

EFEECTO DE LAS PRUEBAS DE DESCENDENCIA CON UNA LINEA PROBADORA FIJA SOBRE LA RESPUESTA A LA SELECCION DE UN CARACTER CANALIZADO.

(EFFECT OF CROSSING TO A PARTICULAR INBRED TESTER LINE ON THE SELECTION OF A CANALISED CHARACTER).

por

F. Nuez, C. Verdejo y A. Gutiérrez

Departamento de genética. Universidad Politécnica de Valencia.

Summary

The response achieved with four selected lines of Drosophila melanogaster grown in two different media to increasing the number of dorsocentral macrochaetae has been compared. Two of these lines have been obtained through combined selection and the other two lines by crossing with an Oregon fixed line, the media differing in sugar content and in the temperature of incubation (N-21: 1 dose of sugar and 21° C; S-27: 4 doses of sugar and 27° C). The highest number of bristles has been registered in the case of combined selection. The advances in the recurrently selected lines are higher than those obtained in the populations derived from the crossing test itself. These findings can be explained by the canalised nature on the characteristic and the genetic structure of the Oregon line which seems to carry a suppressor system in the X chromosome (data not published). The medium having the higher content of sugar and exposed to a high temperature strongly contributed to reducing the response.

Resumen

Se compara la respuesta obtenida en cuatro líneas seleccionadas para aumentar el número de macroquetas dorsocentrales en Drosophila melanogaster: dos mediante selección combinada (SC) y dos mediante cruces de prueba con una línea fija Oregon (RST). Se realiza la selección en dos medios que difieren en la composición de la papilla (concentración de azúcar) y a la temperatura (21 y 27° C). Las mayores respuestas se

Recibido para publicación el 13-12-1980.

consiguen con la selección combinada. Los avances dentro de la línea seleccionada recurrentemente son mayores que en las poblaciones derivadas del cruce. La canalización del carácter y la naturaleza genética de la línea Oregón, que parece transportar un sistema supresor en el cromosoma X, son los factores clave que explican la menor respuesta conseguida en la RST que en la combinada. Adicionalmente, el medio rico en azúcar y a 27° C contribuye fuertemente a reducir la respuesta.

El empleo de pruebas de descendencia para estimar el valor de mejora de los parentales viene realizándose desde muy antiguo. El método Vilmorin, desarrollado a mediados del siglo XIX, es un buen ejemplo de ello; al ser utilizado para aumentar el contenido de azúcar de la remolacha, contribuyó notablemente al desarrollo de la industria azucarera. En el campo de la mejora animal, Bakewell parece haber sido el primero en practicar, de forma sistemática, la prueba de descendencia de moruecos y toros. Como ejemplo de la importancia de esta prueba cabe citar que Nordskog (13) llega a caracterizar toda una época del desarrollo de la mejora animal por el empleo empírico de la prueba de descendencia.

Posteriormente las pruebas de descendencia se han ido introduciendo en esquemas selectivos cada vez más refinados. En 1945, Hull (6) propuso un método de selección recurrente basado en pruebas de descendencia con una línea probadora de base genética restringida, en un intento para aumentar la aptitud de combinación específica entre línea y probador. Cress (2) y Hill (5) compararon diversos esquemas de selección recurrente y mostraron claramente cómo el esquema selectivo que debe ser usado depende críticamente de la naturaleza de la variación genética utilizable por la selección. Esta dependencia explica, frente a los innegables éxitos conseguidos en algunos casos por la RST (Sprague(19); Walejko(22); Khadzhinov y col.(7)), los evidentes fracasos en otros. En el trabajo que aquí presentamos se estudia tanto la respuesta que se consigue en las poblaciones derivadas del cruce, como la respuesta a la selección en la propia línea de selección y se compara ésta con la obtenida mediante selección combinada.

Especialmente en animales, algunos caracteres están canalizados (Rendel(17)). A pesar del profundo esfuerzo realizado por los grupos de Fraser y Rendel, la naturaleza genética de estos caracteres está mucho menos investigada que la de caracteres no canalizados. Aunque existe algún trabajo sobre la influencia de la canalización en la respuesta a la selección (Latter(8)), también esta cuestión ha sido poco estudiada.

Precisamente nuestra investigación utiliza un carácter fuertemente canalizado: el número de macroquetas dorsocentrales de Drosophila melanogaster, investigando la respuesta a la selección en medios que difieran en la composición de la papilla y en la temperatura.

Material y Métodos

Para la realización de este trabajo se utilizó una población salvaje de D. melanogaster capturada en una bodega de Cheste (Valencia, España). A partir de descendientes individuales de hembras fecundadas en campo, se derivaron cuatro líneas de selección para aumentar el número de macroquetas dorsocentrales: dos, mediante selección combinada; y dos, mediante selección recurrente específica (RST). Las dos líneas de selección combinada se forman con 50 hembras y 50 machos muestreados al azar a partir de madres distintas. De cada una de las familias se obtienen dos descendencias: una criada en papilla normal y temperatura de 21° C (N-21); y otra, con dosis cuádruple de sacarosa y temperatura de 27° C (S-27). Cada una de estas descendencias se toma como población de partida para una línea de selección en el medio especificado. En cada línea se muestrean 5 hembras y 5 machos de cada familia, a los que se les cuenta el número de macroquetas dorsocentrales y, de entre ellos, se eligen los 50 machos y 50 hembras de mayor valor que se aparearán al azar para iniciar el ciclo siguiente. Por tanto, la presión de selección es del 20 p.100.

A partir de la misma población fundadora de las líneas anteriores, se derivan también dos líneas de RST, una en N-21 y otra en S-27. Como línea probadora se utilizó la Oregón-R, altamente consanguínea, a la que se le había introducido el marcador Cy para poder comprobar el reemplazamiento de esperma en las hembras cruzadas con el macho de prueba, al ser nuevamente cruzadas estas mismas hembras con machos de su propia estirpe. La línea Oregón no muestra variación para el número de macroquetas dorsocentrales, pues todos los individuos presentan macroquetas. El protocolo experimental es el siguiente: se miden los caracteres en una muestra de 90 hembras vírgenes y 45 machos, sacada de la población de partida. Con estos individuos se establecen dos tipos de cruces de prueba, $O_L \times O_O$ y $O_O \times O_L$, obtenidos mediante apareamientos al azar con los individuos de la línea probadora Oregón. En cada tipo de cruce se aparean un macho con dos hembras a las que llamamos (a) y (b), permaneciendo el macho durante tres días con cada una de ellas en tubos distin-

tos. Observada la existencia de puesta, se guardan en tubos independientes los 45 machos y 90 hembras pertenecientes a la línea de selección. Posteriormente, se mide el carácter en 5 machos y 5 hembras elegidos al azar entre los descendientes de cada familia de madre, y se cuenta el número total de descendientes por hembra (tubo), separando sexos y tipo de individuo (normal-Cy). Calculados los promedios para cada tubo (familia de madre) o pareja de tubos (familia de padre), se eligen las 9 mejores madres de la serie (a) y las nueve mejores madres de la serie (b), así como los 9 mejores padres. Estos individuos, valuados al cruce con la línea Oregón, se aparean al azar para mantener la línea de selección, se eligen al azar 5 hembras vírgenes y 5 machos por familia, registrándose el carácter. Todas las hembras se prueban al cruce (5 hembras/familia x 18 familias = 90 hembras); y los machos, 2 ó 3 por familia (2,5 machos/familia x 18 familias = 45 machos). De este modo se completa el ciclo.

Las respuestas obtenidas con ambos tipos de selección se comparan durante los 5 primeros días de selección.

Resultados

Distribuciones de frecuencias.

En las dos líneas sometidas a selección direccional, las 5 primeras generaciones de selección presentan una distribución de frecuencias claramente alejada de la normal, ya que aparece una clase 4 que agrupa casi siempre a más del 50 p.100 de la población y una pequeña cola a la derecha cuyas frecuencias disminuyen rápidamente (cuadro I). Sin embargo, a lo largo de las 5 generaciones de selección se aprecia una sensible disminución de los efectivos de la clase 4, que en las hembras de la línea N-21 pasa del 85 p.100 en la generación 1ª, al 17 p.100 en la 5ª, lo que indica una fuerte respuesta a la selección. En la línea S-27 la respuesta es más lenta; en la subpoblación de hembras, la frecuencia de la clase 4 pasa del 91,7 p.100 al 68,7 p.100.

Las distribuciones de las líneas sometidas a RST se indican en los cuadros II (Línea N-21) y III (Línea S-27). Destacan los cambios moderados conseguidos en la línea N-21 y los prácticamente nulos de la línea S-27.

Cuadro I. Distribución de frecuencias (Selección combinada).

| G | | Línea N-21 | | | | | | | Línea S-27 | | | | | | | |
|---------|---|------------|------|------|------|------|-----|-----|------------|------|------|---------|-----|-----|-----|--|
| | | Clases | | | | | | | Clases | | | | | | | |
| | | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| Hembras | P | 91.7 | 4.1 | 2.1 | 2.1 | (1) | | | 91.7 | 4.1 | 2.1 | 2.1 | (1) | | | |
| | 1 | 85.0 | 7.9 | 5.4 | 0.8 | 0.8 | (2) | | 90.7 | 7.3 | 1.5 | 0.5 (1) | | | | |
| | 2 | 70.4 | 17.6 | 7.6 | 3.2 | 1.2 | (3) | | 84.8 | 10.0 | 3.6 | 1.6 | (4) | | | |
| | 3 | 69.6 | 22.0 | 5.2 | 2.8 | 0.4 | (1) | | 78.0 | 13.2 | 8.4 | 0.4 | (1) | | | |
| | 4 | 25.2 | 27.2 | 21.2 | 18.0 | 7.2 | 1.2 | (3) | | 82.1 | 13.8 | 3.3 | 0.4 | 0.4 | (1) | |
| | 5 | 16.7 | 26.1 | 24.9 | 17.1 | 13.9 | 1.2 | (3) | | 68.7 | 23.9 | 4.4 | 2.2 | 0.9 | (2) | |

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------|---|------|------|------|------|-----|-----|------|------|------|------|---------|-----|-----|--|
| Machos | P | 100 | | | | | | | 100 | | | | | | |
| | 1 | 89.6 | 7.9 | 2.1 | 0.4 | (1) | | 97.1 | 2.0 | 0.5 | 0.5 | (1) | | | |
| | 2 | 83.2 | 13.2 | 2.8 | 0.8 | (2) | | 93.2 | 4.4 | 2.0 | 0.4 | (1) | | | |
| | 3 | 82.4 | 15.6 | 1.2 | 0.8 | (2) | | 80.4 | 13.6 | 4.0 | 2.0 | (5) | | | |
| | 4 | 42.0 | 25.6 | 16.4 | 11.2 | 4.0 | 0.8 | (2) | | 86.3 | 10.8 | 1.7 | 1.3 | (3) | |
| | 5 | 46.5 | 29.0 | 14.3 | 6.9 | 3.2 | (8) | | 85.7 | 10.4 | 3.5 | 0.4 (1) | | | |

Los números entre paréntesis indican el nº absoluto de individuos.

Cuadro II. Distribución de frecuencias (Selección recurrente, N=21).

| CICLOS | | 1º | 2º | 3º | 4º | 5º | |
|-------------|---------------------------------|------------|-------------------------------|-------------|-------------|-------------|------|
| CRUCES | CLASE | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | |
| Padres | 4 | 97,6 | 74,42 | 29,55 | 43,59 | 43,18 | |
| | 5 | 2,4 (1) | 18,6 | 54,55 | 53,85 | 38,64 | |
| | 6 | | 6,98 | 13,63 | 2,56 | 15,91 | |
| | ♂ _L × ♀ _σ | 7 | D ₁ | | 2,27 | | 2,27 |
| | | | | | | | |
| Madres | 4 | 97,4 | 76,83 | 50 | 54,06 | 46,83 | |
| | 5 | 2,6 | 15,85 | 30,30 | 32,43 | 41,77 | |
| | 6 | | 6,10 | 15,15 | 13,51 | 10,13 | |
| | ♂ _σ × ♀ _L | 7 | D ₂ | 1,22 | 4,55 | | 1,27 |
| | | | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ |
| Hijos de | 4 | 99,13 97,4 | 93,62 83,12 | 70,97 58,91 | 80,67 50,50 | 93,67 72,91 | |
| | 5 | 0,87 2,6 | 4,6 12,86 | 18,36 19,55 | 18,21 42,12 | 6,08 21,52 | |
| | 6 | | 2,32 4,00 | 10,42 21,04 | 1,12 7,13 | 0,25 5,32 | |
| | ♂ _L × ♀ _σ | 7 | D ₃ D ₄ | | 0,25 0,50 | | 0,25 |
| | | 8 | | | | | |

Cuadro II. Distribución de frecuencias (Selección recurrente, N-21).(Continuación).

| CICLOS | | 1º | 2º | 3º | 4º | 5º |
|---|-------|-------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| CRUCES | CLASE | ♂ - ♀ | ♂ - ♀ | ♂ - ♀ | ♂ - ♀ | ♂ - ♀ |
| Hijos de ♂ ₀ × ♀ _L | 4 | 99,47 99,2 | 92,27 91,12 | 81,60 74,62 | 56,57 41,89 | 92,21 78,66 |
| | 5 | 0,53 0,8 | 6,76 7,11 | 11,04 11,93 | 33,74 43,33 | 7,29 19,18 |
| | 6 | | 0,97 1,71 | 7,06 12,53 | 9,69 13,91 | 0,50 2,46 |
| | 7 | D ₅ D ₆ | | 0,30 0,61 | 0,87 | |
| | 8 | | | | | |
| Padres selec- cionados ♂ _L × ♀ _L | 4 | 100 100 | 57,14 75,00 | 20 55 | 41,67 41,67 | 35,71 37,04 |
| | 5 | D ₇ D ₈ | 28,57 21,43 | 60 25 | 58,33 37,5 | 42,86 51,85 |
| | 6 | | 14,29 3,57 | 20 15 | 20,83 | 21,43 11,11 |
| | 7 | | | | | |
| Hijos de ♂ _L × ♀ _L | 4 | 90,98 75,28 | 74,78 67,32 | 69,41 55,59 | 80,11 48,43 | 70,80 40,77 |
| | 5 | 7,36 17,47 | 19,44 19,13 | 25,71 28,88 | 16,61 37,81 | 24,56 38,74 |
| | 6 | 1,66 6,69 | 5,25 11,91 | 4,88 14,71 | 3,10 12,72 | 4,42 18,47 |
| | 7 | D ₉ 0,37 | 0,53 1,1 | 0,82 | 0,18 0,87 | 0,22 1,35 |
| | 8 | 0,19 D ₁₀ | 0,54 | | 0,17 | 0,67 |

Cuadro III. Distribución de frecuencias (Selección recurrente, S-27).

| CICLOS | | 1º | 2º | 3º | 4º | 5º |
|----------|--------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|---------|
| CRUCES | CLASES | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ |
| Padres | 4 | 97,22 | 97,61 | 100 | 100 | 100 |
| | 5 | 2,77 (1) | 2,38 (1) | | | |
| | 6 | | | | | |
| Madres | 4 | 98,03 | 96,96 | 97,18 | 100 | |
| | 5 | 1,96 (1) | 3,03 (1) | 2,82 (2) | | |
| | 6 | | | | | |
| Hijos de | | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ | ♂-♀ |
| | 4 | 100 99,11 | 99,69 99,69 | 99,68 97,46 | 99,64 98,23 | 100 100 |
| | 5 | 0,88 (2) | 0,30 (1) 0,30 (1) | 0,32 (1) 1,58 (5) | 0,35 (1) 0,71 (2) | |
| | 6 | | | 0,95 (5) | 1,06 (3) | |
| Hijos de | 4 | 100 98,85 | 100 98,71 | 98,29 98,87 | 100 100 | 100 100 |
| | 5 | 1,15 (3) | 1,28 (2) | 1,43 (5) 1,12 (4) | | |
| | 6 | | | 0,28 (1) | | |
| Padres | 4 | 100 96,77 | 100 100 | 100 100 | 100 100 | 100 100 |
| | 5 | 3,22 (1) | | | | |
| | 6 | | | | | |
| Hijos de | 4 | 97,95 96,12 | 100 99,36 | 99,14 100 | 100 99,27 | 100 100 |
| | 5 | 1,79 3,62 | 1,22 | 0,85 (1) | 0,73 (1) | |
| | 6 | 0,26 (1) 0,26 (1) | 0,64 | | | |

NUEZ Y COL.: RESPUESTA A LA SELECCION DE UN CARACTER CANALIZADO.

La naturaleza de las distribuciones se aproxima, en todos los casos, a la ley de Poisson, si bien la frecuencia de la clase 4 está más abultada de lo que cabría esperar según esta ley.

Medias y varianzas fenotípicas.

Con selección combinada (fig. 1), se observa un rápido aumento de la media; mayor en hembras que en machos y mayor en la línea N-21 que en la S-27. Las varianzas crecen de un modo similar; la forma de las curvas es análoga si se tienen en cuenta las diferentes escalas. Este paralelismo es una consecuencia del carácter aproximadamente de Poisson de las distribuciones.

En los cruces de prueba de las líneas sometidas a RST (fig. 3) se observa un incremento en las tres primeras generaciones, seguido de un rápido descenso en las generaciones últimas. El comportamiento del cruce $\sigma_L \times \sigma_0$ y el de su recíproco $\sigma_0 \times \sigma_L$ son similares; los aumentos iniciales son mucho mayores en la línea N-21 que en la S-27. De forma análoga a lo indicado para la selección combinada, la evolución de las varianzas es altamente coincidente.

En los cruces dentro de estirpe de las líneas sometidas a RST (fig. 2) se observa, una vez más, la gran diferencia de respuesta entre líneas; frente a la suave pero continua respuesta de la línea N-21, la prácticamente nula respuesta de la S-27. Las medias de los cruces dentro de estirpe son superiores a las de las descendencias de prueba; y las obtenidas con la selección combinada, superiores a las de la RST (fig. 4).

Heredabilidades.

La heredabilidad muestra un gran erratismo (cuadro IV) y la encontrada en las líneas sometidas a selección combinada es superior a la correspondiente a RST.

Fig.1. Selección combinada, medias y varianzas.

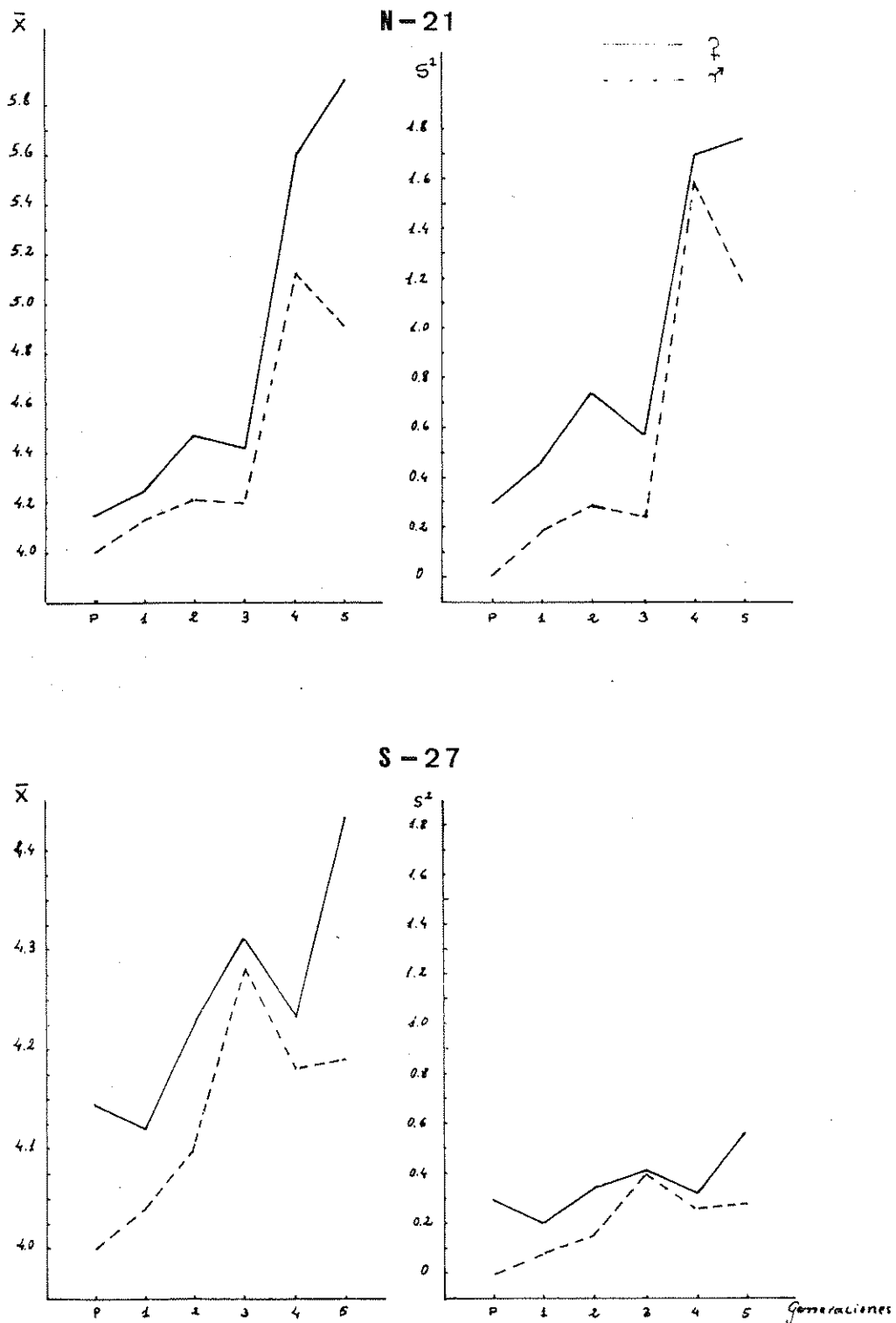


Fig. 2. Selección recurrente específica, cruces dentro de estirpe.

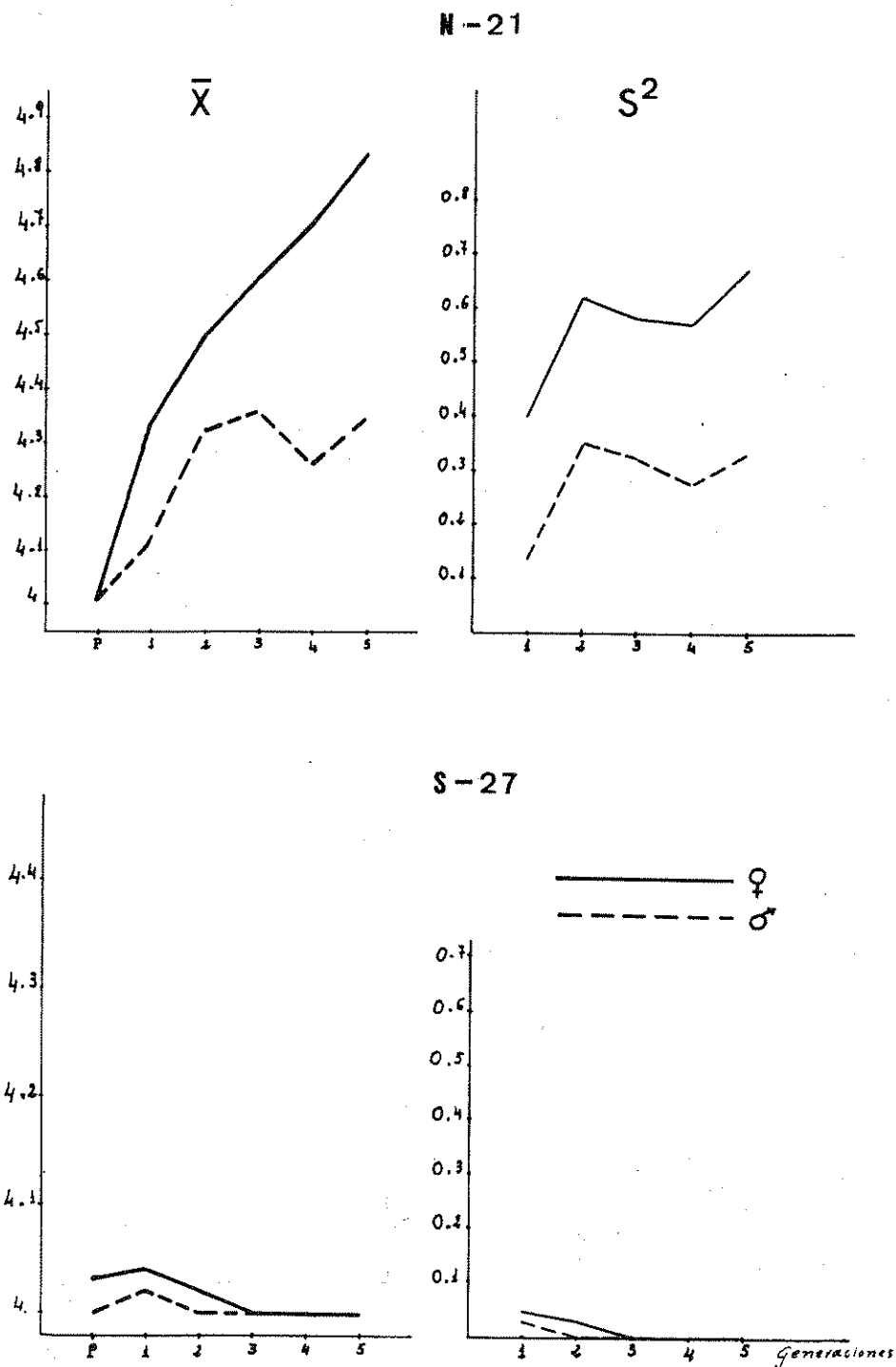


Fig. 3. Selección recurrente específica, cruces de prueba.

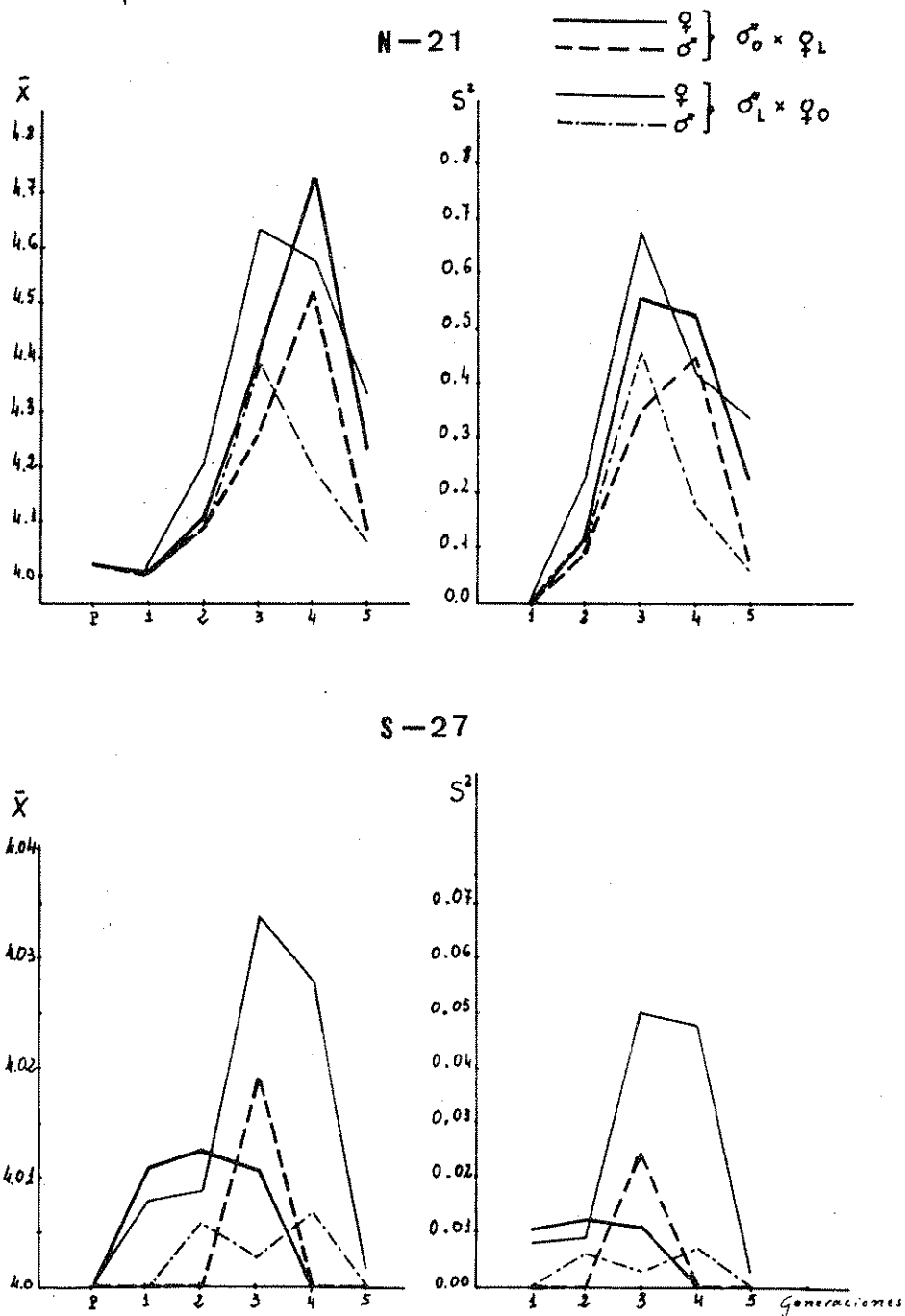
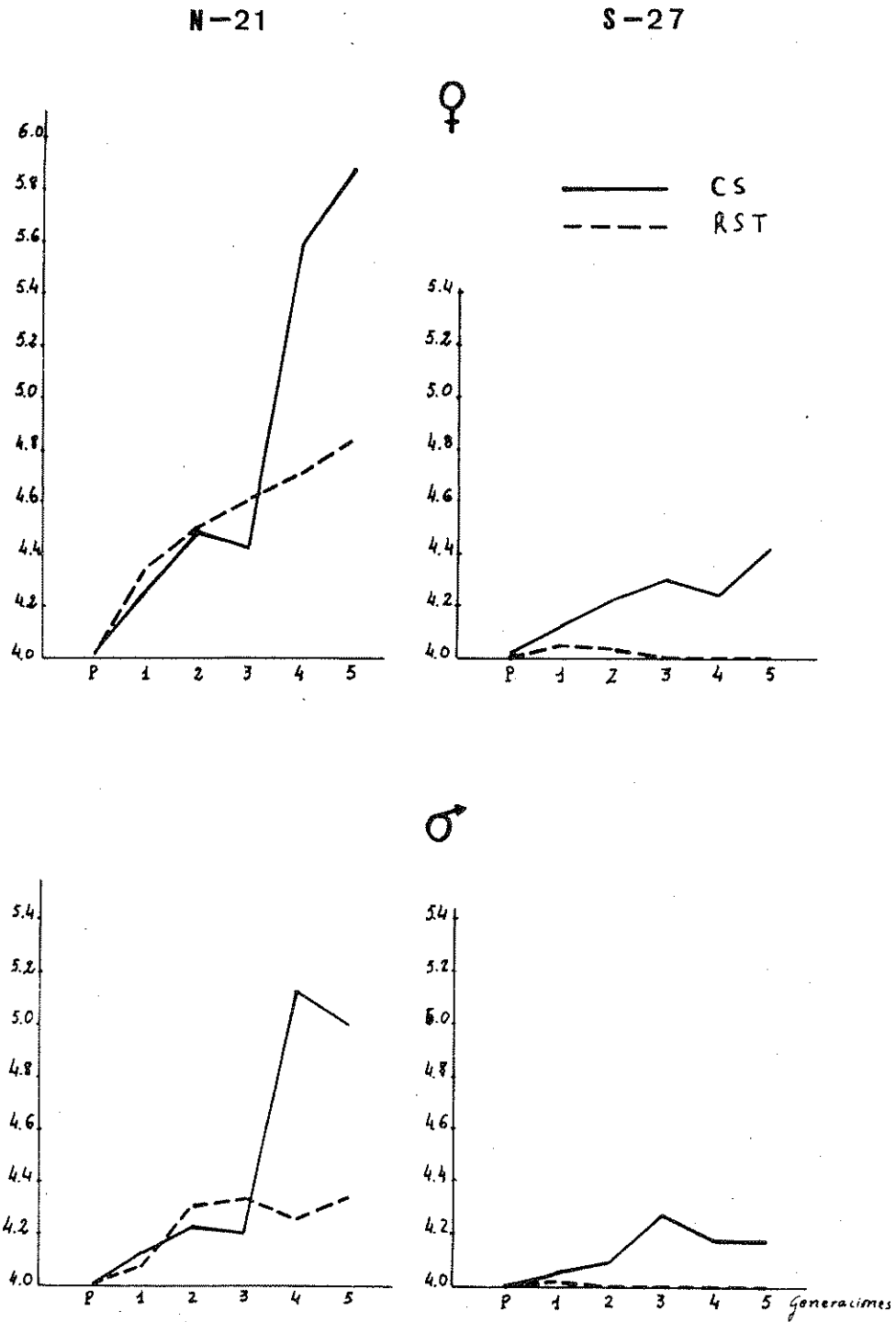


Fig. 4. Comparación entre medias.



Cuadro IV. Estimás de la heredabilidad por correlación intraclase.

| Tipo de selección | Línea | Sexo | Ciclo | | | | | |
|-------------------|------------|---------|------------|------|------|------|------|------|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| C.S. | Línea N-21 | Hembras | 0,72 | 0,76 | 0,37 | 0,37 | 0,40 | |
| | | Machos | 0,25 | 0,27 | 0,01 | 0,40 | 0,53 | |
| | Línea S-27 | Hembras | -- | 0,73 | 0,59 | 0,19 | 0,22 | |
| | | Machos | 0,39 | 0,71 | 0,17 | 0,02 | 0,52 | |
| R.S.T. | Línea N-21 | hembras | vía padres | 0,15 | 0,33 | 0,10 | 0,33 | 0,19 |
| | | | vía madres | 0,62 | 0,16 | 0,39 | 0,17 | 0,29 |
| | | machos | vía padres | 0,30 | 0,07 | 0,10 | -- | 0,05 |
| | | | vía madres | 0,05 | 0,45 | -- | 0,28 | 0,48 |
| | Línea S-27 | hembras | vía padres | 0,20 | -- | -- | 0,49 | -- |
| | | | vía madres | -- | 0,19 | -- | -- | -- |
| | | machos | vía padres | 0,23 | -- | 0,03 | -- | -- |
| | | | vía madres | -- | -- | -- | -- | -- |

Discusión

La selección RST se ha mostrado poco eficaz para aumentar el número de macroquetas dorsocentrales en nuestras poblaciones. Las mayores respuestas se han encontrado precisamente en los medios y sexo donde el carácter se expresa en mayor grado. Las respuestas han sido mucho mayores utilizando selección combinada con control de ambos sexos. La causa fundamental de esta falta de respuesta debe buscarse en la concurrencia simultánea de dos factores: la peculiar naturaleza de la línea Oregón y la fuerte canalización del carácter en la región de cuatro macroquetas. Los descendientes de los cruces de la línea de selección con la línea probadora muestran menor expresión del carácter que la observada entre los descendientes de los individuos seleccionados (figs. 3 y 2). Análogamente ocurre con la variación del carácter. Estos hechos pueden explicarse asumiendo que en la línea Oregón la frecuencia de genes para mayor número de macroquetas dorsocentrales es muy baja (Verdejo y col. (21)) con lo que los descendientes de los cruces con la línea probadora deberían mostrar menor expresión del carácter que sus padres de la línea de selección. La valuación del valor genotípico medio de estas descendencias se encuentra ahora oscurecida por la existencia de una fuerte canalización en cuatro macroquetas dorsocentrales. La existencia de esta región de canalización ha sido constatada implícita o explícitamente por prácticamente todos los investigadores del campo (Mc Dowell (9,10); Reeves (16); Mensua (11, 12); Rubio (18); Gutiérrez y col. (4); Ramírez y col. (15)). En consecuencia, las diferencias genéticas existentes entre los padres, amortiguadas en sus descendencias con la línea Oregón, se encuentran "tapadas" por la canalización, resultando que padres con distinto valor genotípico para el número de macroquetas dorsocentrales podría mostrar igual valor fenotípico en sus descendencias. De este modo la elección de reproductores con RST se efectuaría casi al azar. La selección basada en valores individuales y familiares (selección combinada) permitiría detectar mayores diferencias que la efectuada cruzando dichos individuos sobre la base de los promedios de sus descendientes (RST), con lo que el diferencial de selección aplicable en el primer caso será mayor y, por tanto, la respuesta encontrada.

Dada la importancia que estos dos factores (naturaleza genética de la línea Oregón y canalización) tienen sobre la efectividad de la RST, conviene señalar ciertos hechos estudiados fuera del presente trabajo (Verdejo (20)):

19. Naturaleza genética de la línea Oregón. Se trata de una línea altamente consanguínea. No se observa variación para el carácter nº de macroquetas dorsocentrales, pues todos los individuos muestran 2 + 2 macroquetas.

Análisis de componentes de la varianza indican que ni los autosomas ni el cromosoma sexual de la línea Oregón generan una componente de varianza aditiva significativa. Por el contrario, el cromosoma sexual parece tener una gran importancia interactuando con los cromosomas de la línea de selección; así como su presencia en los machos parece reducir considerablemente la sensibilidad a las perturbaciones ambientales, entre las que se incluyen las interacciones genotipo-medio. Este extraño comportamiento del cromosoma sexual X_0 ha podido ser interpretado al haberse detectado la posible existencia de un sistema genético supresor en dicho cromosoma (Nuez y Serra (14)). La existencia de este sistema supresor podría ser un factor adicional que explicase el bajo nivel de expresión del carácter así como la pequeña variabilidad observable en los descendientes de los cruces prueba.

29. Canalización. Su existencia condiciona fuertemente los resultados encontrados. Latter (8) y otros investigadores han subrayado las implicaciones de la existencia de variabilidad genética canalizada para comprender las barreras a la selección. Adicionalmente a este efecto, ya comentado con cierto detalle más arriba, perturba considerablemente las distribuciones de frecuencias. Su efecto de enmascarar la variabilidad genética en la región de cuatro macroquetas dorsocentrales, creemos que es la causa principal de que la variabilidad genética normal subyacente se exprese fenotípicamente según la ley de Poisson. Al aumento significativo de la frecuencia de las clases sin quetas extras, sobre lo que cabría esperar según la ley de los sucesos raros, podría contribuir el sistema supresor del cromosoma X_0 .

Otro factor clave que condiciona la respuesta a la selección así como la expresión y variabilidad del carácter, es el medio. Como puede observarse en las figuras 1 y 2 el nivel de expresión y la variabilidad es mucho menor en el medio S-27 que en el N-21. En consecuencia el diferencial de selección aplicable es mucho menor, con lo que disminuye considerablemente la respuesta a la selección. Este factor debe ser considerado en adición a la naturaleza genética de la línea Oregón y a la existencia de canalización de modo que el medio S-27 restringe aún más fuertemente la aparición de variantes en los descendientes del cruce con el probador, lo que impide seleccionar de forma adecuada los individuos que van a mantener la línea. Así, en la figura 4 puede observarse

que no existe respuesta a la selección RST en S-27, mientras que utilizando selección combinada existe una respuesta significativa, si bien es mucho menor que la que se obtiene seleccionando en N-21.

Falconer(3), sobre la base de experimentos con ratón, sugirió que podría ser ventajoso practicar la selección en un ambiente desfavorable para la expresión del carácter. Sobre la base de esta idea Beardmore and Kramer (1) realizaron selección para mayor y menor número de quetas abdominales del quinto esternito en líneas cultivadas a 22 y 28º C. Encontraron que la respuesta a la selección fue mayor en el ambiente cuyo efecto actuaba contrariamente a la selección; esto es, 28º C para la línea alta y 22º C para la línea baja. Estos resultados están en clara contraposición con lo encontrado por nosotros, posiblemente como consecuencia de la acción excesivamente enérgica del medio S-27 y de su interacción con la canalización y naturaleza de la línea Oregón.

Bibliografía

1. Beardmore, J.A. y W. Kramer. Selection responses in different environments. D.I.S., 41, 75-76 (1966).
2. Cress, C.R. A comparison of recurrent selection systems. Genetics (Princeton) 54, 1371-9(1966).
3. Falconer, D.S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh - London: Oliver and Boyd (1960).
4. Gutiérrez, A., M. Baselga y F. Nuez. Selección combinada múltiple en varios medios para mayor número de macroquetas dorsocentrales en D. melanogaster (II). XIV Jornadas de genética luso-españolas (Córdoba), 27-29 septiembre 1978).
5. Hill, W.G. Theory of limits to selection with line crossing. En Biometrics, t. 1. Mathematical topics in quantitative genetics (ed. K. Kojima) pp. 210-40. Springer, Berlín (1970).
6. Hull, E.H. Recurrent selection and specific combining ability in corn. J. Am. Soc. Agron. 37, 134-145 (1945).

NUEZ Y COL.: RESPUESTA A LA SELECCION DE UN CARACTER CANALIZADO.

7. Khadzminov, M.I. y V.P. Gusev. Results of the first cycle of recurrent selection for high specific combining ability in a maize synthetic. In Results of work on maize breeding and genetics (I). Krasnodar, URSS, 272 pp. Institut Sel'skogo Khozgaistva, Krasnodar, URSS (1979).
8. Latter, B.D.H. Barriers to response in selection for scutellar bristle number in Drosophila. Genetics, 60, 19855(Abstr.).(1968).
9. Mac Dowell, E.C. Bristle inheritance in Drosophila. I. Extra bristles. J. Exp. Zool. 19, 61-98 (1915).
10. Mac Dowell, E.C. Bristle inheritance in Drosophila. II. Selection. J. Exp. Zool. 23, 109-146 (1917).
11. Mensua, J.L. Antagonistic temperature effect on average number of bristles in D. melanogaster. D.I.S. 41, 108-109 (1966).
12. Mensua, J.L. Estudio genético de la variabilidad de un carácter que se manifiesta según un modelo. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. (1969).
13. Nordskog, A.W. The evolution of animal breeding practices-comercial and experimenta. World's Poultry Science Journal, vol. 22, nº 3.
14. Nuez, F. y V. Serra. Control genético de la canalización. Conferencia pronunciada en los III Seminarios Interfacultativos de Biología (Valencia, 2. dic. 1980).
15. Ramírez, R., M. Baselga y F. Nuez. Selección combinada múltiple en varios medios para mayor nº de macroquetas dorsocentrales en Drosophila melanogaster (I). XIV Jornadas de Genética Luso-españolas (Córdoba, 27-29 septiembre 1978.).
16. 16. Reeves, E.M. The inheritance of extra bristles in Drosophila melanogaster Meig. Univ. Calif. Publ. Zool 13, 495-515 (1916).
17. Rendel, J.M. Canalisation and selection. In: Thompson, J.N. y J.M. Thoday (Eds) 1979. Quantitative Genetic Variation. pp. 139-156. Academic Press. (1979).
18. Rubio, J. Selección estabilizadora y canalizadora en las quetas de Drosophila. Universidad de Barcelona (1971).

19. Sprague, G.F. Corn breeding. In: Corn and corn improvement. pp. 221-292. Academic Press (1955).
20. Verdejo, C. Análisis de la variación y respuesta a la selección recurrente para aumentar el nº de macroquetas dorsocentrales en D. melanogaster en ambientes específicos. Tesina de licenciatura. Fac. de Ciencias Biológicas de Valencia (1980).
21. Verdejo, C., V.S. Fajarnés y F. Núez. Respuesta a la selección recurrente por A.C.E. en D. melanogaster para aumentar el nº de macroquetas dorsocentrales. XV Jornadas de Genética luso-españolas. (Lisboa, 26-28 septiembre 1979).
22. Walejko, R.N. Evaluation of progress in recurrent selection for specific combining ability in two open-pollinated maize (Zea mays L.) varieties. Dissertation Abstracts International B, 57 (11) 5479 B. Iowa State Univ., Ames., USA.