y TABLAS	39

En el desarrollo de los trabajos incluídos en la Memoria final de la Ayuda de Investigación Juan March, parte de los cuales se exponen aquí, han colaborado las siguientes personas: Jesús Aguilar, Agustín Arias, Carmen Alvarez, Antonio Barrera, Francisco Cárcelos, Rafael Díez, Angel Frias, María del Carmen Fuentes, Carmen García, Ramiro Gómez Ruano, Juan José Jurado, Blanca Nieto, Isabel de la Peña, Concepción Salgado, Luis Silvela, Pilar Tagarro, Miguel Angel Toro, Paula Vázquez y María Laura Vicente.

A todos ellos, a la Fundación Juan March y al Dr Ernesto Gallego, el agradecimiento de los autores.

*Luther Burbank had never a thought of evil,
selecting improved hybrids for America
those sunny years in Santa Rosa.
But he brushed down a wasp's nest that time;
he wouldn't give up Darwin and Natural Selection
and they stung him and he died
puzzled.*

*John Dos Passos
The 42nd Parallel*

I. INTRODUCCION

Una especie animal doméstica, o la porción de ésta orientada hacia la obtención de un determinado producto, puede concebirse como una población dividida en un cierto número de subpoblaciones a las que llamamos razas. Esta estructura poblacional, aún vigente hoy, es la consecuencia directa de los criterios ganaderos adoptados en el siglo pasado para la conservación de aquellos "tipos" locales que presentaban características productivas ventajosas. Las razas son, en este contexto, entidades genéticamente impermeables, entre las cuales no existe, por definición, intercambio alguno de material genético. Esto no quiere decir que individuos pertenecientes a diferentes razas no puedan aparear sino que, en la práctica de la ganadería, los productos de estos cruzamientos raramente se utilizan a su vez como reproductores o, si

lo fueran, sus descendientes quedarían automáticamente excluidos de los registros genealógicos de cualquier raza puesto que, como el criterio tradicional implica, para la inscripción de un animal en esos registros, ambos padres deben estarlo y, precisamente, en el mismo.

La variación genética existente en una especie para un determinado carácter está, debido a esta división de la especie en razas, partida en dos componentes: intra e interracial. En términos generales, las técnicas empleadas en la mejora genética animal utilizan, casi exclusivamente, la porción intrarracial de la variación y solamente aprovechan parte de la fracción interracial mediante la práctica de cruzamientos entre distintas razas, cuyo producto inmediato se comercializa directamente, por las ventajas que lleva consigo la aparición de vigor híbrido en estas poblaciones mestizas. Cabe, sin embargo, moldear esta variación genética interracial en un plazo superior al de una sola generación, mediante la formación de razas nuevas a partir de las preexistentes, amalgamando varias en una sola mediante cruzamientos entre ellas y obteniendo así una nueva población - población sintética - la cual, desde el momento de su formación, se trata como una nueva estirpe cerrada a mejorar.

Ambos métodos - utilización del vigor híbrido y desarrollo de nuevas razas - no son mutuamente excluyen-

tes como programas de mejora. Su valía relativa en cada caso, dependerá de la arquitectura genética del carácter considerado. Si existe una variación genética interactiva considerable, es claro que debe preferirse un plan de mejora cuyo producto final sea el resultado de un cruzamiento. Si, por el contrario, la variación genética presente es, en su mayor parte, aditiva, la formación de una raza sintética constituye una propuesta aceptable. El problema de elección del método de mejora más eficiente para el aprovechamiento de la componente interracial de la variación genética ha sido estudiado en detalle por DICKERSON (1969), en sus aspectos teóricos.

La mayoría de las razas de ganado de importancia económica en la actualidad fueron, en sus orígenes, poblaciones sintéticas (MASON, 1969). Sin embargo, y aunque el procedimiento sigue gozando de popularidad (revisión por LOPEZ-FANJUL, 1974), muy pocas de las razas nuevas aparecidas en los últimos treinta años han llegado a alcanzar un cierto grado de permanencia en el mercado, quizás porque siempre es más fácil bautizar a una población sintética como nueva raza que desarrollar el esfuerzo necesario para mejorarla, de forma que en el futuro, pudiera llegar a competir con ventaja con sus razas parentales.

1. Diferencias genéticas entre poblaciones.

La componente interracial de la variación de un determinado carácter será tanto mayor cuanto más grandes sean las diferencias existentes entre los acervos genéticos de las razas con respecto a los loci implicados en el control genético de la expresión de aquel atributo. Las posibilidades de éxito de una raza nueva dependerán, por tanto, del tipo de diferencias genéticas presentes entre sus razas parentales. Estas diferencias pueden ser cuantitativas, si en todas ellas están segregando los mismos alelos con distintas frecuencias, o cualitativas, si existen alelos presentes en unas poblaciones y ausentes en otras. Las diferencias genéticas entre razas surgen, en parte, por azar, puesto que el número de individuos que las componen es siempre finito y, en algunos momentos, bastante pequeño y, en parte, por la acción de las fuerzas de la selección natural y artificial, ejercida en medios ambientes distintos y con objetivos diferentes.

En lo que respecta a la variación genética que, en principio, pudiera atribuirse a loci individuales, la experimentación se ha centrado en el estudio de polimorfismos bioquímicos y grupos sanguíneos, especialmente en Drosophila (revisión por LEWONTIN, 1975), ratones (revisión por SELANDER, 1976) y en la especie hu-

mana (revisión por CAVALLI-SFORZA y BODMER, 1971), aunque también existen trabajos similares en especies domésticas (revisión por LOPEZ-FANJUL, 1974). Asimilables a estos datos son aquellos que tratan las diferencias genéticas entre poblaciones de Drosophila en lo que toca a inversiones cromosómicas (revisión por DOBZHANSKY, 1970).

En lo referente a este tipo de observaciones, los resultados obtenidos pueden generalizarse, de manera que cabe decir que, en los loci bialélicos, distintas poblaciones pueden diferir en frecuencias génicas pero no suelen presentarse alelos en unas poblaciones que estén ausentes en otras. Si se trata de loci multi-alelicos, es un hecho común el que dos de estos alelos estén segregando con frecuencias razonablemente elevadas, mientras que el resto, que a veces es muy numeroso, lo esté con frecuencias muy bajas. En cuanto al primer tipo de alelos, las diferencias genéticas entre poblaciones suelen ser cuantitativas y en cuanto al segundo, cualitativas.

El volumen de información que poseemos sobre el tipo de diferencias genéticas existentes entre poblaciones para caracteres cuantitativos es mucho más restringido que el anterior por las dificultades técnicas con que estos trabajos tropiezan; prácticamente, los únicos caracteres estudiados detalladamente hasta el

momento son defectos en las venas del ala (MILKMAN, 1965, 1970) y cerdas esternopleurales (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973 a,b), ambos en Drosophila. Los resultados obtenidos en estos trabajos apuntan hacia la misma dirección que los comentados anteriormente para polimorfismos bioquímicos: presencia de diferencias genéticas entre poblaciones que son, esencialmente, cuantitativas.

Con relación a los caracteres productivos en especies domésticas, toda la evidencia disponible se refiere a comparaciones de medias, varianzas o heredabilidades de un mismo carácter, evaluado en distintas razas sometidas al mismo tipo de manejo, o a la presencia de vigor híbrido en determinados cruzamientos y para distintos caracteres, aunque este último parámetro se refiere únicamente a la fracción interactiva del genotipo. Tanto en un caso como en otro, aunque pueda ponerse de manifiesto la existencia de diferencias genéticas entre razas, la comparación no proporciona información sobre la naturaleza, cualitativa o cuantitativa, de dichas diferencias (revisión por LOPEZ-FANJUL, 1974).

En lo que antecede hemos reseñado separadamente la información que poseemos sobre el tipo de diferencias genéticas existentes entre poblaciones con respecto a los caracteres que presentan variación discreta y continua. Sin embargo, hay que subrayar aquí que desconocemos qué tipo de asociación cabe esperar entre unos y

otros, puesto que sólo en muy pocos casos se ha encontrado un efecto consistente de un determinado polimorfismo sobre un carácter cuantitativo (ROBERTSON, 1966).

2. Respuesta a la selección en poblaciones "puras" y sintéticas.

Examinemos en primer lugar el marco teórico del problema en lo que respecta a la respuesta a la selección a corto plazo. Si la acción génica es aditiva, sabemos que, en modelos de un solo locus, la varianza genética de una población sintética será mayor que la varianza genética media de sus poblaciones parentales, siempre y cuando existan diferencias genéticas entre éstas (WAHLUND, 1928). Por consiguiente es de esperar que, a igualdad de los componentes ambientales de la varianza fenotípica, la población sintética presente una mayor respuesta a la selección que la respuesta media de sus poblaciones parentales. Por el contrario, si la acción génica en el locus considerado no es aditiva o si el modelo estudia dos o más loci aditivos ligados, el principio de Wahlund antes enunciado, no se cumple, a no ser que, en el segundo caso, las poblaciones parentales estén en equilibrio (LOPEZ-FANJUL, 1973; SINNOCK, 1975). Si la expresión de un carácter está regida genéticamente por un conjunto de varios loci aditivos e independientes, efectivamente la varianza genética de la población sintética será mayor

que la varianza genética media de sus poblaciones parentales, supuesto que éstas difieran genéticamente, pero tal exceso es inversamente proporcional al número de loci del sistema (WRIGHT, 1952) y cabe esperar que, para caracteres cuantitativos, la ventaja de la población sintética no sea detectable, estadísticamente, en la mayor parte de los casos (HILL, 1971).

Es un fenómeno comunmente observado en experimentos de selección el que líneas seleccionadas independientemente y extraídas de la misma población base, presenten diferencias genéticas cualitativas entre sí, utilizables mediante formación de poblaciones sintéticas por cruzamiento entre ellas seguida de selección de éstas. Este hecho se ha presentado en distintas especies y para distintos caracteres cuantitativos, por ejemplo en Drosophila (F.W. ROBERTSON, 1955; FRANKHAM, JONES y BARKER, 1968; LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973a), ratones (FALCONER y KING, 1952; ROBERTS, 1967a,b) y gallinas (DEV, JAAP y HARVEY, 1969). Por el contrario, en la larga serie de "razas nuevas" que se han formado en los últimos treinta años, no parece que este procedimiento de utilización de diferencias genéticas haya producido resultados semejantes, quizás porque en muy pocas ocasiones se han mantenido estas razas durante el tiempo necesario para poder evaluarlas objetivamente durante varias generaciones de selección.

Consideremos ahora los resultados de la selección a largo plazo, en concreto los límites a la selección. La probabilidad de fijación del alelo favorable en un locus en la población sintética es siempre mayor que la probabilidad de fijación media de sus poblaciones parentales, cualquiera que sea el tipo de acción génica (HAYTER, 1971; LOPEZ-FANJUL, 1973). Sin embargo, cuando se considera más de un locus, esta propiedad ya no se cumple con generalidad. Cabe destacar que, si las diferencias genéticas entre las poblaciones parentales son cuantitativas, la población sintética resultante puede, en determinadas condiciones, presentar una respuesta a la selección a corto plazo mayor que la respuesta media de sus poblaciones parentales, mientras que a largo plazo, y supuesto un tamaño efectivo suficientemente grande, los límites a la selección serían los mismos en todas las poblaciones consideradas, si todas ellas se seleccionan con igual intensidad; mientras que si las diferencias genéticas son, al menos en parte, cualitativas, siempre se pondría de manifiesto, a largo plazo, la superioridad de la población sintética.

El problema de superación del límite a la selección alcanzado por una línea requiere, en nuestro esquema, especial consideración, puesto que si tal límite está caracterizado por el agotamiento de la variación genética existente, la única posibilidad práctica de rotu-

ra del límite sería la introducción de material genético nuevo en dicha línea por cruzamiento con otra u otras y formación de una población sintética que pudiera, a su vez, ser objeto de selección; ya que la producción artificial de mutaciones favorables no parece ser, al menos de momento, una técnica prometedora (ABPLANALP, LOWRY, LERNER y DEMPSTER, 1964). Dicha posibilidad ha sido estudiada experimentalmente en Drosophila (OSMAN y ROBERTSON, 1968; LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973b) y en ratones (ROBERTS, 1967b), obteniéndose en todos los casos resultados positivos en intervalos de tiempo variables. Este último factor es importante puesto que, para alcanzar el éxito práctico mediante la utilización de una población sintética, no sólo será necesario que ésta sobrepase el nivel de su mejor población parental, sino también que esta superación del límite ocurra en un número de generaciones tal que el método de rotura de límites empleado tenga visos de rentabilidad.

II. RESULTADOS

1. Diferencias genéticas entre dos poblaciones de *Tribolium castaneum* para el carácter puesta de hembras vírgenes.

Como expusimos en la Introducción, la presencia de tales diferencias puede establecerse de manera estática, simplemente cuando los parámetros genéticos de ambas poblaciones difieren, puesto que la magnitud de éstos depende de las frecuencias génicas de los loci que controlan la expresión del carácter en cada población considerada. Esta comparación sólo es válida cuando todas las estimas de parámetros se llevan a cabo en las mismas condiciones ambientales.

La detección estadística de diferencias entre los parámetros genéticos de dos poblaciones A y B, indica presencia de diferencias genéticas entre ellas sin proporcionar información alguna sobre su naturaleza, cuantitativa o cualitativa. Para responder a esta última pregunta es necesaria la utilización de técnicas dinámicas, que implican la modificación de la distribución de frecuencias génicas de los loci considerados. El procedimiento más informativo lleva consigo la práctica de selección artificial en un solo sentido, que permite una mejor utilización de recursos materiales fijos aunque,

desde luego, aquellos caracteres cuya respuesta a la selección divergente sea asimétrica requieren que se practique selección en ambos sentidos. En nuestro caso, hemos seleccionado sólo para aumento de la puesta de hembras vírgenes, medida desde el 7° al 11° día del período adulto, puesto que la selección en el sentido opuesto tropieza con el inconveniente de la existencia de un límite físico que, por otra parte, sabemos que puede alcanzarse con rapidez (OROZCO, 1970).

El esquema de selección, en uno o en los dos sentidos, debe ponerse en práctica tanto en las dos poblaciones A y B, entre las que existen diferencias genéticas cuya naturaleza pretendemos averiguar, como en la población sintética AB, producto de su cruzamiento. En cada una de estas tres poblaciones seleccionadas pueden estimarse límites a la selección y la comparación de éstos nos permitirá calificar las diferencias presentes. La validez de la técnica empleada reside, entre otras cosas, en la naturaleza genética del límite a la selección alcanzado y, en puridad, la comparación sólo es lícita en aquellas situaciones en las que el límite venga determinado por el agotamiento de la variación genética existente en la población base por la práctica recurrente de selección artificial. Si este es el caso, puede demostrarse (ROBERTSON, 1960) que el límite alcanzado por una línea seleccionada con intensidad i y tamaño efectivo N , es función del parámetro Ni , es decir, que en otra línea en

la que el valor de $\underline{N}$ fuera doble y el de $\underline{i}$ se redujera a la mitad, se alcanzará el mismo límite que en la primera aunque en doble número de generaciones, ya que la teoría indica también que la escala de tiempos es proporcional al valor de $\underline{N}$. En la práctica, el límite se establece de forma empírica, como el valor medio que presenta el carácter estudiado en una línea seleccionada, una vez que la práctica continuada de selección no ha venido acompañada de un cambio de media. De todo ésto se sigue que el límite a la selección alcanzado por una determinada línea no es una propiedad genética de la población base, sino una cualidad que depende de los valores concretos de los parámetros $\underline{N}$ e $\underline{i}$ que caracterizan el proceso selectivo seguido en dicha línea. Por el contrario, los límites alcanzados por distintas líneas, extraídas todas ellas de la misma población base y seleccionadas con igual intensidad y tamaños efectivos crecientes, se convierten en una propiedad que caracteriza la variación genética presente inicialmente en la población, puesto que tamaños efectivos grandes incrementan la probabilidad de fijación tanto de los alelos cuya frecuencia en la población de partida sea baja como de aquellos cuyo efecto sobre el carácter estudiado sea pequeño y, además, llevan consigo la reducción de posibles errores de muestreo, reducción que puede acentuarse aun más mediante un proceso de repetición adecuado.

El esquema de repetición tiene un interés especial en nuestro experimento. Puesto que el contraste final es la comparación de los límites a la selección alcanzados por líneas seleccionadas con tamaños $\underline{N}$ variables e intensidad $\underline{i}$ fija en las poblaciones A, B y AB, puede optarse entre dos técnicas diferentes: seleccionar varios grupos de líneas hasta el límite, todos ellos con la misma intensidad $\underline{i}$ y caracterizándose cada grupo por su valor particular de $\underline{N}$, o bien, comenzar con un grupo de $\underline{m}$ líneas seleccionadas todas ellas con los mismos valores de $\underline{N}$ e $\underline{i}$ que, en determinados momentos, se cruzan entre sí en grupos de $\underline{k}$ líneas ($\underline{k} < \underline{m}$), formándose poblaciones sintéticas que, a continuación, vuelven a seleccionarse con intensidad $\underline{i}$ y tamaño $\underline{kN}$. Este último esquema de subdivisión y cruzamientos puede repetirse varias veces hasta que cada población quede representada solamente por una línea de tamaño $\underline{mN}$ seleccionada, como todas, con intensidad $\underline{i}$. En lo que a límites a la selección respecta, ambos procedimientos deben proporcionar idénticos resultados si la acción génica es aditiva (MARUYAMA, 1970) mientras que, si existieran alelos recesivos favorables a la dirección de selección practicada, la segunda técnica es más eficiente (MADALENA y HILL, 1972). Además, este último procedimiento posee la ventaja adicional de que implica cruzamientos entre líneas y selección a partir de éstos y, como consecuencia, la obtención de unos resultados que, en nuestro tema de investigación, tienen

interés "per se". Por estas razones, nuestro experimento se ha ceñido a este diseño tal y como se esquematiza en la Figura 1. En cada una de dos poblaciones Consejo (C) y La Coronada (L) se han seleccionado ocho líneas de tamaño 12 con intensidad 0,68, correspondiente a una proporción seleccionada del 20% en hembras (6/30), durante 11 generaciones. En este momento las líneas pertenecientes a una determinada población se cruzaron en parejas, obteniéndose cuatro poblaciones sintéticas por población base, que se seleccionaron en el mismo sentido y con la misma intensidad (12/60) aunque con tamaño doble. Este proceso de formación de sintéticas por cruzamiento de pares de líneas volvió a repetirse en la generación 20, apareciendo entonces dos nuevas líneas en cada población, de tamaño 48 y seleccionadas con proporción 24/120 (20%). En la población base sintética LC se llevó a cabo el mismo esquema, con la única diferencia de que se partió de 16 líneas de tamaño 12, con objeto de equilibrar la comparación de poblaciones "puras" (L y C) con sintéticas (LC).

La interpretación de resultados es, en principio, sencilla. El límite alcanzado para un valor dado de $\underline{N}$ en la población sintética AB puede ser intermedio al de sus poblaciones parentales, semejante al mayor de estos dos (por ejemplo A) o superior a ambos. Cada uno de estos casos corresponde, respectivamente, a una de las situaciones siguientes: los mismos alelos están segregando en

las poblaciones A y B (diferencias cuantitativas), presencia de alelos segregando en la población A ausentes en la B pero no a la inversa o, por último, presencia de alelos específicos de las poblaciones A y B; los dos últimos casos corresponden a diferencias cualitativas.

Los resultados obtenidos en nuestro experimento se presentan en la Tabla 1 y la Figura 2. En la Tabla puede observarse la diferencia significativa ($P > 0,05$) presente entre las medias de las poblaciones Consejo y La Coronada, reflejo de las diferencias genéticas existentes entre ellas. En la figura, aparecen los límites a la selección alcanzados por las líneas C, L y LC para los tres tamaños de población estudiados. Para un mismo tamaño, el límite promedio alcanzado por las líneas sintéticas fue siempre inferior al correspondiente de las líneas Consejo, que fueron las que lo presentaron más elevado. Por otra parte, estos límites son bastante semejantes, para un determinado tamaño efectivo, en casi todas las líneas seleccionadas y, prácticamente independientes de la procedencia "pura" o sintética de las líneas, fenómeno que se observa más claramente a medida de que el número de padres seleccionados por línea aumenta. Como consecuencia, debemos concluir que las diferencias genéticas entre las dos poblaciones estudiadas L y C son, esencialmente, de naturaleza cuantitativa. Estos resultados son muy similares a los publicados por LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a), quienes utilizaron el mismo dise-

ño experimental para comparar dos poblaciones de Drosophila melanogaster con respecto al carácter número de cerdas esternopleurales.

2. Diferencias genéticas entre cinco poblaciones de Drosophila melanogaster para el carácter número de cerdas esternopleurales.

En el apartado anterior describimos un esquema experimental que permite comparar dos poblaciones con objeto de investigar la naturaleza de las diferencias genéticas existentes entre ellas. Es posible también ampliar el análisis de estas diferencias, que por contraste de parámetros de las poblaciones base sabemos que existen, a la comparación de una población (A) con un grupo de poblaciones (B, C, D, etc.). Una de las técnicas que pueden utilizarse, requiere la obtención previa de una línea L, procedente de la población A, seleccionada en un sentido hasta el límite. Si el tamaño efectivo con el que se ha seleccionado la línea L ha sido suficientemente grande, puede suponerse que el límite alcanzado es el resultado de la utilización de la mayor parte de la variación genética presente en la población base A. Si se forman poblaciones sintéticas $L \times A$, $L \times B$, etc. y se seleccionan con tamaños efectivos elevados pudiera ocurrir que estas líneas LA, LB, etc. superaran el límite a la selección alcanzado por la línea L. Si así fuera

y una línea LX rompe el límite al que ha llegado la línea L, este hecho representaría introducción de material genético en ésta, procedente de la población X y ausente en la población A, suceso que podemos interpretar, si se cumplen los supuestos enumerados antes, como presencia de diferencias genéticas cualitativas entre las poblaciones A y X. Si por el contrario, tal superación del límite a la selección de la línea L no ocurriera, las diferencias genéticas entre las poblaciones A y X serían meramente cuantitativas. Como es lógico, el cumplimiento de los supuestos de partida exige el que la línea sintética LA no rompa el límite alcanzado por L. Por último, la práctica de selección en un sólo sentido presupone las mismas restricciones expuestas en el apartado anterior.

Cabe la posibilidad de que una porción de la variación genética a introducir en una línea seleccionada L sea debida a la segregación de alelos recesivos en la población X y por tanto, es aconsejable obtener líneas LX de elevado tamaño efectivo mediante un esquema de subdivisión y cruzamientos seguidos por posterior selección de éstos, tal y como se ha detallado en el apartado anterior. Este esquema posee la ventaja adicional de proporcionar información sobre la posible superioridad de una población sintética sobre las poblaciones parentales en lo que a respuesta a la selección artificial refiere. Además, también permite investigar el efecto del tamaño

efectivo en la rotura de límites a la selección mediante introducción de material genético en una línea seleccionada que ya ha alcanzado un límite elevado.

Este diseño experimental ha sido utilizado por nosotros en la investigación de las diferencias genéticas entre la población africana Kaduna (K) y el grupo formado por tres poblaciones españolas - Prat de Llobregat (Pt), Carboneras (Cr) y Vallecas (V) - y una australiana - Draytons (Dr). La línea seleccionada utilizada, denominada M, procede de la población Kaduna y ha alcanzado el límite a la selección más bajo de los citados en la literatura en lo que respecta al carácter número de cerdas esternopleurales. El sentido de la selección practicada es el de disminución del número de cerdas. Los parámetros de las cinco poblaciones consideradas y los de la línea M, se presentan en la Tabla 2 y reflejan la existencia de diferencias genéticas.

El esquema de selección seguido viene representado en la Figura 3. De cada una de las cuatro poblaciones sintéticas formadas se iniciaron seis líneas en las que se seleccionan los cinco individuos de cada sexo con menor número de cerdas de un total de 25 (5/25); el tamaño efectivo de estas líneas es, por tanto, diez. Al cabo de 11 generaciones de selección, se formaron dos poblaciones sintéticas dentro de cada línea, por cruzamiento entre tres de las líneas mencionadas anteriormente y se

continuó el proceso selectivo en estas poblaciones con tamaño triple (30) y la misma proporción seleccionada en cada sexo (15/75). Nueve generaciones más tarde se formó una nueva población sintética por línea, mediante cruzamiento de las dos preexistentes, que se seleccionó a su vez con tamaño séxtuple (60) y la misma proporción (30/150 en cada sexo).

Los resultados obtenidos fueron los siguientes: al menos tres de las seis líneas de tamaño diez y todas las líneas de tamaños 30 y 60 seleccionadas en cada una de las cuatro poblaciones sintéticas consideradas, superaron el límite alcanzado por la línea M (Figura 4). De estos resultados concluimos la existencia de diferencias genéticas cualitativas entre la población Kaduna, origen de la línea M, y las cuatro poblaciones (Dr, Cr, Pt y V) estudiadas en este experimento. Hasta aquí, los datos presentados no permiten analizar la naturaleza de las diferencias entre las cuatro últimas poblaciones mencionadas. Con este propósito, se formó una nueva población sintética por cruzamiento entre las cuatro líneas de tamaño 60 (MDr^6 , MV^6 , MCr^6 y MPt^6) que se seleccionó en el mismo sentido que sus poblaciones parentales sin obtenerse respuesta alguna a la selección practicada, concluyéndose de este resultado el que las diferencias genéticas presentes entre las cuatro poblaciones Dr, V, Cr y Pt son meramente cuantitativas.

En un trabajo similar (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973b) en el que también se analizaron las diferencias genéticas existentes entre cuatro poblaciones de D. melanogaster para el mismo carácter, sólo una de ellas resultó ser cualitativamente diferente de las demás. Por otra parte, las tres restantes difieren cualitativamente de las cuatro estudiadas en este experimento. En conjunto, parece que las diferencias genéticas entre poblaciones para el carácter considerado, tienden a ser de tipo cuantitativo, apareciendo de vez en cuando alguna diferencia cualitativa.

3. Respuesta a la selección en poblaciones "puras" y sintéticas.

Los esquemas de subdivisión y cruzamientos seguidos en los experimentos de selección antes descritos, permiten evaluar, en repetidos casos, las posibles ventajas de una línea sintética frente a sus líneas parentales. Hay dos factores de interés en esta valoración: la ventaja alcanzada por selección de la línea sintética, medida con respecto a la media de las parentales o a la mejor de éstas, y el tiempo mínimo necesario para que tal ventaja aparezca. Debe tenerse en cuenta que, en la ejecución de los experimentos referidos, las poblaciones sintéticas se han formado por cruzamiento entre líneas seleccionadas cuyas medias parecen estar aproximán-

dose al límite a la selección, a juzgar por las débiles respuestas apreciadas en las generaciones de selección inmediatamente precedentes a aquellas en la que tuvo lugar el cruzamiento correspondiente.

Nuestros datos referentes a puesta en Tribolium (Tabla 3), ilustran la situación en la que, por efecto de deriva, surgen diferencias genéticas entre las diversas líneas seleccionadas independientemente a partir de una misma población base sin seleccionar, aprovechables mediante constitución de líneas sintéticas por cruzamientos de dos vías (C^2 , L^2 y LC^2) o de cuatro vías (C^4 , L^4 y LC^4) cuya formación se esquematiza en la Figura 1. En ambos casos, todas las líneas sintéticas superaron muy rápidamente tanto la media final de sus poblaciones parentales como a la mejor de éstas, en tiempos medios que no exceden a las 2,4 generaciones, obteniéndose una ventaja final entre una y dos desviaciones típicas fenotípicas de la población base correspondiente. Los resultados son muy semejantes en las tres poblaciones estudiadas (C, L y LC) y coinciden con los de LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a) para cerdas esternopleurales en Drosophila, obtenidos utilizando un diseño experimental similar. Puesto que para ambos caracteres la variación genética parece ser prácticamente aditiva (ROBERTSON, 1955; LOPEZ-FANJUL y JODAR, 1977), cruzar y seleccionar es el método más apropiado para utilizar las diferencias genéticas

entre líneas y no cabe duda de que ha llevado consigo la obtención de resultados francamente positivos.

En lo que respecta a los datos de número de cerdas en Drosophila (Tabla 4), hay que tener en cuenta que las poblaciones base sintéticas usadas tienen una historia previa de selección muy considerable común a todas ellas y puede esperarse que las diferencias genéticas, debidas a la deriva, que aparezcan entre líneas seleccionadas independientemente a partir de una misma población, sean menores que en el caso anterior. La información con que contamos corresponde a cruzamientos de tres (MX_1^3) y seis vías (MX^6), formados como indica el esquema representado en la Figura 3. Efectivamente, las ventajas obtenidas por formación de líneas sintéticas no son tan espectaculares como las conseguidas en el experimento anterior y en algunos casos no han aparecido, y los tiempos necesarios para alcanzarlas han sido bastante más largos. Además, las ventajas, cuando han ocurrido, disminuyen a medida de que la complejidad del cruzamiento, medida por su número de vías, aumenta.

Hay un segundo aspecto a considerar en este último experimento, que es el de introducción de material genético nuevo en una línea muy seleccionada M a partir de poblaciones sin seleccionar X. Si tal material existe, su introducción, al menos en nuestro caso, parece que puede tener lugar bastante rápidamente aun cuando los

tamaños efectivos de las líneas sintéticas MX seleccionadas sean muy bajos. Como ya se ha dicho (Figura 4, Tabla 2), al menos tres de las seis líneas seleccionadas con tamaño 10 en las cuatro poblaciones sintéticas consideradas, han superado la media de la línea M en un tiempo medio de unas 10 generaciones y máximo de 12. Tanto estos resultados como los anteriores coinciden con los de LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b) para el mismo carácter y especie y distintas poblaciones.

III. DISCUSION

En los dos experimentos reseñados, se ha investigado la naturaleza de las diferencias genéticas presentes entre poblaciones de Tribolium castaneum y de Drosophila melanogaster, para los caracteres puesta de hembras vírgenes y número de cerdas esternopleurales, respectivamente. En ambos casos, se han utilizado poblaciones con un largo período de estancia en el laboratorio (Consejo, de Tribolium; Vallecas y Prat de Llobregat, de Drosophila) y poblaciones recientemente recogidas (La Coronada, de Tribolium; Carboneras y Draytons, de Drosophila). Aunque estas últimas son genéticamente más variables que las otras para los caracteres cuantitativos considerados en cada especie, las diferencias genéticas existentes entre ellas han resultado ser puramente cuantitativas. Resultados semejantes han sido publicados con respecto a otros tipos de variación genética, como genes letales (ALAHOTIS, 1976) o inversiones cromosómicas (ANDERSON, DOBZHANSKY y KASTRITIS, 1967; ANDERSON, DOBZHANSKY y PAVLOVSKY, 1972), ambos en Drosophila.

Cabe señalar que, aunque el medio de laboratorio es, necesariamente, más uniforme que el medio natural y ésto pudiera llevar consigo una menor variabilidad genética de las poblaciones mantenidas en el primero (VAN VALEN, 1965), es, al mismo tiempo, muy posible que el

tamaño efectivo de las poblaciones silvestres sea superior al de las poblaciones de laboratorio, lo cual llevaría consigo una reducción de la variación genética de estas últimas. Por tanto, los resultados obtenidos pudieran, en principio, atribuirse a cualquiera de los dos factores señalados o a ambos al mismo tiempo. En lo que respecta al primero de ellos, McDONALD y AYALA (1974) investigaron la variación presente en 20 loci enzimáticos polimórficos en 18 poblaciones de Drosophila pseudoobscura, encontrando una correlación positiva entre el grado de diversificación ambiental y el porcentaje de loci heterocigóticos por individuo, medida, este último parámetro, de la variabilidad genética. Por otra parte, los resultados obtenidos pueden explicarse en su totalidad postulando que el coeficiente de consanguinidad de nuestras poblaciones de laboratorio es del orden de 0,3-0,4 con respecto al de las poblaciones silvestres que se toma como referencia ($F = 0$).

En general, las líneas seleccionadas independientemente a partir de una misma población de origen, presentaron diferencias genéticas cualitativas entre sí. Estas diferencias fueron utilizadas mediante formación de líneas sintéticas que, sometidas a selección, superaron, en muchas ocasiones, la media alcanzada por sus líneas parentales. Como se ha dicho en la Introducción, éste es un hecho frecuentemente observado en experimentos de se-

lección en distintas especies y para caracteres diversos. Por el contrario, la mayor parte de las veces en que se ha ensayado este procedimiento con objeto de utilizar la variación genética interracial en especies domésticas, los resultados han sido negativos (revisión por LOPEZ-FANJUL, 1974). Cabe pues preguntarse, hasta que punto pueden considerarse los resultados de la experimentación piloto como extrapolables al mundo ganadero.

En ganado de cerda, ninguna de las razas nuevas formadas a continuación de la II Guerra Mundial por el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos se utiliza comercialmente en la actualidad. Este fracaso puede deberse a los bajos tamaños efectivos de las poblaciones base utilizadas, que llevan consigo altos coeficientes de consanguinidad (0,3-0,4) y, como consecuencia, depresión consanguínea para una serie de caracteres de importancia, además de un muestreo muy pobre de la variación genética presente en las razas parentales (LOPEZ-FANJUL, 1974). Sin embargo, la raza Lacombe (FREDEEN y STOTHART, 1969 a,b) y la población sintética del Animal Breeding Research Organization británica (WEBB y KING, 1976) parecen mostrar ciertas ventajas con respecto a sus razas parentales, aunque la juventud de estas dos razas nuevas hace que su situación actual sea un tanto ambigua.

Las nuevas razas ovinas, casi todas producto de cruzamientos de Merino con otras razas, no parecen haber

superado en ningún caso a su raza parental común en fertilidad o en producción de lana o carne. La raza nueva Romnelet, que es aquella cuyo origen y formación están más documentados (PETERS, SLEN y HARGRAVE, 1961 a,b,c), no ha llegado a sobrepasar en siete generaciones de selección a la media de la generación F_1 para ninguno de los cuatro caracteres considerados: peso al nacimiento, destete y 18 meses y producción de lana.

La formación de poblaciones sintéticas, mediante cruzamientos entre estirpes cerradas con altos niveles de producción, parece haber tenido éxito en avicultura, aunque sólo una pequeña parte de la información pertinente haya sido publicada por las empresas avícolas. De hecho, en aves es posible trabajar con poblaciones de gran tamaño y, por otra parte, los cruzamientos entre distintas líneas no están frenados por la oposición de las sociedades genealógicas, como ocurre con los mamíferos domésticos. Dentro de las razas Leghorn, White Rock y Cornish, el sistema de "cruce de estirpes" se ha mostrado eficaz. Señalemos, de pasada, que en vacuno y ovino predominan poblaciones que no cumplen el concepto de estirpe, en contraposición a lo que ocurre en la especie porcina y en las gallinas.

Los resultados prácticos parecen, en cierta manera, asimilables a los obtenidos en especies piloto, salva la complejidad del mundo ganadero frente al medio ex-

perimental. Con todo, la formación de razas nuevas seguirá siendo una empresa arriesgada por las dificultades de predecir su posible superioridad con respecto a sus razas parentales. Por una parte, la predicción de la respuesta a la selección a corto plazo es función de la heredabilidad, y la estima de diferencias entre las heredabilidades de una población sintética y la heredabilidad media de sus poblaciones parentales es difícil que venga acompañada de un grado aceptable de precisión, a no ser que se empleen recursos bastante más abundantes de lo que generalmente se acostumbra. Por otra parte, la respuesta a la selección a largo plazo de una población sintética, medida con respecto a la respuesta media alcanzada por sus poblaciones parentales, depende del tipo de diferencias genéticas existentes entre estas últimas. Puesto que desconocemos la naturaleza de las diferencias genéticas entre razas domésticas para caracteres productivos, el futuro de una raza nueva será, esencialmente, aleatorio. Quede claro que esta afirmación refiere, únicamente, a la mejora de un solo carácter, sin que, en ningún caso, entremos a juzgar las posibilidades de combinar las características complementarias y deseables de varias razas en una sola, o de introducir las condiciones productivas de las razas europeas en otras razas cuya principal ventaja sea la de presentar adaptación a condiciones climáticas extremas, como puede ser el caso de las razas nuevas de vacuno originadas a partir de

cruzamientos B. taurus x B. indicus.

Queda como resultado experimental positivo, el éxito obtenido en la rotura de límites a la selección para cerdas en Drosophila. En la práctica, parece que esta situación extrema aún no se ha presentado en los caracteres productivos seleccionados en especies domésticas, aunque pudiera, en algunos casos, argumentarse lo contrario; sin embargo, el día en que la variabilidad genética de estos caracteres esté próxima a la desaparición, el procedimiento ensayado de rotura de límites parece ser el más efectivo. Por otra parte, ha sido indicada repetidas veces la conveniencia de salvaguardar razas domésticas a punto de extinguirse, con objeto de formar una especie de "banco de genes", donde pudieran conservarse variantes genéticas utilizables en el futuro, introducibles en las razas mejoradas mediante técnicas de "introgresión controlada", tales como las utilizadas en nuestro experimento.

IV. RESUMEN

Se ha estudiado la naturaleza de las diferencias genéticas entre poblaciones de laboratorio y recientemente recogidas para dos caracteres: puesta de hembras vírgenes en T. castaneum y número de cerdas esternopleurales en D. melanogaster. Los alelos responsables de la variación genética de un determinado carácter parecen ser, en general, los mismos en la mayoría de las poblaciones aunque sus frecuencias deben ser, al menos en parte, diferentes en cada población. Las poblaciones de laboratorio presentan una variabilidad genética menor que aquellas otras recogidas recientemente.

En muchos casos, líneas seleccionadas independientemente cuyo origen es común, poseen alelos propios de cada línea que están ausentes en las otras. Estas diferencias genéticas entre líneas han podido utilizarse eficientemente mediante selección en poblaciones sintéticas formadas por cruzamientos entre aquellas.

La introducción de material genético útil procedente de poblaciones sin seleccionar en estirpes muy seleccionadas ha resultado posible y relativamente rápida.

Se discuten las implicaciones de estos resultados, obtenidos en organismos piloto, en la Mejora Genética Animal.

V. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ABPLANALP, H., LOWRY, D.C., LERNER, I.M. y DEMPSTER, E.R. (1964). Selection for egg number with X-ray-induced variation. Genetics, 50: 1083-1100.
- ALAHOTIS, S. (1976). Genetic variation and the ecological parameter "food medium" in cage populations of Drosophila melanogaster. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 18: 379-383.
- ANDERSON, W.W., DOBZHANSKY, Th. y KASTRITIS, C.D. (1967). Selection and inversion polymorphisms in experimental populations of Drosophila pseudoobscura initiated with the chromosomal constitutions of natural populations. Evolution, 21: 664-671.
- ANDERSON, W.W., DOBZHANSKY, Th. y PAVLOVSKY, O. (1972). A natural population of Drosophila transferred to a laboratory environment. Heredity, 28: 101-107.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. y BODMER, W.F. (1971). The Genetics of Human Populations, W.H. Freeman & Co., San Francisco, E.E.U.U.

- DEV, D.S., JAAP, R.G. y HARVEY, W.R. (1969). Results of selection for eight-week body weight in three broiler populations of chickens. Poultry Science, 48: 1336-1348.
- DICKERSON, G. (1969). Experimental approaches in utilising breed resources. Animal Breeding Abstracts, 37: 191-202.
- DOBZHANSKY, Th. (1970). Genetics of the Evolutionary Process, Columbia University Press, Nueva York, E.E.U.U.
- FALCONER, D.S. y KING, J.W.B. (1952). A study of selection limits in the mouse. Journal of Genetics, 51: 561-581.
- FRANKHAM, R., JONES, L.P. y BARKER, J.S.F. (1968). The effects of population size and selection intensity in selection for a quantitative character in Drosophila. III. Analyses of lines. Genetical Research, 12: 267-283.
- FREDEEN, H.T. y STOTHART, J.G. (1969a). Development of a new breed of pigs: the Lacombe. I. Foundation and developmental procedures. Canadian Journal of Animal Science, 49: 237-246.

- FREDEEN, H.T. y STOTHART, J.G. (1969b). Development of a new breed of pigs: the Lacombe. II. Evaluation. Canadian Journal of Animal Science, 49: 247-261.
- HAYTER, S. (1971). Selection Procedures in Populations. Tesis doctoral, Universidad de Edimburgo.
- HILL, W.G. (1971). Theoretical aspects of crossbreeding. Annales de Génétique et de Sélection animale, 3: 23-34.
- LEWONTIN, R.C. (1975). The Genetic Basis of Evolutionary Change, Columbia University Press, Nueva York, E.E.U.U.
- LOPEZ-FANJUL, C. (1973). A note on crossbreds' genetic parameters. Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Serie General, 2: 83-91.
- LOPEZ-FANJUL, C. (1974). Selection from crossbred populations. Animal Breeding Abstracts, 42: 403-416.
- LOPEZ-FANJUL, C. y HILL, W.G. (1973a). Genetic differences between populations of Drosophila melanogaster for a quantitative trait. I. Laboratory populations. Genetical Research, 22: 51-68.
- LOPEZ-FANJUL, C. y HILL, W.G. (1973b). Genetic differences between populations of Drosophila melanogaster

ter for a quantitative trait. II. Wild and laboratory populations. Genetical Research, 22: 69-78.

LOPEZ-FANJUL, C. y JODAR, B. (1977). The genetic properties of egg laying of virgin females of Tribolium castaneum. Heredity, 39: 251-258.

MADALENA, F.E. y HILL, W.G. (1972). Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. Genetical Research, 20: 75-99.

MARUYAMA, T. (1970). On the fixation probability of mutant genes in subdivided populations. Genetical Research, 15: 211-225.

MASON, I.L. (1969). A World Dictionary of Livestock Breeds, Types and Varieties, Farham Royal, Bucks. Inglaterra, Commonwealth Agricultural Bureaux.

McDONALD, J.F. y AYALA, F.J. (1974). Genetic response to environmental heterogeneity. Nature, 250: 572-574.

MILKMAN, R.D. (1965). The genetic basis of natural variation. VII. The individuality of polygenic combinations in Drosophila. Genetics, 52: 789-799.

- MILKMAN, R.D. (1970). The genetic basis of natural variation. X. Recurrence of cve polygenes. Genetics, 65: 289-303.
- OROZCO, F. (1970). A pilot study with Tribolium of the influence of environmental stresses on genetic parameters and response to selection. Final Report, Research Project FG-Sp-137 (U.S.D.A. PL 480). Instituto Nacional de Investigaciones Agro-nómicas, Madrid.
- OSMAN, H.S. y ROBERTSON, A. (1968). The introduction of genetic material from inferior into superior strains. Genetical Research, 12: 221-236.
- PETERS, H.F., SLEN, S.B. y HARGRAVE, H.J. (1969a). Development of the Ronmelet sheep. Canadian Journal of Animal Science, 41: 102-108.
- PETERS, H.F., SLEN, S.B. y HARGRAVE, H.J. (1969b). Genetic trends in performance of the Ronmelet sheep during the period of breed development. Canadian Journal of Animal Science, 41: 126-133.
- PETERS, H.F., SLEN, S.B. y HARGRAVE, H.J. (1969c). An appraisal of selection in the Ronmelet sheep. Canadian Journal of Animal Science, 41: 205-211.

- ROBERTS, C.R. (1967a). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. III. Selection from crosses between previously selected lines. Genetical Research, 9: 73-85
- ROBERTS, C.R. (1967b). The limits to artificial selection for body weight in the mouse. IV. Sources of new genetic variance-irradiation and outcrossing. Genetical Research, 9: 87-98.
- ROBERTSON, A. (1955). Selection in animals: synthesis. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 225-229.
- ROBERTSON, A. (1960). A theory of limits in artificial selection. Proceedings of the Royal Society (London), 153B: 234-249.
- ROBERTSON, A. (1966). Biochemical polymorphisms in animal improvement. En Polymorphismes Biochimiques des Animaux. Proceedings of the 10th European Conference on Animal Blood Groups and Biochemical Polymorphism, París, 1966, págs. 35-42.
- ROBERTSON, F.W. (1955). Selection response and the properties of genetic variation. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 166-177.

- SELANDER, R.K. (1976). Genic variation in natural populations. En Molecular Evolution (ed. F.J. Ayala), Sinaver Associates Inc., Sunderland, Mass., E.E.U.U., págs. 21-45.
- SINNOCK, P. (1975). The Wahlund effect for the two-locus model. The American Naturalist, 109: 565-570.
- VAN VALEN, L. (1965). Morphological variations and width of the ecological niche. The American Naturalist, 94: 377-390.
- WAHLUND, S. (1928). Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen von Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. Hereditas, 11: 65-106.
- WEBB, A.J. y KING, J.W.B. (1976). Development of a synthetic pig sire line by selection with immigration. 1. Results of selection and heritability estimates. Animal Production, 22: 231-244.
- WRIGHT, S. (1952). The genetics of quantitative variability. En Quantitative Inheritance (ed. E.C.R. Reeve y C.H. Waddington), H.M.S.O., Londres, págs. 5-41.

VI. FIGURAS Y TABLASTABLA 1

Parámetros de las poblaciones base para el carácter puesta de hembras vírgenes de T. castaneum.

<u>Población</u>	<u>Media±E.T.</u>	<u>Varianza</u>	<u>Heredabilidad±E.T.</u>
Consejo(C)	22,4±0,3	179,6	0,31 ± 0,04
La Coronada (L)	13,8±0,2	117,0	0,39 ± 0,04
Sintética (LC)	18,0±0,2	132,9	0,35 ± 0,03

TABLA 2

Parámetros de las poblaciones base para el carácter número de cerdas esternopleurales en D. melanogaster.

<u>Población</u>	<u>Media±E.T.</u>	<u>Varianza</u>	<u>Heredabilidad±E.T.</u>
Draytons (Dr)	17,4±0,3	3,9	0,58 ± 0,05
Vallecas (V)	18,0±0,2	3,5	0,45 ± 0,08
Prat de Llob.(Pt)	19,8±0,4	6,1	0,51 ± 0,06
Carbonera (Cr)	18,3±0,3	4,4	0,54 ± 0,04
Línea M	4,4±0,7	1,0	0,02 ± 0,12

TABLA 3

Ventajas media final (en desviaciones típicas fenotípicas de la población base correspondiente) obtenida por selección de líneas sintéticas, con respecto a la media final de sus líneas parentales ($\bar{V}_P$) y a la mejor de éstas ($\bar{V}_M$) y número medio de generaciones ($\bar{T}$) necesario para alcanzarla en puesta de hembras vírgenes de T. castaneum. (Todos los valores de $\bar{V}_P$ y $\bar{V}_M$ significativos al 5%).

Tipo de línea sintética	Número de líneas	$\bar{V}_P$	$\bar{T}_P$	$\bar{V}_M$	$\bar{T}_M$
C ²	4	1,7	1,5	1,1	1,7
L ²	4	2	1	1,5	2,2
LC ²	8	1,5	1,9	0,9	2,4
C ⁴	2	1,7	0	1,3	1,5
L ⁴	2	2,1	1	1,8	1
LC ⁴	4	2,1	0,5	1,7	1,2

TABLA 4

Ventaja final (en desviaciones típicas fenotípicas de la población base silvestre correspondiente) obtenida por selección de líneas sintéticas, con respecto a la media final de sus líneas parentales ($\underline{V_P}$) y a la mejor de éstas ($\underline{V_M}$) y número de generaciones ($\underline{T}$) necesario para alcanzarla en número de cerdas esternopleurales de D. melanogaster.

(Todos los valores de $\underline{V_P}$ y $\underline{V_M}$ significativos al 5%, excepto los seguidos de las siglas NS).

<u>Línea Sintética</u>	<u>V_P</u>	<u>V_P</u>	<u>V_M</u>	<u>T_M</u>
MDr ³ ₁	1,1	6	0,3	9
MDr ³ ₂	0,4	9	-	-
MV ³ ₁	1,1	2	0,8	4
MV ³ ₂	0,5	11	-	-
MPt ³ ₁	0,6	5	0,1NS	10
MPt ³ ₂	0,2	6	-	-
MCr ³ ₁	0,6	6	0,3	7
MCr ³ ₂	-	-	-	-
MDr ⁶	0,05NS	6	-	-
MV ⁶	0,3	4	0,1NS	5
MPt ⁶	0,2	4	-	-
MCr ⁶	-	-	-	-

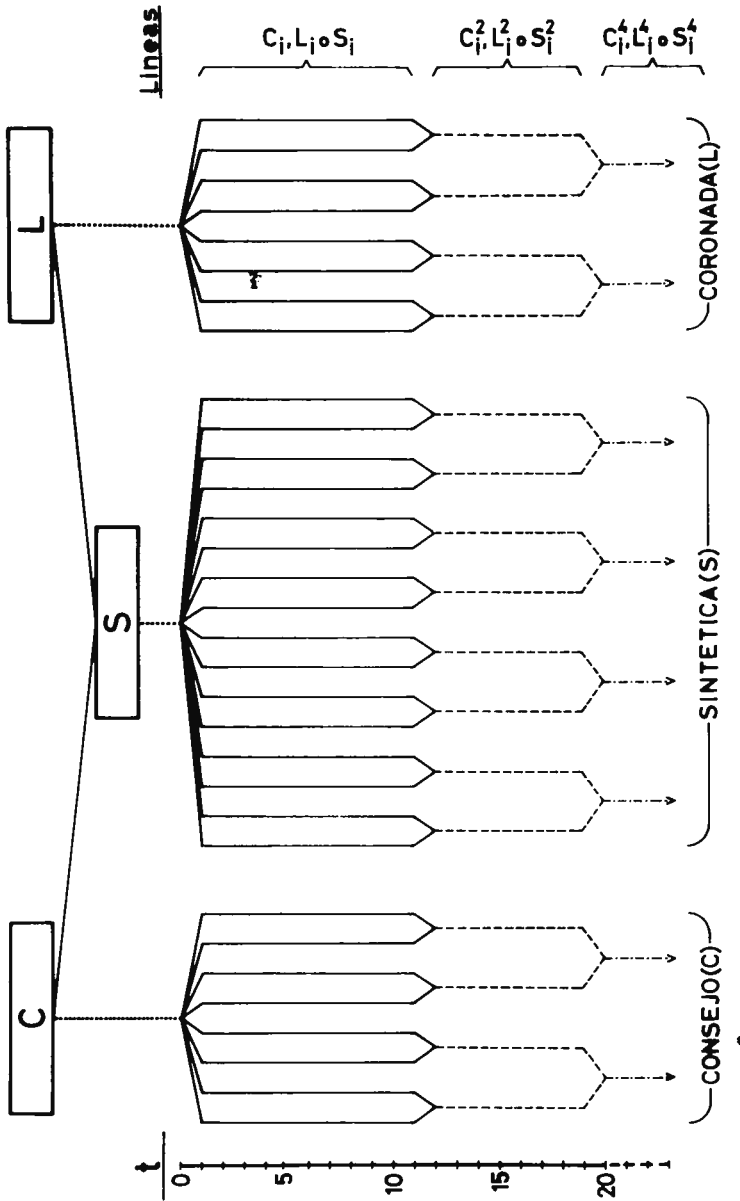
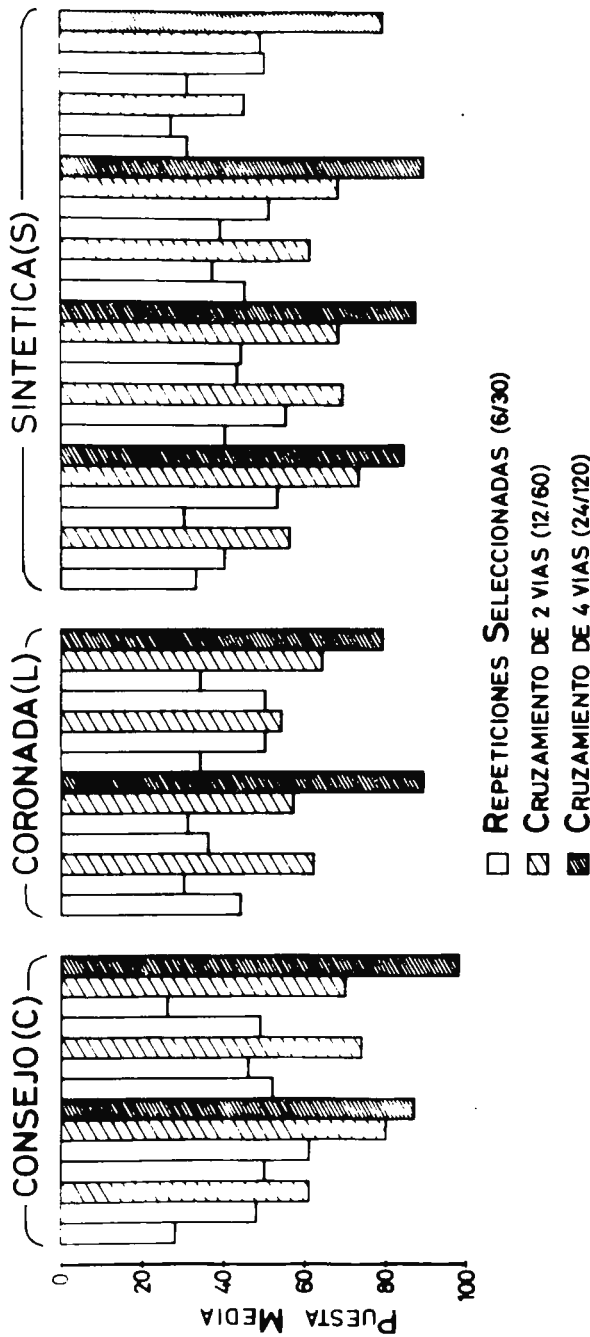


FIGURA 1.— Diseño experimental (*Tribolium*).
(Véase explicación en el texto).



Límites a la selección alcanzados por las distintas líneas, evaluados por la puesta media en las dos últimas generaciones de selección.
(A la derecha de los valores correspondientes a cada dos repeticiones seleccionadas o cada dos cruzamientos de dos vías, aparece el de la línea sintética seleccionada producto de su cruzamiento).

FIGURA 2.--



(Sólo se alude en el texto a las líneas sintéticas cuya sígla viene afectada por un subíndice arábigo).

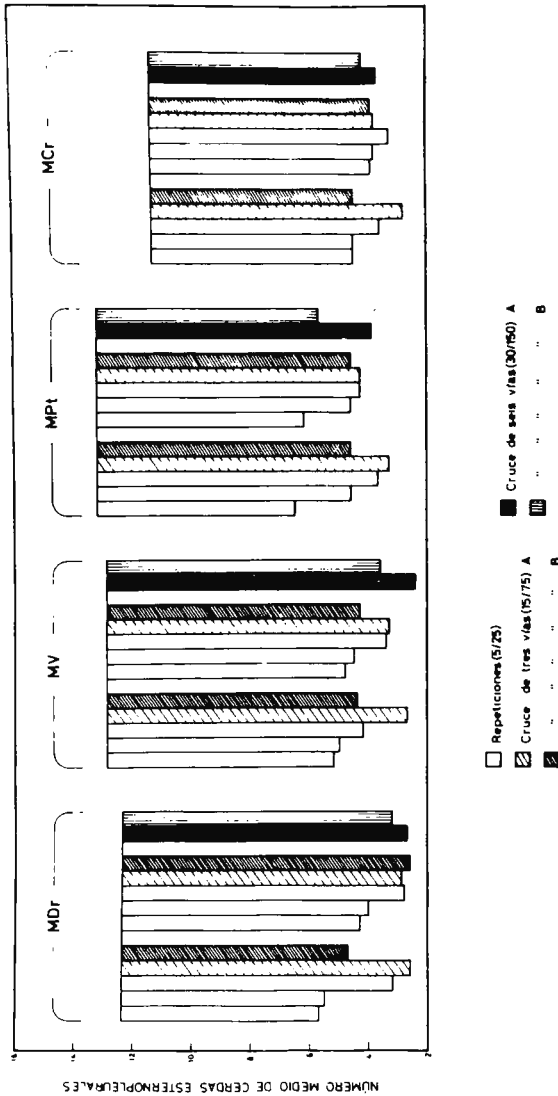


FIGURA 4.- Límites a la selección alcanzados por las distintas líneas, evaluados por el número medio de cerdas esternopleurales en las dos últimas generaciones de selección. (A la derecha de los valores correspondientes a cada tres repeticiones seleccionadas o cada dos cruzamientos de tres vías, aparece el de la línea sintética seleccionada producto de su cruzamiento. Sólo se alude en el texto a los cruzamientos A_1).



FUNDACION JUAN MARCH
SERIE UNIVERSITARIA

Títulos Publicados:

- 1.— *Semántica del lenguaje religioso* / A. Fierro
(Teología. España, 1973)
- 2.— *Calculador en una operación de rectificación discontinua*/A. Mulet
(Química. Extranjero, 1974)
- 3.— *Skarns en el batolito de Santa Olalla*/F. Velasco
(Geología. España, 1974)
- 4.— *Combustión de compuestos oxigenados*/J.M. Santiuste
(Química. España, 1974)
- 5.— *Películas ferromagnéticas a baja temperatura*/José Luis Vicent López
(Física. España, 1974)
- 6.— *Flujo inestable de los polímeros fundidos*/José Alemán Vega
(Ingeniería. Extranjero, 1975)
- 7.— *Mantenimiento del hígado dador in vitro en cirugía experimental*
José Antonio Salva Lacombe (Medicina, Farmacia y Veterinaria. España, 1973)
- 8.— *Estructuras algebraicas de los sistemas lógicos deductivos*/José Plá Carrera
(Matemáticas. España, 1974)
- 9.— *El fenómeno de inercia en la renovación de la estructura urbana.*
Francisco Fernández-Longoria Pinazo (Urbanización del Plan Europa 2.000
a través de la Fundación Europea de la Cultura)
- 10.— *El teatro español en Francia (1935–1973)* / F. Torres Monreal
(Literatura y Filología. Extranjero, 1971)
- 11.— *Simulación electrónica del aparato vestibular*/J.M. Drake Moyano
(Métodos Físicos aplicados a la Biología. España, 1974)
- 12.— *Estructura de los libros españoles de caballerías en el siglo XVI.*
Federico Francisco Curto Herrero (Literatura y Filología. España, 1972)
- 13.— *Estudio geomorfológico del Macizo Central de Gredos*
M. Paloma Fernández García (Geología. España, 1975)
- 14.— *La obra gramatical de Abraham Ibn c Ezra*/Carlos del Valle Rodríguez
(Literatura y Filología. Extranjero, 1970)

- 15.— *Evaluación de Proyectos de Inversión en una Empresa de producción y distribución de Energía Eléctrica.*
Felipe Ruíz López (Ingeniería. Extranjero, 1974)
- 16.— *El significado teórico de los términos descriptivos/Carlos Solís Santos*
(Filosofía. España, 1973)
- 17.— *Encaje de los modelos econométricos en el enfoque objetivos-instrumentos relativos de política económica./ Gumersindo Ruíz Bravo*
(Sociología. España, 1971)
- 18.— *La imaginación natural (estudio sobre la literatura fantástica norteamericana).* / *Pedro García Montalvo*
(Literatura y Filología. Extranjero, 1974)
- 19.— *Estudio sobre la hormona Natriurética.* / *Andrés Purroy Unanua*
(Medicina, Farmacia y Veterinaria. Extranjero, 1973)
- 20.— *Análisis farmacológico de las acciones miocárdicas de bloqueantes Beta-Adrenérgicos./ José Salvador Serrano Molina*
(Medicina, Farmacia y Veterinaria. España, 1970)
- 21.— *El hombre y el diseño industrial./Miguel Durán-Lóriga*
(Artes Plásticas. España, 1974)
- 22.— *Algunos tópicos sobre teoría de la información./ Antonio Pascual Acosta*
(Matemáticas. España, 1975)
- 23.— *Un modelo simple estático. Aplicación a Santiago de Chile*
Manuel Bastarache Alfaro (Arquitectura y Urbanismo. Extranjero, 1973)
- 24.— *Moderna teoría de control: método adaptativo-predictivo*
Teoría y realizaciones. /Juan Manuel Martín Sánchez
(Ingeniería. España, 1973)
- 25.— *Neurobiología (I Semana de Biología. Conferencias-coloquio sobre Investigaciones biológicas 1977)*
- 26.— *Genética (I Semana de Biología. Conferencias-coloquio sobre Investigaciones biológicas 1977)*
- 27.— *Genética (I Semana de Biología. Conferencias-coloquio sobre Investigaciones biológicas 1977)*
- 28.— *Investigación y desarrollo de un analizador diferencial digital (A.D.D.) para control en tiempo real. /Vicente Zugasti Arbizu*
(Física. España, 1975)
- 29.— *Transferencia de carga en aleaciones binarias./ Julio A. Alonso*
(Física. Extranjero, 1975)
- 30.— *Estabilidad de osciladores no sinusoidales en el rango de microondas. / José Luis Sebastian Franco.*
(Física. Extranjero, 1974)

31. — *Estudio de los transistores FET de microondas en puerta común.* Juan Zapata Ferrer. (Ingeniería. Extranjero, 1975).
32. — *Estudio sobre la moral de Epicuro y el Aristóteles esotérico.* / Eduardo Acosta Mendez (Filosofía. España, 1973)
33. — *Las Bauxitas Españolas como mena de aluminio.* / Salvador Ordoñez Delgado (Geología. España, 1975).
34. — *Los grupos profesionales en la prestación de trabajo: obrero y empleados.* / Federico Durán López (Derecho. España, 1975)
35. — *Obtención de Series aneuploides (monosómicas y ditelosómicas) en variedades españolas de trigo común.* / Nicolás Jouve de la Barreda. (Ciencias Agrarias. España, 1975).
36. — *Efectos dinámicos aleatorios en túneles y obras subterráneas.* / Enrique Alarcón Alvarez. (Ingeniería. España, 1975).
37. — *Lenguaje en periodismo escrito.* / Fernando Lázaro Carreter, Luis Michelena Elissalt, Robert Escarpit, Eugenio de Bustos, Víctor de la Serna, Emilio Alarcos Llorach y Juan Luis Cebrián. (Seminario organizado por la Fundación Juan March los días 30 y 31 de mayo de 1977).
38. — *Factores que influyen en el espigado de la remolacha azucarera, Beta vulgaris L.* / José Manuel Lasa Dolhagaray y Antonio Silván López. (Ciencias Agrarias. España, 1974).
39. — *Compacidad numerable y pseudocompacidad del producto de dos espacios topológicos. Productos finitos de espacios con topologías proyectivas de funciones reales.* / José Luis Blasco Olcina (Matemáticas. España, 1975).
40. — *Estructuras de la épica latina.* / M^a. del Dulce Nombre Estefanía Alvarez. (Literatura y Filología, España, 1971).
41. — *Comunicación por fibras ópticas.* / Francisco Sandoval Hernandez (Ingeniería. España, 1975).
42. — *Representación tridimensional de texturas en chapas metálicas del sistema cúbico.* / José Antonio Pero-Sanz Elorz (Ingeniería. España, 1974).
43. — *Virus de insectos: Multiplicación, aislamiento y bioensayo de baculovirus.* / Cándido Santiago-Alvarez. (Ciencias Agrarias. Extranjero, 1976).
44. — *Estudio de mutantes de saccharamyces cerevisiae alterados en la biosíntesis de proteínas.* / Lucas Sanchez Rodriguez. (Biología. España, 1976).

- 45. — *Sistema automático para la exploración del campo visual.*
José Ignacio Acha Catalina (Medicina, Farmacia y Veterinaria.
España, 1975).
- 46. — *Propiedades físicas de las variedades de tomate para recolección*
mecánica/ Margarita Ruiz Altisent (Ciencias Agrarias.España 1975),
- 47. — *El uso del ácido salicílico para la medida del p^H intracelular en*
las células de Ehrlich y en escherichia coli/ Francisco Javier
García-Sancho Martín. (Medicina, Farmacia y Veterinaria.
Extranjero, 1974).
- 48. — *Relación entre iones calcio, fármacos ionóforos y liberación*
de noradrenalina en la neurona adrenérgica periférica./
Antonio García García. (Medicina, Farmacia y Veterinaria.
España, 1975).
- 49. — *Introducción a los espacios métricos generalizados.*
Enrique Trillas y Claudi Alsina. (Matemáticas. España,1974).
- 50. — *Síntesis de antibióticos aminoglicosídicos modificados./Enrique*
Pando Ramos (Química, España, 1975).

