

SELECCION ESTABILIZADORA ATENDIENDO A LA LOCALIZACION DE LAS MACROQUETAS EN *Drosophila*

Por
EVA GARCIA-VAZQUEZ

y
JULIAN RUBIO

Departamento Interfacultativo de Genética.
Universidad de Oviedo

RESUMEN

Se ha realizado selección estabilizadora para un fenotipo distinto del normal en nueve líneas de *Drosophila melanogaster*, utilizando tres criterios de selección. Estos criterios son idénticos en cuanto al número (dos) de macroquetas extra del fenotipo seleccionado; pero difieren en la localización de dichas quetas en el mesonoto o en el escutelo y en posición anterior o posterior. Se analiza la respuesta tanto en el aspecto numérico como en el de localización de las quetas. La efectividad de la selección estabilizadora depende del patrón de localización de las quetas en el fenotipo seleccionado. Se discuten estos resultados en relación con las hipótesis sobre la equivalencia de las posiciones anteriores y posteriores, dentro del mesonoto y del escutelo, para concluir que apoyan la hipótesis de la no equivalencia de tales posiciones.

ABSTRACT

Results of an experiment of stabilizing selection for a phenotype other than the wild type in *Drosophila melanogaster* are reported. Nine selection lines were established using three partly different selection criteria, where both number and pattern of extra bristles are equally considered; three lines selected for two extra anterior scutellar bristles; three lines for two extra anterior dorsocentral bristles; and three lines for two extra dorsocentral bristles, one anterior and one posterior, each placed at different side of the body. Selection has been clearly effective in all six lines selected for two anterior bristles either dorsocentral or scutellar, in contrast to lines selected for one anterior and one posterior dorsocentral bristles which also show differences among them. These results show that selection success greatly depends on the bristle pattern in the selected phenotype, and are taken to support the hypothesis that the four normal bristle sites are not equivalent.

INTRODUCCION

La selección estabilizadora en caracteres cuantitativos, al conferir ventaja reproductiva a un fenotipo óptimo, reduce la varianza fenotípica eliminando fenotipos desviados del óptimo, que suele ser intermedio. En la naturaleza se

encuentran casos de selección natural estabilizadora que mantiene en las poblaciones un único fenotipo con tal fijeza que éste llega a constituir un carácter típico y diferencial de la especie. Tal es el caso de las cuatro macroquetas dorsocentrales y las cuatro escutelares de *Drosophila* (RUBIO, 1978). Sin duda por esa intensa estabilización natural del carácter ha sido posible restaurar, por selección artificial estabilizadora, el fenotipo normal en poblaciones donde había sido modificado por la presencia de un mutante monogénico (*scute*, RENDEL y SHELDON, 1960; *rough-shaven*, RUBIO, 1966).

Por otra parte, la aparición en las poblaciones naturales, en muy baja frecuencia, de individuos con alguna macroqueta dorsocentral o escutelar de más (macroquetas extra) ha permitido repetidas veces comprobar la existencia de una variación genética subyacente bajo el fenotipo canalizado, que responde positiva y rápidamente a la selección direccional para mayor número de macroquetas (p. ej. PAYNE, 1918; FRASER, 1963...). En algunos de estos experimentos, al progresar la selección direccional, se han detectado, mediante análisis de la amplitud de las clases fenotípicas numéricas (probits), indicios de canalización para los niveles de dos y cuatro macroquetas extra (MENSUA, 1966; PLA, PERIS y SÁNCHEZ, 1980). RUBIO (1978) ha mostrado que la selección estabilizadora para un fenotipo distinto del normal, en concreto para dos macroquetas extra, dorsocentrales o escutelares, produce una respuesta positiva inequívoca.

Sin embargo el fenotipo normal del carácter macroquetas no es un carácter sólo numérico, ya que además de constancia numérica presenta también una exacta localización de cada una de las macroquetas en el mesonoto (dorsocentrales) y en el escutelo (escutelares): es un carácter numérico-espacial. Su estabilización y canalización en la naturaleza debe incluir, por tanto, ambos aspectos. RUBIO (1966) demuestra que, en el caso de selección restauradora del fenotipo canalizado normal, la respuesta difiere significativamente según se tenga en cuenta o no la posición de las macroquetas en los individuos seleccionados como reproductores. Esto apoya experimentalmente la hipótesis de ROBERTSON (1965) de que, por tratarse de un carácter numérico-posicional, el fenotipo normal debe definirse como «una queta por localización» y no como número total de quetas en cada área (mesonoto o escutelo). En cambio RENDEL (1965), que admite que la determinación del número de pelos en el bigote del ratón sí está relacionado con su localización, mantiene que la canalización de las macroquetas escutelares hay que referirla a su número total en el escutelo, con independencia de la posición que ocupen; se basa en sus resultados de selección estabilizadora para sólo 2 macroquetas escutelares en una población mutante *scute* (RENDEL *et al.*, 1965).

La simetría bilateral del organismo tiene importancia predominante: MAYNARD-SMITH y SONDDHI (1961) demostraron que la selección para un fenotipo asimétrico bilateral es ineficaz. La cuestión se reduce a saber si al seleccionar para 2 quetas extra es indiferente que se seleccionen individuos con una queta

extra anterior y otra posterior (una a cada lado) o con ambas anteriores (o posteriores). Si el área real de unidad de control abarca todas las localizaciones (hipótesis de RENDEL) es indiferente, porque ambos criterios de selección son simétricos bilaterales; en la hipótesis de ROBERTSON el primer criterio será menos eficaz por seleccionar un fenotipo doblemente asimétrico bilateral.

En el presente trabajo se establecen líneas según estos dos criterios para el mesonoto (dorsocentrales), y sólo para 2 macroquetas extra anteriores para el escutelo. Esta desigualdad para las dos áreas se debe, en primer lugar, a que los resultados de RUBIO (1978) para el área dorsocentral no son tan claros como los del área escutelar. En segundo lugar, a que en la población de origen de este experimento la variabilidad espontánea para macroquetas extra escutelares expresa casi exclusivamente en posición anterior.

MATERIAL Y METODOS

Variación en la población de origen

Se examinó el fenotipo macroquetas en 58 líneas isomaternas, procedentes de la muestra de *Drosophila melanogaster* capturada en Los Areneros (Oviedo). Estas líneas se habían preparado para otros fines, mediante un número variable (entre 1 y 6) de generaciones de endogamia hermano-hermana, y al comenzar este trabajo llevaban además unas 35-40 generaciones mantenidas por reproducción masiva. En la mayoría de las líneas (62,07 %) hay un número significativo de individuos con quetas extra; de estas líneas el 80,56 % presentan quetas extra sólo dorsocentrales (en posición intermedia 19 líneas, en posición anterior predominante 5 líneas, y las restantes 5 líneas en posiciones anterior y posterior simultáneamente). En el 11,11 % de las líneas las quetas extra son sólo escutelares, casi todas en posición anterior. Sólo 3 líneas (8,33 %) presentan quetas extra dorsocentrales y escutelares.

Línea de selección

Tomando como origen una línea isomaterna para cada línea de selección, se inició ésta con tres criterios diferentes, resultando tres tipos de selección, cada uno de ellos practicado en tres líneas independientes. (1) *tipo SC*: selección para fenotipo de 2 quetas extra escutelares, una en cada posición anterior (líneas SC-1, SC-2, SC-3); (2) *tipo ADC*: el fenotipo seleccionado son 2 quetas extra en el mesonoto ocupando las dos posiciones anteriores (líneas ADC-1, ADC-4, ADC-7); (3) *tipo AP*: las 2 quetas extra del fenotipo seleccionado se encuentran en el mesonoto, una anterior y otra posterior en distinto lado respecto al eje de simetría bilateral del animal (líneas AP-2, AP-3, AP-5).

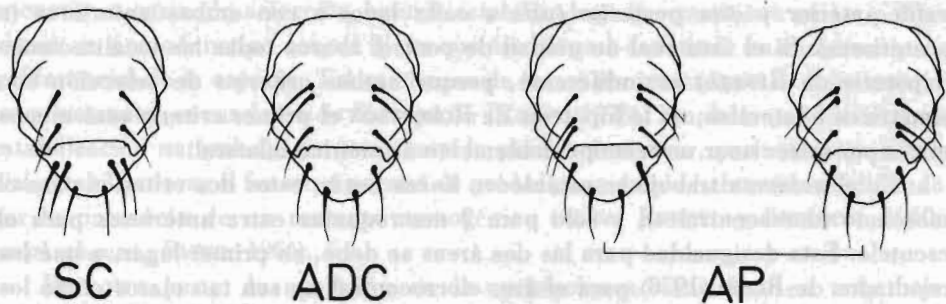


Fig. 1.—Fenotipos seleccionados en las líneas escutelares, SC, y dorsocentrales, ADC y AP.

En los tres tipos se practica selección estabilizadora para un fenotipo distinto del normal canalizado en la especie.

Cada línea independiente se mantiene mediante 8-10 parejas de reproductores vírgenes; aunque se preparan 4 cultivos por línea en cada generación, sólo se utiliza uno de ellos para analizar y mantener la línea, atendiendo a las condiciones de fertilidad de los mismos. En cada línea y generación se examinan 60 individuos de cada sexo; cada individuo que presenta quetas extra es clasificado por su fenotipo numérico y también por la localización de dichas quetas (fenotipo posicional). Para los individuos con 2 quetas extra se utilizan estos símbolos: fenotipo anterior (A) si tiene las 2 en posiciones anteriores; fenotipo posterior (P), ambas en posición posterior; fenotipo antero-posterior (A + P) si tiene una anterior y otra posterior; fenotipo intermedio (I), cuando al menos una queta extra ocupa una posición que no es claramente anterior ni posterior. No es preciso añadir si es escutelar o dorsocentral, porque en ninguna línea prácticamente aparecen individuos con quetas extra dorsocentrales y escutelares a la vez.

Todas las líneas se mantuvieron a temperatura ambiente y con el alimento a base de azúcar, levadura y agar.

RESULTADOS

Por claridad en la exposición se presentan primero los resultados de la selección en todas las líneas bajo el aspecto numérico del fenotipo seleccionado, y después los resultados referentes al aspecto posicional del mismo.

Para la *respuesta en número de quetas extra* sólo se presentan los datos de las hembras, aunque se contaron también siempre en los machos. En ambos sexos la respuesta es paralela, a pesar del dimorfismo sexual del fenotipo quetas extra, bien comprobado en anteriores experimentos de selección direccional y estabilizadora (RUBIO, 1966; FRASER y GREEN, 1964); en ambos casos el número de quetas extra es mayor y, en general, la respuesta mejor en las hembras. También está comprobado que este dimorfismo es más claro en el escutelo que en el

mesonoto (RUBIO, 1978). Finalmente, si la selección estabilizadora y canalizadora para un fenotipo fijado es efectiva reduce, como es lógico, el dimorfismo (LATTER, 1963; FRASER, 1963; RUBIO, 1978). Nuestros resultados se ajustan a estas anteriores comprobaciones.

La proporción de hembras que representan una o más quetas extra en todas las líneas y tipos de selección aumenta hasta alcanzar entre el 90 % y el 100 %; unas líneas alcanzan antes que otras este nivel, con diferencia de varias generaciones, incluso dentro del mismo tipo de selección. Más importante es la distribución por clases fenotípicas que presentan las descendencias en cada línea, al principio y al final de la selección (Fig. 2). Ya en la Gen. 1 aparecen en las líneas ADC y AP individuos con más de 2 quetas extra, cosa que no ocurre en las SC. Y en el

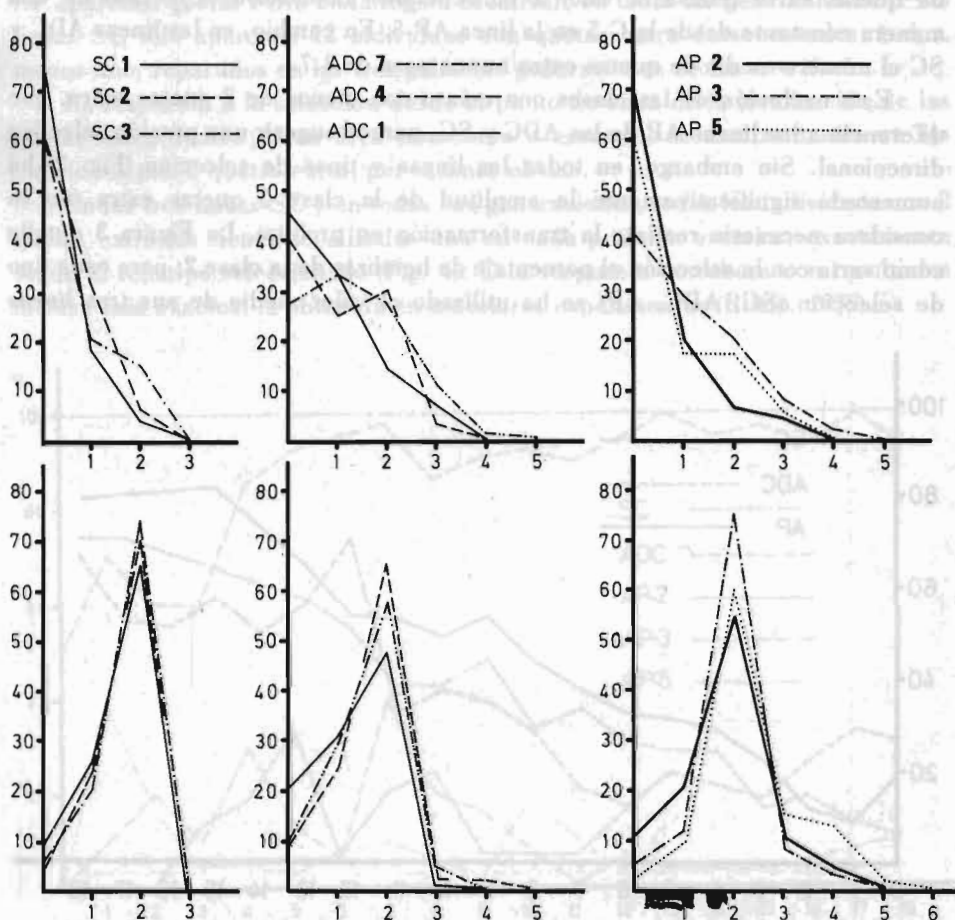


Fig. 2.—Distribución de frecuencias por número de quetas extra al comienzo y al final de la selección. Gráficas obtenidas reuniendo los datos de las generaciones G-0 y G-1 (gráficas superiores) y de las tres últimas generaciones (gráficas inferiores).

conjunto de todas las generaciones de las líneas SC, sólo han aparecido 4 hembras con más de 2 quetas extra en la misma línea. En las líneas ADC se va reduciendo la proporción inicial de hembras con más de 2 extras e incluso desaparecen ya en varias generaciones. En cambio, en las tres líneas AP aumenta significativamente esa proporción de hembras con más de 2 quetas extra (hasta 5 en algunas hembras) alcanzando un nivel final del 10 % en 2 líneas y más del 20 % en la AP-5 (Fig. 2). Esta diferencia en la evolución y resultado final entre las líneas ADC y AP es todavía más significativa teniendo en cuenta sus similares frecuencias iniciales de esas clases (Fig. 2, primeras generaciones).

Por otra parte, las clases 0 y 1 quetas extra disminuyen mucho más en las líneas AP que en las ADC. Como consecuencia, en las líneas AP el número medio de quetas extra rebasa el valor 2 en repetidas generaciones, incluso de una manera constante desde la G-5 en la línea AP-5. En cambio, en las líneas ADC y SC el número medio de quetas extra nunca pasa de 1,7.

Esta evolución de las clases con más o con menos de 2 quetas extra, que diferencia a las líneas AP de las ADC y SC, parece sugerir una presión selectiva direccional. Sin embargo, en todas las líneas y tipos de selección (Fig. 2) ha aumentado significativamente la amplitud de la clase 2 quetas extra (no se considera necesario realizar la transformación en probits). La Figura 3 detalla cómo varía con la selección el porcentaje de hembras de la clase 2; para cada tipo de selección (SC, ADC, AP) se ha utilizado el valor medio de sus tres líneas

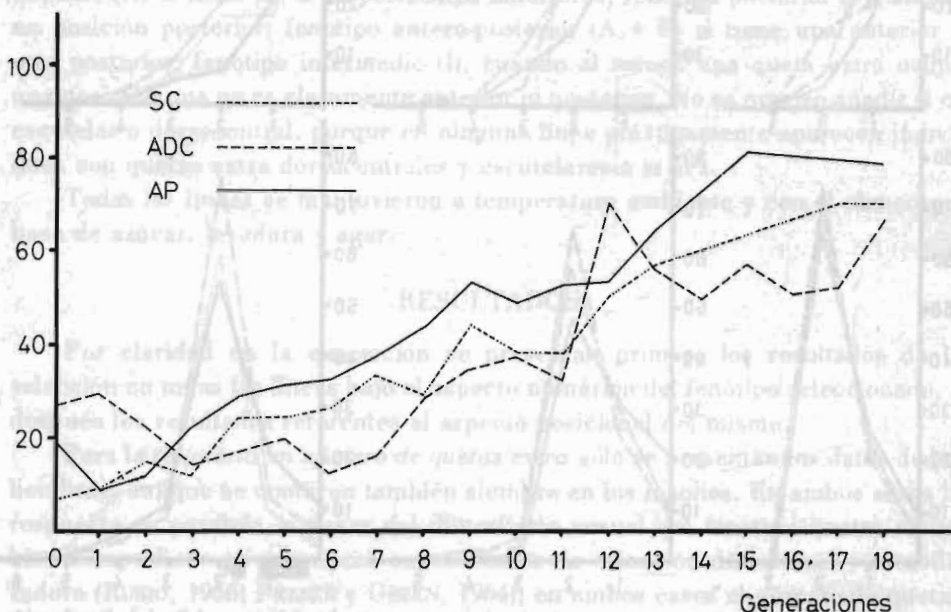


Fig. 3.-Frecuencia de individuos con dos quetas extra en las sucesivas generaciones en cada uno de los tipos de selección estabilizadora.

independientes. Esto permite afirmar que todas ellas dan respuesta positiva a la selección estabilizadora para el número de quetas extra, fenotipo distinto del normal en la especie (0 quetas extra). Hay que señalar que las líneas ADC tardaron unas 6 generaciones en iniciar una respuesta clara, hecho reflejado también en la proporción de individuos con alguna queta extra. La causa de este retraso debe estar en alguna circunstancia de la variabilidad inicial de dichas líneas que resulta difícil concretar. Pero, una vez iniciada la respuesta, la pendiente y el nivel final son similares a los de los otros tipos de selección.

La respuesta para el aspecto posicional del fenotipo seleccionado confirma, en primer lugar, resultados anteriores indicadores de la independencia entre el mesonoto y el escutelo (RUBIO, 1978). En ninguna generación de las líneas ADC y AP aparecen quetas extra en la región escutelar; en todas las generaciones de las líneas SC sólo aparecen 12 individuos con quetas extra dorsocentrales, todos, menos uno, repartidos en las tres primeras generaciones de las tres líneas.

La respuesta a la selección desde el punto de vista de la localización de las quetas extra dentro de su área (mesonoto o escutelo) se analizará sólo en los individuos con 2 quetas extra, por razones obvias.

En las tres líneas SC y en todas sus generaciones, todos los individuos con 2 quetas extra las tienen localizadas una en cada posición anterior, exactamente según el fenotipo seleccionado (Fig. 4). Esta respuesta corrobora con resultados incluso más exactos, la obtenida en anteriores experimentos (RUBIO, 1978).

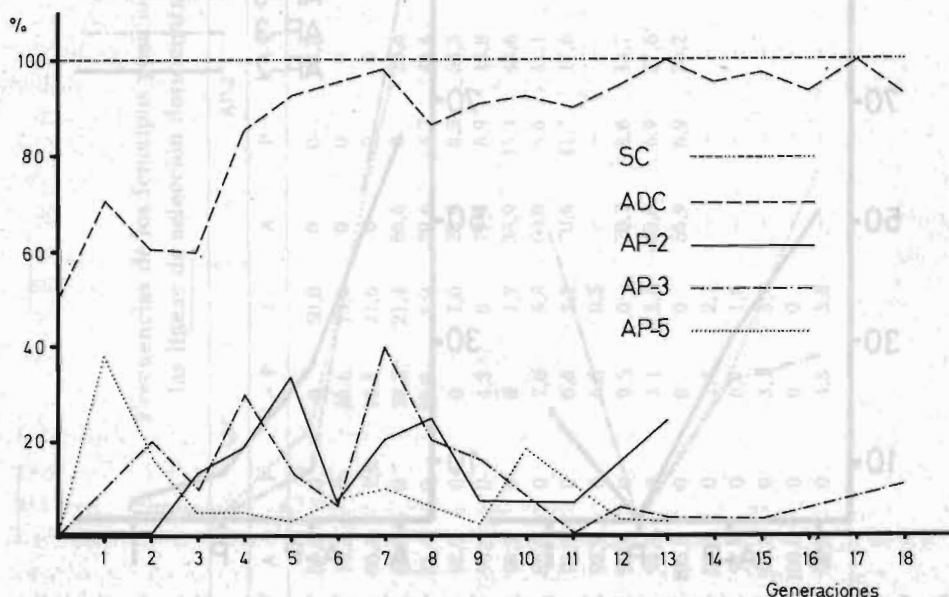


Fig. 4.—Frecuencia de los individuos con 2 quetas extra que las presentan en la posición seleccionada, en las sucesivas generaciones de cada tipo de selección.

Las respuestas de las líneas ADC y AP se presentan (Tabla I) como porcentajes de individuos clasificados por la localización de sus 2 quetas extra, reuniendo los datos de machos y hembras porque el dimorfismo sexual observado para el número de quetas extra no se encuentra para su localización. También se han reunido los datos de las tres líneas ADC por su notable homogeneidad, en contraste con unas tendencias dispares en las líneas AP. Además si éstas se reunieran podría enmascarse otro dato importante: las bruscas oscilaciones de frecuencias de todos los fenotipos posicionales en generaciones sucesivas (Tabla I). Ya en la generación 5 de las líneas ADC el 90 % de los 2 quetas extra las tienen localizadas según el fenotipo seleccionado (A) (Fig. 5); a partir de ahí se van aproximando lentamente al 100 %. Otro dato notable es la ausencia, desde el principio, de individuos con sus dos quetas extra en posición posterior (P). Los individuos (A + P), con una queta anterior y otra posterior, y los (I), con alguna queta extra en posición intermedia, que no eran raros en las primeras generaciones, tienden rápidamente a desaparecer.

En cambio, en ninguna de las tres líneas AP aumenta la frecuencia del fenotipo (A + P), que sólo ocasionalmente pasa del 40 % en las primeras generaciones; aunque tampoco se le puede señalar una tendencia clara y sistemática a

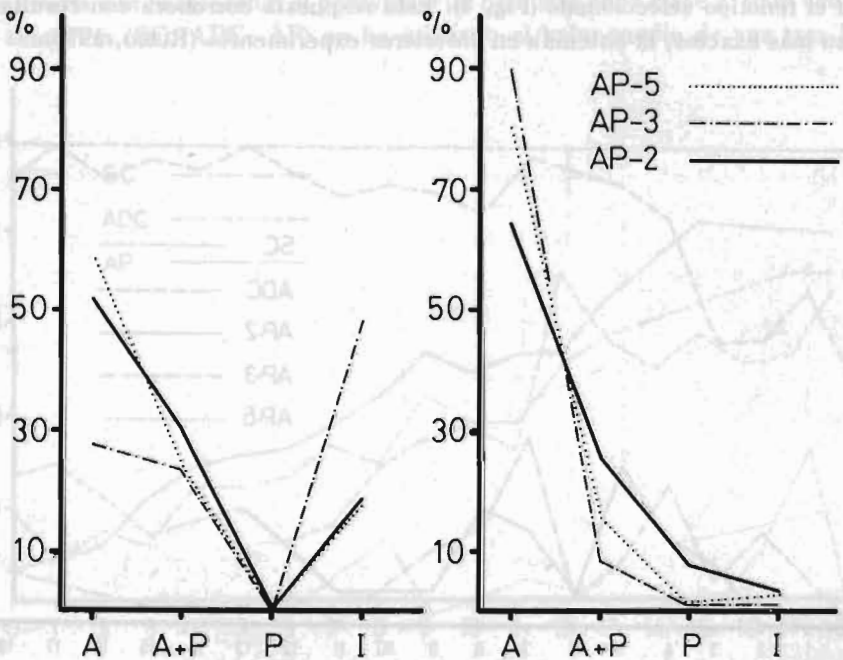


Fig. 5.—Frecuencias iniciales (izquierda) y finales (derecha) de cada fenotipo posicional en los individuos con 2 quetas extra en las líneas AP. Gráficas obtenidas reuniendo los datos de las dos primeras generaciones y de las tres últimas.

TABLA I
Frecuencias de los fenotipos posicionales en los individuos con 2 quetas extra, en
las líneas de selección dorsocentrales anterior (ADC) y antero-posterior (AP)

Generaciones	ADC						AP-2						AP-3						AP-5					
	A	P	A+P	I	A	I	A	P	A+P	I	A	I	A	P	A+P	I	A	I	A	P	A+P	I	A	I
	0	50,0	0	0	50,0	0	66,6	0	0	33,3	66,6	0	0	0	22,2	77,7	55,5	0	0	11,1	33,3	11,1	33,3	
1	70,3	0	16,6	13,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57,1	0	0	42,8	0	42,8	0		
2	60,4	1,6	16,3	21,6	0	0	0	0	0	0	40,0	0	0	25,0	35,0	38,9	0	0	22,2	38,9	22,2	38,9		
3	60,0	0	18,5	21,4	66,6	0	28,6	0	28,6	4,7	40,0	10,0	10,0	20,0	30,0	80,0	0	0	7,5	12,5	7,5	12,5		
4	85,4	0	10,6	3,9	29,6	3,7	44,4	22,2	44,4	22,2	40,0	10,0	10,0	40,0	10,0	83,3	0	0	16,6	0	16,6	0		
5	92,9	0	0	7,0	25,0	8,3	58,3	8,3	58,3	8,3	57,1	0	0	42,8	0	78,4	1,5	15,4	15,4	15,4	15,4	4,6		
6	95,6	0	4,3	0	79,3	6,9	13,8	0	13,8	0	15,4	7,7	7,7	46,1	30,7	80,0	0	0	16,9	3,0	16,9	3,0		
7	98,2	0	0	1,7	35,9	15,4	43,6	5,1	43,6	5,1	0	33,3	33,3	66,6	0	62,5	5,0	32,5	32,5	0	32,5	0		
8	86,5	0	7,6	5,8	60,0	6,6	31,1	2,2	31,1	2,2	52,6	0	0	31,5	15,8	88,0	0	12,0	12,0	0	12,0	0		
9	91,1	0	6,6	2,2	70,6	11,7	17,6	0	17,6	0	45,8	12,5	12,5	37,5	4,1	85,0	1,2	12,5	12,5	1,2	12,5	1,2		
10	92,9	0	6,5	0,5	0	0	0	0	0	0	82,9	1,6	1,6	14,6	0,8	58,0	0	30,0	30,0	0	30,0	0		
11	90,4	0	9,5	0	70,7	8,6	13,7	6,9	13,7	6,9	89,2	2,9	2,9	7,8	0	70,1	0	24,5	24,5	0	24,5	0		
12	94,9	0	3,1	2,0	63,8	6,9	27,6	1,7	27,6	1,7	86,5	0	0	12,7	0,7	71,4	1,8	19,6	19,6	1,8	19,6	1,8		
13	100,0	0	0	0	56,9	6,9	36,2	0	36,2	0	89,2	0,7	0,7	10,0	0	90,1	0,8	9,1	9,1	0,8	9,1	0		
14	95,4	0	1,4	2,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
15	97,6	0	0,7	1,6	0	0	0	0	0	0	93,0	0,5	0,5	6,5	0	0	0	0	0	0	0	0		
16	93,8	0	3,1	3,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
17	100,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
18	92,8	0	4,3	2,8	0	0	0	0	0	0	83,2	0,9	0,9	11,8	3,9	0	0	0	0	0	0	0		

disminuir en ninguna de las líneas, por la característica, común a las tres, de grandes oscilaciones de frecuencia de (A + P) de una generación a otra. Por otra parte este fenotipo (A + P) incluye dos clases de individuos: los que presentan ambas quetas extra (anterior y posterior) al mismo lado del eje de simetría bilateral del organismo, y los que tienen una a cada lado de dicho eje. La primera clase muestra clara asimetría bilateral y no puede por ello ser equivalente a la segunda clase, que además es la única conforme al fenotipo seleccionado. Las proporciones relativas de cada una de estas dos clases varían, al parecer, aleatoriamente a lo largo del experimento en las tres líneas AP: en unas generaciones predomina una u otra clase para después, en siguientes generaciones, tener frecuencias casi iguales, y viceversa. Por todo ello al comparar (Fig. 4) las frecuencias que alcanza el correspondiente fenotipo seleccionado en cada uno de los tres tipos de selección (SC, ADC, AP), para las líneas AP se representan sólo los porcentajes de individuos con una queta extra en cada lado del eje de simetría bilateral.

Es muy llamativo en las líneas AP el alto porcentaje de individuos de fenotipo (A), sobre todo en las líneas AP-3 y AP-5, donde llega a veces al 90 %. Es decir, aumenta la frecuencia de un fenotipo no seleccionado, pero que responde a la simetría bilateral en cualquier hipótesis sobre la equivalencia de las posiciones anterior y posterior; y no aumenta (incluso parece disminuir) el fenotipo (A + P) que sería simétrico bilateral *sólo* en la hipótesis de equivalencia y que además es el seleccionado. La respuesta posicional en la línea AP-5 se asemeja además a la de las líneas ADC en la muy escasa presencia de individuos con las dos quetas extra en posición posterior (P). La línea AP-3 en cambio presenta en algunas generaciones una proporción apreciable de individuos (P), que luego se reduce mucho. La línea AP-2 se destaca de las otras dos por ser la de menor incremento de la frecuencia de fenotipo (A), por su frecuencia constante, aunque no alta, de fenotipos (P), y por su mayor proporción de individuos de fenotipo (A + P). Finalmente, en las tres líneas AP tienden a desaparecer los fenotipos con quetas extra intermedias (I), como en las líneas ADC. Como resumen de esta diversidad de tendencias en cada línea AP la Figura 5 contrasta las distribuciones inicial y final de sus fenotipos posicionales.

DISCUSION

Algunos datos de diferencias entre el mesonoto y el escutelo confirman la conclusión obtenida en anteriores trabajos (RUBIO, 1971, 1978) sobre la independencia de ambas regiones del tórax en el control genético del desarrollo en su relación con la formación de quetas extra. Tal es la aparición espontánea, en la mayoría de las líneas isomaternas, de fenotipos con quetas extra localizadas exclusivamente en una u otra de esas regiones: sólo el 5,1 % de todas las líneas las presentan en ambas regiones, proporción que no supera la probabilidad de

ocurrencia simultánea de dos sucesos independientes. Además la selección, siendo para un número de quetas superior al normal, en ninguna línea ha producido quetas extra en región distinta de aquella donde se seleccionan. Es decir, en distintas líneas isomaternas la endogamia pone de manifiesto diferente variabilidad fenotípica, y en las líneas seleccionadas a partir de aquéllas se explota, de modo independiente y exclusivo para cada región, la variabilidad genotípica existente en cada línea isomaterna. Otros datos se refieren a la regularidad y fijeza de localización en posiciones anteriores y posteriores de la quetas extra (aparecidas espontáneamente en las líneas somaternas o como respuesta en las líneas seleccionadas) que es mucho mayor en el escutelo que en el mesonoto. Estos datos aparecerán dentro de la discusión de las respuestas a la selección estabilizadora aunque ya no se comente su significado para esta cuestión preliminar.

Al valorar las respuestas a la selección estabilizadora por el aspecto numérico del fenotipo quetas extra, si se atiende sólo al incremento relativo de la clase 2, no parecen darse diferencias entre los tres tipos de selección (Fig. 3). Pero hay diferencias claras en la evolución de las clases con menos o más de 2 quetas extra. Y esto es importante, porque los tres criterios de selección aplicados aquí pueden considerarse simultáneamente direccionales y estabilizadores: tienden a aumentar el número de quetas extra (0 en la población normal) utilizando la variabilidad oculta bajo el fenotipo canalizado, pero al mismo tiempo ponen un corto límite a esa variabilidad y ese aumento al intentar estabilizar el fenotipo en sólo 2 quetas extra (debe aumentar sólo una queta extra en sólo dos de las varias localizaciones posibles). La cuestión, pues, está en si este efecto limitante (estabilizador) es operativo en los tres criterios de selección empleados. En las líneas SC la respuesta estabilizadora es máxima desde el principio, no hay clases con más de 2 quetas extra, y en las líneas ADC va camino de serlo, ya que el efecto de límite está reduciendo las clases iniciales de más de 2 quetas extra. Esta menor exactitud y rapidez de la respuesta en las líneas ADC puede relacionarse con otras observaciones de una mayor fijeza y regularidad de varios aspectos del fenotipo quetas extra en el escutelo y con la mayor facilidad en lograr canalización en él (RUBIO, 1971, 1978 y datos no publicados) todo ello debido a distintas características de los procesos de desarrollo en el escutelo y el mesonoto.

En cambio en las líneas AP incluso aumentan los individuos con más de 2 quetas extra. Hay además intensa reducción de las clases 0 y 1 (mayor que en las líneas ADC donde sí es eficaz el efecto limitante), lo cual refleja que toda la distribución puede desplazarse hacia clases superiores. Todo ello se traduce en que el número medio de quetas extra pase de 2, y explica que estas líneas vayan algo por delante de las demás en porcentaje de individuos con 2 quetas extra. En suma la selección de tipo AP no posee efecto estabilizador suficiente para hacer de la clase 2 un tope a su presión direccional. Esto se comprende mejor exami-

nando la respuesta en el fenotipo posicional, donde puede explicarse también que haya aumento real de la clase 2 sin contradicción con esa escasa eficacia del efecto estabilizador.

Dadas las características numérico-espaciales del fenotipo canalizado, al evaluar la respuesta a la selección estabilizadora la localización de las quetas es tan importante como su número, lo mismo si se trata de restaurar el fenotipo normal como de estabilizar en la población un fenotipo distinto del normal.

Las respuestas de las líneas SC y ADC en el aspecto posicional del fenotipo son coherentes con las encontradas para el efecto limitante en el fenotipo numérico: respuesta máxima desde el principio en las líneas SC y aproximándose a ello en las ADC. Es decir, el grado de estabilización de la respuesta numérica es paralelo al grado de estabilización posicional. La selección para 2 quetas extra, realizada con criterios que no mezclan posiciones anteriores y posteriores, claramente es estabilizadora por igual para el número y para la localización de las quetas.

Muy diferentes son las respuestas de las líneas AP, decisivas para discriminar entre las hipótesis de RENDEL y ROBERTSON. En ninguna de ellas aumenta la frecuencia del fenotipo seleccionado y en dos de ellas incluso disminuye significativamente. Tampoco aumenta el fenotipo (A + P) con ambas quetas extra al mismo lado del eje de simetría bilateral. En cambio aumenta en las tres líneas AP la frecuencia del fenotipo (A), y en una también la de (P), fenotipos no seleccionados pero que son los únicos que respetan la simetría bilateral en la hipótesis de ROBERTSON.

Por tanto, la clase *numérica* 2 quetas extra, cuya frecuencia aumenta en los tres tipos de selección, es muy heterogénea en fenotipos posicionales en las líneas AP y homogénea en las otras. Para que nuestros resultados en las líneas AP no discreparan de la hipótesis de RENDEL habría que considerar equivalentes todos estos fenotipos posicionales. Resulta difícil equiparar los fenotipos (A) y (P) al fenotipo (A + P) con ambas quetas extra al mismo lado del eje de simetría, que es claramente asimétrico bilateral, incluso en la hipótesis de RENDEL, pues si el conjunto del área dorsocentral es la unidad fenotípica debe serlo también de simetría. Tampoco es fácil explicar la alta frecuencia de este fenotipo (A + P) asimétrico en las líneas AP, similar a la del otro fenotipo (A + P) que sí es simétrico en esta hipótesis. En esta hipótesis de equivalencia de posiciones no se explica por qué las tres líneas ADC son tan homogéneas y constantes en reducir las dos clases de fenotipos (A + P) y no presentar nunca los (P), mientras las líneas AP no son homogéneas y todas muestran oscilaciones súbitas en la evolución de las frecuencias de fenotipos posicionales. En una AP-5, casi nunca aparece el fenotipo (P), en otra AP-3 tiende a desaparecer, y en una tercera, AP-2, se mantiene. Las de baja frecuencia de (P) coinciden en mostrar el mayor aumento del fenotipo (A), pero difieren en la evolución del fenotipo seleccionado.

La AP-2, única que mantiene la frecuencia del fenotipo (P), aumenta poco el (A) y es la de mayor proporción del (A + P). No se explican resultados tan dispares para fenotipos equivalentes e igualmente simétricos en esta hipótesis. Finalmente, en esta hipótesis también el fenotipo (I) es equivalente y simétrico bilateral y sin embargo es el único que se elimina en todas las líneas ADC y AP.

La hipótesis de la no equivalencia de las posiciones anteriores y posteriores (ROBERTSON) parece ofrecer una explicación coherente de todos estos datos. Porque en esta hipótesis las líneas ADC (y las SC) son de selección estabilizadora para una posición definida de tal manera que al seleccionar para sólo dos quetas extra se selecciona a la vez para simetría bilateral; en las líneas AP se selecciona para posiciones que pertenecen a unidades fenotípicas distintas, anterior y posterior, y por tanto, al seleccionar para *sólo* 2 quetas extra, el fenotipo seleccionado es asimétrico bilateral y debe encontrar la resistencia del control global de simetría bilateral. En esta hipótesis los individuos (A + P) no se definen como «2 quetas» sino como «(1 y 1) quetas». Esta selección simultánea sobre las dos unidades fenotípicas, más la acción del control general de la simetría bilateral, explica que la línea AP tiendan a producir fenotipos (A) y (P), que son los únicos simétricos en esta hipótesis, pero lo hagan en diversa proporción según su variabilidad inicial y la desconocida relación entre fenotipo y genotipo subyacente en cada individuo seleccionado. Por esto mismo difieren estas líneas en sus frecuencias de fenotipo (A + P), pero las tres presentan las dos clases de este fenotipo en similar proporción pues ambas son igualmente asimétricas en esta hipótesis. El fenotipo (A + P) no puede estabilizarse; el fenotipo estabilizable sería 2 quetas anteriores y 2 posteriores, pero su consecución está frenada, incluso en las líneas AP, por seleccionar sólo para 2 quetas extra. Es lógico que sólo la línea AP-2 mantenga la proporción inicial del fenotipo (A + P) porque es la única línea en que aumentan simultáneamente ambos fenotipos (A) y (P), y por eso mismo ambos aumentan poco. En las otras dos líneas AP disminuye el fenotipo (A + P) porque la selección se inclina sólo hacia el fenotipo (A) que aumenta considerablemente más que en la AP-2, aunque hay algunos individuos (P) y (A + P) por la continuada selección de quetas posteriores. El resultado en las tres líneas es un aumento real de la clase numérica 2, pero esto ocurre reuniendo fenotipos que son heterogéneos en su significación y en consecuencia aparecen en distintas proporciones relativas en cada línea. La tendencia de una línea a producir fenotipos simétricos dentro de una unidad fenotípica, sumándose a la continuada selección de quetas extra en la otra unidad fenotípica, explica también el aumento de las clases con más de 2 quetas extra, incluso en la línea AP-5 donde coinciden la mayor tendencia a fijarse la respuesta en el fenotipo (A) y la mayor frecuencia en las clases con más de 2 quetas extra. Finalmente, la selección simultánea en dos unidades fenotípicas explica también las rápidas y amplias oscilaciones en las frecuencias de los distintos fenotipos posicionales en inmediatas generaciones, hecho que sólo aparece en las líneas AP como uno de sus rasgos más llamativos.

En suma, la ajustada respuesta de las líneas SC, donde no aparece por selección ningún otro de los fenotipos, que serían equivalentes en la hipótesis de RENDEL, y el contraste de respuestas en las líneas ADC y AP, cuyos criterios de selección sólo difieren en la relación posicional anterior-posterior de las 2 quetas extra, apoyan la hipótesis de la no equivalencia de las varias localizaciones de quetas dentro del mesonoto y del escutelo.

BIBLIOGRAFIA

- FRASER, A. S. (1963).—Variation of scutellar bristles in *Drosophila*. I. Genetic leakage. *Genetics*, **48**: 497-514.
- FRASER, A. S. y M. M. GREEN (1964).—Variation of scutellar bristles in *Drosophila*. III. Sex-Dimorphism. *Genetics*, **50**: 351-362.
- LATTER, D. H. y W. R. SCOWCROFT (1970).—Regulation of anterior and posterior scutellar bristle number in *Drosophila*. *Genetics*, **66**: 685-694.
- MAYNARD-SMITH, J. y K. C. SONDI (1960).—The genetic of a pattern. *Genetics*, **45** (8): 1.039-1.050.
- MAYNARD-SMITH, J. y K. C. SONDI (1961).—The arrangement of bristles in *Drosophila*. *J. Embryol. exp. Morph.*, **9** (4): 661-672.
- MENSUA, J. L. (1966).—Análisis del genotipo de dos líneas seleccionadas por aumento de macroquetas dorsocentrales en *Dr. melanogaster*. *Genética Ibérica*, **18** (1-2): 167-180.
- PAYNE, F. (1918).—An experiment to test the nature of the variations on which selection acts. *Indian Univ. Stud.*, **5**: 1-45.
- PLA, C., F. PERIS y A. SANCHEZ (1980).—Selección por aumento en el número de macroquetas dorsocentrales en una población natural de *Dr. melanogaster*. Com. XVI Jorn. de Gen. Luso-Españolas, Zaragoza.
- RENDEL, J. M. (1965).—Bristle pattern in scute stock of *Dr. melanogaster*. *The American Naturalist*, **XCIX**, **904**: 25-32.
- RENDEL, J. M. y B. L. SHELDON (1960).—Selection for canalization of the scute phenotype in *Dr. melanogaster*. *Aust. J. Biol. Sci.*, **13**: 36-47.
- RENDEL, J. M., B. L. SHELDON y D. E. FINLAY (1965).—Canalization of development of scutellar bristles in *Drosophila* by control of the scute locus. *Genetics*, **52**: 1.137-1.151.
- ROBERTSON, (1965).—Variation in scutellar bristle number- an alternative hypothesis. *The American Naturalist* **XCIX**, **904**: 19-23.
- RUBIO, J. (1966).—A study of stabilizing selection in a mutant character of *D. suboscuro*. Ph. D. thesis. London University.
- RUBIO, J. (1971).—Selección estabilizadora y canalizadora en las quetas de *Drosophila*. Public. Univ. de Barcelona, 46 pp.
- RUBIO, J. (1978).—Selección estabilizadora de un fenotipo distinto del normal en macroquetas de *Drosophila*. *Rev. Fac. Ciencias, Univ. Oviedo*: **17-18-19**: 101-115.