

**ESTIMACION DE COMPONENTES DE VARIANZA EN CRUCES  
ENTRE ESTIRPES. II. EJEMPLOS DE APLICACION.**

(ESTIMATION OF VARIANCE COMPONENTS ASSOCIATED WITH CROSSING OF STRAINS.  
II. APPLICATIONS).

por

Nuez, F. y C. Verdejo

Departamento de genética. Universidad Politécnica de Valencia (España).

Palabras clave: Varianza. Componentes. Cruzamientos. Genética. Diferenciación. Selección.

Key words: Variance. Components. Cross breeding. Genetics. Differentiation. Selection.

Summary

The models developed in the previous paper of this series were applied to two strains of D. melanogaster, studying the DCM system re-channelled in the strongly range from 4 to 8 macrochaetae. A very high genetic differentiation exists between both strains. The Oregon line shows practically no genetic variation, although its X chromosome clearly interacts with the X-chromosome of the L line. The additive contribution of the L line sexual chromosome to the cross variability has a similar weight to the autosomal ones. A higher environmental variability in females than in males is also noted. Nevertheless, some of these effects could be due to the existence of scale effects between sexes.

Resumen

Los modelos desarrollados en el primer trabajo de esta serie se aplican a dos estirpes de D. melanogaster, estudiando el sistema de macroquetas dorsocentral en la región fuertemente canalizada entre 4 a 8 que-  
tas.

Existe una alta diferenciación genética entre ambas estirpes. La

Recibido para publicación el 27-1-1981.

NUEZ Y VERDEJO: COMPONENTES DE VARIANZA EN CRUCES. II. EJEMPLOS.

línea Oregon prácticamente no muestra variación genética, si bien su cromosoma sexual X interacciona claramente con el cromosoma X de la estirpe L. La contribución aditiva del cromosoma sexual de la estirpe L a la variabilidad del cruce es de una magnitud similar a la aditiva autosómica. También se observa una variabilidad ambiental en hembras mayor que en machos. No obstante, parte de estos fenómenos pueden ser debidos a la existencia de efectos de escala entre sexos.

---

En este trabajo vamos a aplicar los métodos desarrollados en la parte I de esta serie (16) a estirpes de D. melanogaster. El carácter estudiado es el número de macroquetas dorsocentrales (DCM). Se trata de establecer la contribución relativa de dichas estirpes a la estructura genética de la variación que presentan las poblaciones derivadas de su cruce. Con ello puede tanto caracterizarse el comportamiento de las estirpes frente al cruce, como obtener información básica para comprender la respuesta a la selección recurrente (RST) cuando se utiliza una de ellas como probadora. Por otra parte, hasta donde nosotros sabemos, no existen estudios detallados de la partición de la varianza fenotípica para DCM. Sí que existen diversos estudios de partición con otros sistemas de quetas: abdominales (23, 2, 25, 26 y 5), esternopleurales y coxales (26 y 4), escutelares (17 y 13), etc., aunque generalmente se trata de estudios dentro de estirpe. Los exhaustivos trabajos de Rendel, Fraser y otros (19, 6, 10, 22, 11, 7, 8, 20, 9 y 21) sobre quetas escutelares han demostrado que la base genética de la respuesta a la selección es extremadamente compleja, interactuando genes mayores, modificadores y genes reguladores. En el sistema dorsocentral no se dispone de investigaciones similares. Mensua (15), utilizando el análisis cromosómico, llega a la conclusión de que el genotipo polímero para DCM está repartido por todo el genoma, aunque fundamentalmente se concentra en los autosomas II y III. Creemos que los datos aquí presentados pueden también contribuir a un mejor entendimiento de este sistema genético.

#### Material y métodos

Se han utilizado dos estirpes o líneas de D. melanogaster. La estirpe L se fundó a partir de un gran número de hembras de campo fecundadas,

NUEZ Y VERDEJO: COMPONENTES DE VARIANZA EN CRUCES. II. EJEMPLOS.

capturadas en Cheste (Valencia). La línea 0 procede de Roseburg (Oregón, U.S.A.).

Las macroquetas dorsocentrales, cuyo número constituye el carácter bajo estudio (DCM), se encuentran situadas en el mesonoto dorsal, formando dos pares, uno a cada lado del cuerpo. Dentro de cada par, una se halla adelantada (dorsal anterior) respecto de la otra (dorsal posterior). Este número y modelo de desarrollo es constante en todas las especies del género Drosophila, a excepción de D. polychaeta. En nuestras estirpes, todos los individuos de la línea Oregón presentan estas 4 quetas, no apareciendo variación a nivel fenotípico. También era exigua la variación observable en la población fundadora de la línea L. Solamente el 2,5 p.100 de individuos de cada sexo mostraban una queta extra: dos a un lado del cuerpo y tres al otro. Sin embargo, al ser sometida la estirpe L a selección fue aumentando el número medio de quetas, apareciendo individuos con 2, 3 y 4 quetas extras.

La estirpe L se sometió a selección recurrente (RST), utilizando la línea Oregón como probadora. En cada ciclo se prueban al cruce 45 machos de la estirpe L, apareando cada macho con 2 hembras de la línea 0 (cruces  $\sigma_L \times \phi_0$ ). De forma análoga se cruzan 45 machos Oregón con 90 hembras L, apareando cada macho 0 con dos hembras L (cruces  $\sigma_0 \times \phi_{+L}$ ). en cada familia de madre se cuenta el carácter en 5 hijos y 5 hijas. Cada uno de los 9 machos L que han dado mayores valores medios en sus descendencias se aparean con 2 hembras elegidas al azar entre las 9+9 de mejor comportamiento al cruce. De estas 18 descendencias se cuentan 5 hembras y 5 machos. Utilizando todas las hembras contadas y 2,5 machos (2 ó 3) por tubo, se efectúan los cruces de prueba del segundo ciclo de selección. Las poblaciones híbridas estudiadas aquí corresponden a ambos cruces de prueba de 5 ciclos de selección RST.

El cultivo se ha realizado en condiciones de no competencia, medio alimenticio usual y temperatura de 21º C. Los métodos de análisis y modelos interpretativos han sido pormenorizados en la parte I de esta serie (16). Para facilitar la referencia a las tablas allí expuestas (1 a 8), las de esta II parte se numeran a continuación (9 al 17). Los números (1) a (9) también hacen referencia a las fórmulas de estimación desarrolladas allí.

## Resultados y discusión

### 1. Estimaciones mediante diseños jerárquicos.

#### 1.1. Caso en que una línea esté fijada.

Puesto que todos los individuos de la línea Oregón-R presentan el mismo número de DCM, dos anteriores y dos posteriores, puede asumirse que la variación genética existente dentro de la línea Oregón 0 es despreciable frente a aquella de la línea de selección L. Bajo esta hipótesis el diseño jerárquico triple (padre, madres dentro de padre, varios hijos dentro de madre) se reduce a uno doble (cruce, hijo dentro de cruce), pues cruzar con individuos distintos de la línea Oregón equivale genéticamente a cruzar con un mismo individuo. No es posible distinguir entre familias de medios hermanos y familias de hermanos completos y la varianza entre cruces equivale a la covarianza entre hermanos completos. Los análisis de varianza correspondientes se resumen en el cuadro IX. Para cada ciclo, cruce y sexo se realiza un ANOVA, representando  $n_0$  el coeficiente de  $\sigma_{SxD}^2$  en la expresión  $E(CM_{SxD}) = \sigma_W^2 + n_0 \sigma_{SxD}^2$ ;  $\sigma_{SxD}$ , la varianza entre cruces; y  $\sigma_W^2$ , la varianza dentro de cruces.

Utilizando las fórmulas (7), (8) y (9) se han estimado las varianzas genotípicas, ambiental y fenotípica (cuadro X). También se ha calculado la proporción de varianza genética respecto a la fenotípica

$$h^2 = \frac{2 \sigma_{SxD}^2}{\sigma_{SxD}^2 + \sigma_W^2}$$

y hallado un intervalo de confianza para la misma, utilizando el método de Bogyo y Becker (1), modificado para hermanos completos. Se observa gran fluctuación para este parámetro a lo largo de las generaciones; los valores promedio oscilan entre 0 y 0,25; y los individuales, entre 0 y 0,5.

Cuadro IX. Análisis de varianza asumiendo que la línea Oregon está fijada

		Modelo: $X_{ij} = \mu + (SxD)i + \epsilon_{j(i)}$							
		G.L.		C.M.		Componentes de varianza			
Ciclo	Cruce	Sexo	GL <sub>SxD</sub>	GL <sub>W</sub>	CM <sub>SxD</sub>	CM <sub>W</sub>	n <sub>0</sub>	$\sigma^2_{SxD}$	$\sigma^2_W$
1	$\sigma^{\nearrow}_L \times \sigma^{\searrow}_0 + \sigma^{\nearrow}_0$	$\frac{0}{+}$	41	313	0.0334	0.0236	8.4364	0.0012	0.0236
		$\frac{0}{\sigma}$	41	312	0.0087	0.0115	8.4117	-0.0003	0.0115
	$\sigma^{\nearrow}_0 \times \sigma^{\searrow}_L + \sigma^{\nearrow}_L$	$\frac{0}{+}$	75	300	0.0077	0.0080	4.9468	-0.0001	0.0080
		$\frac{0}{\sigma}$	75	299	0.0052	0.0054	4.9336	-0.00003	0.0054
2	$\sigma^{\nearrow}_L \times \sigma^{\searrow}_0 + \sigma^{\nearrow}_0$	$\frac{0}{+}$	41	308	0.4062	0.2122	8.3168	0.0233	0.2122
		$\frac{0}{\sigma}$	41	298	0.1696	0.1222	8.0792	0.0059	0.1222
	$\sigma^{\nearrow}_0 \times \sigma^{\searrow}_L + \sigma^{\nearrow}_L$	$\frac{0}{+}$	81	327	0.1690	0.1162	4.9878	0.0106	0.1162
		$\frac{0}{\sigma}$	81	327	0.1436	0.0893	4.9878	0.0109	0.0893
3	$\sigma^{\nearrow}_L \times \sigma^{\searrow}_0 + \sigma^{\nearrow}_0$	$\frac{0}{+}$	43	360	0.7068	0.6816	9.1734	0.0027	0.6816
		$\frac{0}{\sigma}$	43	359	0.3391	0.4794	9.1506	-0.0153	0.4794
	$\sigma^{\nearrow}_0 \times \sigma^{\searrow}_L + \sigma^{\nearrow}_L$	$\frac{0}{+}$	65	261	0.5742	0.5640	4.9541	0.0021	0.5640
		$\frac{0}{\sigma}$	65	260	0.3103	0.3641	4.9390	-0.0109	0.3641
4	$\sigma^{\nearrow}_L \times \sigma^{\searrow}_0 + \sigma^{\nearrow}_0$	$\frac{0}{+}$	38	463	1.0356	0.3696	12.802	0.0520	0.3696
		$\frac{0}{\sigma}$	38	318	0.2550	0.1792	9.1209	-0.0083	0.1792
	$\sigma^{\nearrow}_0 \times \sigma^{\searrow}_L + \sigma^{\nearrow}_L$	$\frac{0}{+}$	73	617	1.5624	0.4182	9.3092	0.1229	0.4182
		$\frac{0}{\sigma}$	73	444	0.9952	0.3620	6.9863	0.0906	0.3620
5	$\sigma^{\nearrow}_L \times \sigma^{\searrow}_0 + \sigma^{\nearrow}_0$	$\frac{0}{+}$	43	351	0.7701	0.2909	8.9667	0.0534	0.2909
		$\frac{0}{\sigma}$	43	351	0.0904	0.0638	8.9667	0.0030	0.0638
	$\sigma^{\nearrow}_0 \times \sigma^{\searrow}_L + \sigma^{\nearrow}_L$	$\frac{0}{+}$	78	336	0.3903	0.1917	5.2512	0.0378	0.1917
		$\frac{0}{\sigma}$	78	318	0.0909	0.0828	5.0253	0.0016	0.0828

Cuadro X. Variabilidad de la población híbrida asumiendo que la línea Oregon está fijada.

Ciclo	Cruce	Sexo	$V_P$	$V_G$	$V_E$	$h^2$	In.de confianza $P(a \leq h^2 \leq b) = 0.95$	
							a	b
1	$\sigma_{L \times O}^2$	♀	0.0248	0.0024	0.0224	0.0938	-0.0104	0.2699
		♂	0.0112	-0.0006	0.0118	-0.0613	-0.1246	0.0527
	$\sigma_{O \times L}^2$	♀	0.0079	-0.0002	0.0081	-0.0163	-0.1334	0.1573
		♂	0.0053	-0.0001	0.0054	-0.0122	-0.1305	0.1628
2	$\sigma_{L \times O}^2$	♀	0.2355	0.0466	0.1889	0.1981	0.0682	0.4083
		♂	0.1281	0.0118	0.1163	0.0917	-0.0154	0.2721
	$\sigma_{O \times L}^2$	♀	0.1268	0.0212	0.1056	0.1669	0.0183	0.3758
		♂	0.1002	0.0218	0.0784	0.2173	0.0610	0.4340
3	$\sigma_{L \times O}^2$	♀	0.6843	0.0054	0.6789	0.0080	-0.0570	0.1105
		♂	0.4641	-0.0306	0.4947	-0.0661	-0.1210	0.0339
	$\sigma_{O \times L}^2$	♀	0.5660	0.0041	0.5619	0.0073	-0.1142	0.1861
		♂	0.3532	-0.0218	0.3750	-0.0617	-0.1700	0.1010
4	$\sigma_{L \times O}^2$	♀	0.4216	0.1040	0.3176	0.2468	0.1305	0.4376
		♂	0.1874	0.0166	0.1780	0.0888	-0.0084	0.2545
	$\sigma_{O \times L}^2$	♀	0.5411	0.2458	0.2953	0.4543	0.3070	0.6552
		♂	0.4525	0.1812	0.2713	0.4005	0.2456	0.6110
5	$\sigma_{L \times O}^2$	♀	0.3442	0.1068	0.2374	0.3104	0.1617	0.5420
		♂	0.0668	0.0060	0.0608	0.0889	-0.0095	0.2565
	$\sigma_{O \times L}^2$	♀	0.2295	0.0756	0.1539	0.3294	0.1625	0.5548
		♂	0.0844	0.0032	0.0812	0.0380	-0.0875	0.2214

Tabla XI. Diferencias de varianza entre sexos (línea 0 fijada).

Tipo de diferencia	Ciclo	Cruces	
		$\sigma_L \times \frac{0}{+0}$	$\sigma_0 \times \frac{0}{+L}$
$V_P(\frac{0}{+}) - V_P(\sigma)$	C-1	0.0136	0.0026
	C-2	0.1074	0.0266
	C-3	0.2202	0.2128
	C-4	0.2342	0.0886
	C-5	0.2774	0.1451
$V_G(\frac{0}{+}) - V_G(\sigma)$	C-1	0.0024	-----
	C-2	0.0348	-0.0006
	C-3	0.0054	0.0041
	C-4	0.0875	0.0646
	C-5	0.1008	0.0724
$V_E(\frac{0}{+}) - V_E(\sigma)$	C-1	0.0106	0.0027
	C-2	0.0726	0.0272
	C-3	0.1842	0.1869
	C-4	0.1468	0.0240
	C-5	0.1766	0.0727

Nótese que:

1º. Cualquiera que sea el cruce, las varianzas fenotípica, genética y ambiental son mayores en las hembras que en los machos (tabla XI). Para cruces dentro de estirpe y microquetas escutelares en líneas con el mutante hairy, Scowcroft (24) encuentra situaciones similares. Lo mismo ocurre para la  $h^2$  en el cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$ . En el  $\sigma_0 \times \sigma_L$  ambos valores son muy similares. Estos resultados pueden explicarse sobre la base de nuestro modelo (tabla VI; I, Modelos) con tal de asumir que

$$\sigma_E^2(\sigma) > \sigma_E^2(\sigma) \rightarrow \Delta \sigma_E^2 > 0$$

$$V_L(L) \geq 0$$

$$V_D^0(L \times 0) > 0$$

$$\Delta \sigma_E^2 > V_L(L) + V_D^0(L \times 0)$$

2ª. Las diferencias en la varianza fenotípica entre sexos en el cruce  $\sigma_0 \times \sigma_L$  son menores que en el cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$ . Análogamente ocurre para las varianzas genética y ambiental (tabla XI). En dicha tabla se ha asignado el valor cero a aquellas varianzas  $V_G$  cuya estima fuera negativa. La tabla VI explica también este comportamiento para  $\Delta V_P$  y  $\Delta V_G$ , pero no para  $\Delta V_E$ , ya que la diferencia debería ser menor en el cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$  que en el recíproco, cosa que no ocurre. Una posible explicación reside en las diferentes constituciones genéticas de los machos, en ambos cruces. Representemos por A un juego de autosomas. Si bien las hembras tendrán la fórmula genética  $A_L A_0 + X_L X_0$  en ambos casos, los machos hijos del cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$  serán  $A_L A_0 + X_0$  mientras que los del recíproco llevarán un cromosoma  $X_L(A_L A_0 + X_L)$ . Si la presencia del cromosoma  $X_0$  en los machos redujese la sensibilidad a las perturbaciones ambientales,  $\Delta \sigma_E^2 = \sigma_E^2(\sigma) - \sigma_E^2(\sigma)$  debería ser mayor en el cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$  que en el recíproco, lo que permitiría explicar los resultados experimentales.

Igualando las diferencias de varianza observadas con las expresiones en función de los componentes causales de la variación (tablas VI, III y IV; I, Modelos), pueden obtenerse diversas estimas. Los resultados se resumen en la tabla XII.

No consideramos correcto obtener estimaciones mixtas a partir de ambos cruces, pues las condiciones en que se encuentran los cultivos de cada ciclo no son coincidentes. Por el contrario, la comparación entre sexos de un mismo cruce parece legítima, ya que hembras y machos se encuentran en los mismos tubos de cultivo.

Del análisis de la tabla XII resultan las siguientes conclusiones:

1ª. La variabilidad aportada por los cromosomas sexuales  $[V_L(L) + V_D(L \times O)]$  es una fracción importante de la variabilidad genética. Esta variabilidad parece crecer a lo largo del proceso selectivo.

2ª. La varianza de la interacción entre los cromosomas sexuales Oregon y de la línea, alcanza valores muy altos en los últimos ciclos de selección y es por tanto una fracción importante de la variabilidad sexual.

3ª. En el cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$  la variabilidad genética autosómica estimada como  $V_A(L) + V_D(L \times O) + R_I$  alcanza valores inferiores a los de la variabilidad sexual. En el cruce recíproco, la estima  $2\sigma_{S \times D}^2$  que incluye  $V_A(L) + V_D(L \times O) + R_I + 2V_M(L) + V_L(L)$  alcanza valores más altos que en el primero, y la diferencia no es explicable sobre la base de  $V_L(L)$ .

4ª. De modo consistente, las varianzas ambientales en las hembras son superiores a las de los machos y alcanzan valores muy altos. Estas diferencias en el cruce  $\sigma_L \times \sigma_0$  son más acusadas que en el recíproco.

### 1.2. Caso en que ambas estirpes presentan variación.

Si bien la línea Oregon no muestra variación a nivel fenotípico, se sabe que a nivel de 4 macroquetas dorsocentrales existe una fuerte canalización del carácter (15 y 18). Por tanto, cabría pensar que existiese una variación genética recíproca. Asumiendo que hay variación genética dentro de la línea Oregon, el diseño jerárquico permite descomponer la variación observable  $\sigma_T^2$  en tres componentes:

$\sigma_S^2$  : componente de la varianza debida a padres.

$\sigma_D^2$  : varianza entre madres del mismo padre.

$\sigma_W^2$  : varianza interna o sea entre hijos de la misma madre.

## NUEZ Y VERDEJO: COMPONENTES DE VARIANZA EN CRUCES. II. EJEMPLOS.

De modo que  $\sigma_T^2 = \sigma_S^2 + \sigma_D^2 + \sigma_W^2$ . Los valores encontrados para cada ciclo, cruce y sexo se indican en la tabla XIII. Las diferencias de componentes entre sexos

$$\Delta \sigma^2 = \sigma^2(Q) - \sigma^2(\sigma)$$

aparecen en la tabla XIV. Se observa:

1º. En el cruce  $\sigma_L \times Q_0$  las tres componentes de varianza son mayores en las hembras que en los machos. Análogamente ocurre en el cruce recíproco  $\sigma_0 \times Q_L$ , si bien en este caso resultan negativos los valores tanto de  $\sigma_S^2(Q)$  como de  $\sigma_S^2(\sigma)$ , con lo que esta diferencia no tiene sentido. Esta mayor variabilidad de las hembras es la que cabría esperar de ser válido nuestro modelo, con tal de que exista variabilidad ligada al sexo (tabla II; I. Modelos).

2º. Las diferencias correspondientes a la varianza interna son mayores que las correspondientes a la varianza entre padres y a la varianza entre madres, tanto en el cruce  $\sigma_L \times Q_0$  como en el recíproco  $\sigma_0 \times Q_L$ . También este resultado es fácilmente interpretable con nuestro modelo. Asumiendo que la resultante de las varianzas ambiental y de la interacción genotipo-medio sea mayor en hembras que en machos, resultaría que las diferencias de varianza interna entre sexos deberían ser en ambos cruces superiores a las diferencias de varianza entre madres, en consonancia con los hechos. La cuantía relativa de  $\Delta \sigma_W^2$  frente a  $\Delta \sigma_S^2$  se debe a la distinta magnitud de los diferentes efectos.

Tabla XII. Estimaciones de componentes (línea 0 fijada).

Ciclo	$\sigma_L^2 \times \frac{Q}{I_0}$						$\sigma_0^2 \times \frac{Q}{I_L}$					
	$V_L(L) + V_D^Q(L \times 0)$		$\Delta \sigma_E^2$		$V_A(L) + V_D(L \times 0) + R_I$		$V_D^Q(L \times 0)$		$\Delta \sigma_E^2$		$V_A(L) + V_D(L \times 0) + R_I + 2V_M + V_L(L)$	
	VA	VR	VA	VR	VA	VR	VA	VR	VA	VR	VA	VR
C-1	0.0012	4.69	0.0124	50.17	-----	-----	-----	-----	0.0026	32.98	-----	-----
C-2	0.0175	7.41	0.0900	38.22	0.0117	4.99	-----	-----	0.0272	21.47	0.0218	17.17
C-3	0.0027	0.40	0.2176	31.79	-----	-----	0.0041	0.73	0.2097	36.87	-----	-----
C-4	0.0437	10.37	0.1904	45.17	0.0166	3.95	0.0645	11.93	0.0239	4.42	0.1813	33.50
C-5	0.0505	14.66	0.2271	65.94	0.0059	1.72	0.0724	31.55	0.0727	31.68	0.0032	1.40
$\bar{x}$		7.51		46.26		3.55		14.74		25.49		17.36

VA = Valor absoluto de la componente; VR = 100 x VA/V<sub>p</sub>(Q).

Tabla XIII. Componentes de varianza asumiendo existencia de variación genética en la línea Oregón.

Modelo: $X_{ij} = \mu + S_i + D_j(i) + \epsilon_{k(i,j)}$						
Ciclo	Cruce	Sexo	$\sigma_S^2$	$\sigma_D^2$	$\sigma_W^2$	$\sigma_T^2$
1	$\sigma_L \times \sigma_0$	♀	-0.0016	0.0052	0.0212	0.0248
		♂	-0.0006	0.0004	0.0113	0.0112
	$\sigma_0 \times \sigma_L$	♀	-0.0003	0.0002	0.0080	0.0079
		♂	-0.0002	0.0001	0.0054	0.0053
2	$\sigma_L \times \sigma_0$	♀	0.0208	0.0048	0.2099	0.2355
		♂	0.0027	0.0059	0.1194	0.1280
	$\sigma_0 \times \sigma_L$	♀	-0.0074	0.0179	0.1162	0.1267
		♂	-0.0013	0.0122	0.0893	0.1002
3	$\sigma_L \times \sigma_0$	♀	0.0375	-0.0712	0.7181	0.6844
		♂	-0.0022	-0.0269	0.4932	0.4641
	$\sigma_0 \times \sigma_L$	♀	-0.0142	0.0160	0.5640	0.5659
		♂	0.0042	-0.0150	0.3641	0.3533
4	$\sigma_L \times \sigma_0$	♀	0.0377	0.0227	0.3613	0.4216
		♂	0.0076	0.0012	0.1787	0.1875
	$\sigma_0 \times \sigma_L$	♀	-0.0857	0.2076	0.4182	0.5401
		♂	-0.0443	0.1344	0.3620	0.4521
5	$\sigma_L \times \sigma_0$	♀	0.0473	0.0122	0.2848	0.3443
		♂	0.0037	-0.0015	0.0646	0.0668
	$\sigma_0 \times \sigma_L$	♀	-0.0003	0.0381	0.1917	0.2295
		♂	0.0022	-0.0006	0.0828	0.0844

Tabla XIV. Diferencias de componentes de varianza entre sexos. (Se asume variación en ambas estirpes).

Tipo de diferencia	Ciclo	Cruces	
		$\sigma_L^2 \times \frac{0}{+0}$	$\sigma_0^2 \times \frac{0}{+L}$
$\Delta \sigma_S^2$	C-1	-----	-----
	C-2	0.0181	-----
	C-3	0.0375	-0.0042
	C-4	0.0301	-----
	C-5	0.0436	-0.0022
$\Delta \sigma_D^2$	C-1	0.0048	0.0001
	C-2	-0.0011	0.0057
	C-3	-----	0.0160
	C-4	0.0215	0.0732
	C-5	0.0122	0.0381
$\Delta \sigma_W^2$	C-1	0.0099	0.0026
	C-2	0.0905	0.0269
	C-3	0.2249	0.1999
	C-4	0.1826	0.0562
	C-5	0.2202	0.1089

## NUEZ Y VERDEJO: COMPONENTES DE VASRIANZA EN CRUCES. II. EJEMPLOS.

Tabla XV. Estimación de efectos. (Se asume variación genética en ambas estirpes).

Cruce $\sigma'_L \times \sigma'_{+0}$						
Ciclo	$V_L(L)$	$V_D^0(L \times 0)$	$\Delta V_E$	$V_{A(L)+R_I}$	$2\sigma_D^2(\sigma')$	$2\sigma_W^2(\sigma') - \sigma_T^2(\sigma')$
1	---	38.2	19.4	---	3.5	46.0
2	7.7	0.9	37.5	2.3	5.0	42.8
3	5.5	---	32.9	---	---	76.3
4	7.1	10.2	40.4	3.6	0.6	40.3
5	12.7	7.1	60.5	21.6	---	18.1
$\bar{x}$	8.3	14.1	38.1	9.2	3.0	44.7

Cruce  $\sigma'_0 \times \sigma'_{+L}$ 

Ciclo	$V_L(0)$	$V_D^0(L \times 0)$	$\Delta V_E$	$V_{A(0)+R_I}$	$2\sigma_D^2(\sigma')$	$2\sigma_W^2(\sigma') - \sigma_T^2(\sigma')$
1	---	19.5	32.1	---	3.3	69.6
2	---	8.9	16.7	---	19.1	61.9
3	---	5.7	34.3	1.5	---	66.2
4	---	27.1	---	---	49.7	50.3
5	---	33.1	30.8	1.9	---	35.4
$\bar{x}$	---	18.9	28.5	1.7	24.0	56.7

Todos los valores se expresan como tanto por 100 de la  $V_P(0)$ .

Utilizando las fórmulas (1) a (6) se realizan las estimaciones indicadas en la tabla XV. Pueden extraerse las siguientes conclusiones:

1ª. La contribución aditiva ligada al sexo de la línea oscila entre el 6 y el 13 p.100 de la variabilidad fenotípica de las hembras.

2ª. El cromosoma sexual Oregón no genera una componente aditiva de variación.

3ª. Existe una fracción importante de variación resultante de la interacción de los cromosomas sexuales de la línea y probador ( $X_L \times X_0$ ). En el cruce  $\sigma_0^{\rightarrow} \times \sigma_{+L}^{\leftarrow}$  las estimas oscilan entre el 6-33 p.100 en las diversas generaciones y el rango de variación es similar para el cruce recíproco. Este efecto implica, de forma sorprendente, con la conclusión 2, un papel del cromosoma  $X_0$  sobre el carácter.

4ª. La variabilidad autosómica de la línea, estimada en el cruce  $\sigma_0^{\rightarrow} \times \sigma_{+L}^{\leftarrow}$  como  $V_A(L) + R_I$ , es muy pequeña en las primeras generaciones y alcanza el 22 p.100 en el 5º ciclo de selección. En el cruce recíproco  $\sigma_0^{\leftarrow} \times \sigma_{+L}^{\rightarrow}$ , la estima  $2\sigma_D^2(\sigma^{\rightarrow})$  que incluye las siguientes componentes:

$$2\sigma_D^2(\sigma^{\rightarrow}) = V_A(L) + \frac{1}{2}V_D(L \times 0) + R_I + 2V_M(L) + V_L(L)$$

toma valores sensiblemente superiores a los anteriores, los cuales sólo en parte son debidos a la componente ligada al sexo de la línea  $V(L)$ . Parece existir un aumento de esta variabilidad genética a lo largo del proceso selectivo.

5ª. La variabilidad autosómica de Oregón, estimada en el cruce  $\sigma_0^{\leftarrow} \times \sigma_{+L}^{\rightarrow}$  como  $V_A(0) + R_I$ , alcanza valores muy pequeños, del orden de hasta un 2 p.100. Tampoco en el cruce recíproco  $\sigma_0^{\rightarrow} \times \sigma_{+L}^{\leftarrow}$ , la estima  $2\sigma_D^2(\sigma^{\leftarrow})$  que incluye las siguientes componentes:  $2\sigma_D^2(\sigma^{\leftarrow}) = V_A(0) + \frac{1}{2}V_D(L \times 0) + R_I + 2V_M(0) + V_L(0)$ , alcanza valores sensiblemente superiores.

6ª. El conjunto de las varianzas ambiental y de la interacción genotipo-medio es mucho mayor en las hembras que en los machos. Las diferencias oscilan entre el 20-38 p.100, para el cruce  $\sigma_0^{\leftarrow} \times \sigma_{+L}^{\rightarrow}$ , y el 17-34 p.100 para el recíproco  $\sigma_0^{\rightarrow} \times \sigma_{+L}^{\leftarrow}$ . Un valor aislado más alto (60 p.100) se encuentra en el ciclo 5º del primer cruce.

7ª. La variabilidad ambiental de los machos está próxima al 50 p.100 de la variabilidad fenotípica total de las hembras. En los cruces  $\sigma_L \times \sigma_0$ , la estima  $2\sigma_W^2(\sigma) - \sigma_T^2(\sigma)$ , que incluye las componentes

$$2\sigma_W^2(\sigma) - \sigma_T^2(\sigma) = V_E(\sigma) + \frac{1}{2} V_D(L \times \sigma) + R_I'' - V_M(\sigma)$$

presenta un valor medio del 45 p.100. En el cruce recíproco, la expresión difiere únicamente en  $R_I''$  y los efectos maternos oscilan entre los valores 35 y 70 p.100.

### 1.3. Conclusiones.

Resulta patente una alta diferencia genética entre las líneas. La contribución específica de la línea Oregón al cruce es prácticamente despreciable; realmente esta línea puede considerarse como fijada. Por el contrario la línea L presenta netas contribuciones aditivas al cruce.

Cabe destacar la importancia de los cromosomas sexuales:

1º. La contribución de la variabilidad sexual de la línea L es de orden similar a la autosómica.

2º. Existe una clara interacción del cromosoma sexual Oregón con el de la línea L.

En los estudios de Mensua (15), utilizando análisis cromosómico, resulta que el efecto medio del cromosoma X es menor de la mitad del efecto medio de los cromosomas II y III. Según este autor, es el cromosoma III el que tiene un efecto algo mayor. En otras macroquetas, relacionadas genéticamente con las dorsocentrales, se ha constatado también alguna vez una importancia escasa de los cromosomas sexuales. Así, MacPhee (14) ha encontrado que la mayor parte de la respuesta a la selección para número de quetas esternopleurales puede ser atribuida a la suma de las respuestas de los cromosomas II y III, siendo las contribuciones de los cromosomas I y IV despreciables. Sin embargo, repasando los diversos mutantes que controlan el número y modelo de desarrollo de DCM se observa que si bien muchos se encuentran sobre el cromosoma III (polychaetoid, hairy, extravert, ...) otros muchos (scute, achaete, Hary-wing, brachymacrochaete, verticals, ocellarles, ...) están ubicados sobre el

NUEZ Y VERDEJO: COMPONENTES DE VARIANZA EN CRUCES. II: EJEMPLOS.

cromosoma X en la región próxima al origen. Esto sugiere una importante contribución de este cromosoma en el control del sistema dorsocentral, que está en consonancia con los resultados obtenidos por nosotros. También es necesario recordar aquí el modelo de canalización de la región escutelar desarrollado por el grupo de Rendel (Rendel *et al.* (22); Rendel, (20, 21), basado en el control genético del locus scute. En 1979, Furman *et al.* han estudiado minuciosamente la región scute, encontrando un racimo de cuatro cistrones que afectan a diferentes grupos de macroquetas del cuerpo de la mosca. Si bien uno afecta al escutelo y otro a la cabeza, los dos restantes controlan la región del tórax y, en particular, a las DCM. Estas evidencias refuerzan la importancia del cromosoma sexual sobre el carácter que estudiamos. No obstante, desde un punto de vista teórico es necesario señalar que el mayor valor de las componentes de varianza en hembras que en machos no demuestra necesariamente la existencia de herencia ligada al sexo. Si existiese un efecto de escala entre sexos podría llegarse a situaciones similares, aunque realmente no hubiese variabilidad genética entre sexos (3). De hecho otros trabajos realizados por nosotros en cruces dentro de estirpe parecen demostrar la existencia de tales efectos. Pero con nuestros datos no es posible llegar a una conclusión al respecto, pues dada la naturaleza de los cruces entre estirpes no pueden compararse machos y hembras de igual constitución genética. Si la existencia de efectos de escala se confirmase, podrían explicar al menos parte de la variabilidad sexual y de la diferencia de varianza ambiental entre sexos.

2. Estimaciones mediante análisis de regresión.

En nuestro caso, por no presentar variación fenotípica los individuos de la línea Oregón, en los cruces  $\sigma_L \times \varphi_0$  sólo se pueden hallar las covarianzas de hijo (hija) y padre, mientras que en los cruces  $\sigma_0 \times \varphi_L$ , la de hijo (hija) y madre. Por otra parte, al encontrarnos en la zona fuertemente canalizada de 4 DCM, cualquier muestra pequeña de genitores L presentará muy pocos variantes, mostrando casi todos ellos 4 quetas. Este efecto hace que las estimaciones sean muy erráticas.

En el cruce  $\sigma_L \times \varphi_0$  la covarianza padre-hija incluye la mitad de  $V_L^0$  (L), mientras que la correspondiente a hijos no tiene componente sexual. El resto de los efectos son comunes (tabla VII). En consecuencia, de existir herencia ligada al sexo, la heredabilidad (o covarianza) para hijas debe ser mayor que para hijos. Esto es lo que realmente ocurre (tabla XVI), a excepción de la primera generación; pero este ciclo no es

significativo, pues de 42 familias de padre, todos tenían 4 DCM, salvo uno que tenía cinco. La diferencia de covarianza entre sexos permite estimar  $V_{\frac{1}{2}}(L)$ , como se muestra en la tabla XVII.

En el cruce  $\sigma_0 \times \varphi_1$ , las covarianzas madre-hijo deberán ser idénticas, cualquiera que sea el sexo de la descendencia (tabla VIII), por lo que la diferencia de covarianzas entre sexos  $\Delta$  debe estimar realmente a cero y puede tomar en teoría valores positivos y negativos. Los resultados experimentales son compatibles con esta previsión (tabla XVII).

También aquí es notable la importancia de la variabilidad sexual respecto a la variabilidad genética total; sin embargo, los resultados obtenidos no son comparables a los estimados por correlación intraclase por varias razones:

1ª. Por la naturaleza de los efectos que se miden. Las componentes de la covarianza hijo-genitor no corresponden ni a los efectos genéticos en la línea ni a los efectos genéticos en el cruce. Representan la fracción del efecto que se expresa por igual en ambas poblaciones.

2ª. Por la diversidad de poblaciones de referencia. En las estimas por regresión, los padres o madres que se prueban al cruce; en las estimas por correlación intraclase los hijos descendientes de estos cruces con la línea Oregón.

3ª. Por la diferente bondad de los métodos, bajo las condiciones de escasa variabilidad en que nos encontramos.

Tabla XVI. Variación estimada por  $2 \times \text{cov} (H,P)/V_p$ .

Ciclo	Sexo	$\sigma_L^2 \times \frac{Q}{P_0}$				$\sigma_0^2 \times \frac{Q}{H_L}$	
		H/P	$\bar{H}_M/P$	$\bar{H}/P$	H/M	$\bar{H}/M$	
1	♀	-0.052 ± 0.101	-0.055 ± 0.128	-0.049 ± 0.126	-0.016 ± 0.057	-0.016 ± 0.057	
	♂	0.183 ± 0.067	0.183 ± 0.063	0.185 ± 0.053	-0.011 ± 0.047	-0.011 ± 0.046	
2	♀	0.423 ± 0.083	0.428 ± 0.089	0.467 ± 0.094	0.113 ± 0.048	0.114 ± 0.056	
	♂	0.168 ± 0.063	0.169 ± 0.068	0.243 ± 0.073	0.066 ± 0.049	0.066 ± 0.058	
3	♀	0.114 ± 0.112	0.114 ± 0.101	0.134 ± 0.118	0.126 ± 0.095	0.132 ± 0.095	
	♂	0.074 ± 0.093	0.073 ± 0.081	0.083 ± 0.082	0.115 ± 0.077	0.118 ± 0.070	
4	♀	0.302 ± 0.105	0.334 ± 0.142	0.338 ± 0.166	0.191 ± 0.077	0.172 ± 0.142	
	♂	-0.048 ± 0.084	-0.049 ± 0.089	-0.009 ± 0.100	0.260 ± 0.082	0.312 ± 0.113	
5	♀	0.117 ± 0.074	0.117 ± 0.096	0.161 ± 0.116	0.098 ± 0.066	0.139 ± 0.079	
	♂	0.064 ± 0.033	0.063 ± 0.034	0.063 ± 0.042	0.006 ± 0.041	0.005 ± 0.043	

Tabla XVII. Efectos genéticos estimados por regresión.

	$\sigma^2_{L \times Q_0}$				$\sigma^2_{Q_0 \times L}$			
	VARIABILIDAD SEXUAL		VARIAB. AUTOSOMICA		DIF. ENTRE SEXOS		VARIAB. GENETICA TOTAL	
Ciclos	$V^0_L(L) (1)$	$\frac{V^0_L(L)}{V_P} \times 100$	$V_{GA} = V_A(L) + R_I$	$\frac{V_{GA}}{V_P} \times 100$	$\Delta (2)$	$\frac{\Delta}{V_M} \times 100$	$V_G (3)$	$\frac{h^2_{Q_0} + h^2_L}{2} \times 100$
C-1	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
C-2	.0954	12.7	.0628	16.8	.0196	4.7	.0373	8.95
C-3	.0209	2.0	.0386	7.4	.0086	1.1	.0938	12.05
C-4	.0909	15.1	-----	-----	-.0358	-6.9	.1169	22.55
C-5	.0342	2.6	.0413	6.4	.0465	9.2	.0263	5.2
$\bar{x}$	-----	8.1	-----	10.2	-----	2.03	-----	12.19

(1):  $V^0_L(L) = 2 [\text{cov}(H_{Q_0}, P) - \text{cov}(H_{Q_0}, P)]$   
 (2):  $\Delta = 2 [\text{cov}(H_{Q_0}, M) - \text{cov}(H_{Q_0}, M)]$   
 (3):  $V_G = [\text{cov}(H_{Q_0}, M) + \text{cov}(H_{Q_0}, M)]$

Bibliografía

1. Bogyo, T.P. y W.A. Becker. Exact confidence intervals for genetic heritability estimated from paternal half-sib correlations. Biometrics, 19, 494-496 (1963).
2. Clayton, G.A., J.A. Morris y A. Robertson. An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term responses to selection. J. Genetics, 55, 131-151 (1957).
3. Eisen, E.J. y J.E. Legates. Genotype-sex interaction and the genetic correlation between sexes for body weight in *Mus musculus*. Genetics, Princeton 54, 611-623 (1966).
4. Frankham, R. The effects of different chromosomes on four bristle number characters of *D. m.* Aust. Biol. Sci., 23, 503-505 (1970).
5. Frankham, R. The nature of quantitative genetic variation in *Drosophila*. II. Average dominance of abdominal bristle polygenes. Aust. J. Biol. Sci. 27, 683-686 (1974).
6. Fraser, A.S. Variation of scutellar bristles in *D.* I. Genetic leakage. Genetics, 48, 497-514 (1963).
7. Fraser, A.S. Variation of scutellar bristles in *D.* VI. Dominance and epistasis. Aust. J. Biol. Sci. 18, 861-875 (1965).
8. Fraser, A.S. Variation of scutellar bristles in *D.* XV. Systems of modifiers. Genetics, 57, 919-934 (1967).
9. Fraser, A.S. Variation of scutellar bristles in *D.* XVI. Major and minor genes. Genetics, 65, 305-309 (1970).
10. Fraser, A.S. y M.M. Green. Variation of scutellar bristles in *D.* III. Sex-dimorfism. Genetics, 50, 351-362 (1964).
11. Fraser, R.A. y W.R. Scowcroft. Variations of scutellar bristles in *D.* V. Components of selection advance. Aust. J. Biol. Sci. 18, 851-859 (1965).
12. Furman, S.N., V. Rodin y V.A. Ratner. Structural and functional analysis of the scute locus in *Drosophila melanogaster*. Theor. Appl. Genetics, 55, 231-238 (1979).

NUEZ Y VERDEJO: COMPONENTES DE VARIANZA EN CRUCES. II. EJEMPLOS.

13. Hosgood, S.M.W. y P.A. Parsons. The exploitation of genetic heterogeneity among the founders of laboratory populations of Drosophila prior to directional selection. Separatum Experientia, 23, 1066 (1967).
14. MacPhee, C.P. The contributions of the second and third chromosomes to selection response in D. m. Theoret. Appl. Genetics 44, 25-30 (1971).
15. Mensua, J.L. Estudio genético de la variabilidad de un carácter que se manifiesta según un modelo. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona (1969).
16. Nuez, F. y C. Verdejo. Estimación de componentes de varianza en cruces entre estirpes. I. Modelos. Arch. Zootec. 30, 233-252 (1981).
17. Parsons, P.A. y S.M.W. Hosgood. Genetic heterogeneity among the founders of laboratory populations of D. I. Scutellar chaetae. Genética 38, 328-339 (1967).
18. Ramírez, R., M. Baselga y F. Nuez. Selección combinada múltiple en varios medios para mayor número de macroquetas dorsocentrales en Drosophila melanogaster. (I) XIV Jornadas de Genética Luso-Españolas. Córdoba, 27-30 sept. (1978).
19. Rendel, J.M. Canalization of the scute phenotype of Drosophila. Evolution, 31, 425-439 (1959).
20. Rendel, J.M. Canalization and gene control. Academic Press. London (1967).
21. Rendel, J.M. Is there a gene regulating the scute locus on the third chromosome of D.m. Genetics, 83, 573-600 (1976).
22. Rendel, J.M., B.L. Sheldon y D.E. Finlay. Canalization of development of scutellar bristles in Drosophila by control of the scute locus. Genetics, 52, 1137-1151 (1965).
23. Robertson, S. Variation in scutellar bristle number, an alternative hypothesis. Am. Naturalist. 99, 19-23 (1954).

24. Scowcroft, W.R. Variation of scutellar bristles in *Drosophila*. XI. Selection for scutellar microchaetae and the correlated response of scutellar bristles. Genet. Res., Camb. 11, 125-134(1968).
25. Sheldon, B.L. Studies in artificial selection of quantitative characters. I. Selection for abdominal bristles in *D.m.* Austr. J. Biol. Sci. 15, 490-515 (1963).
26. Sheridan, A.K., R. Frankham, L.P. Jones, K.A. Rathe y J.S. Barker. Partitioning of variance and estimation of genetic parameters of various bristle number characters of *D.m.* Theor. Appl. Genetics, 38, 179-187 (1968).