

# SELECCION ESTABILIZADORA DE UN FENOTIPO DISTINTO DEL NORMAL EN MACROQUETAS DE *Drosophila*

Por

JULIAN RUBIO

Departamento Interfacultativo de Genética  
Universidad de Oviedo

## RESUMEN

Se ha practicado selección artificial estabilizadora en tres poblaciones de *Drosophila*, incluyendo con igual intensidad el criterio selectivo tanto el número (dos) como la localización de las quetas extra dorsocentrales y escutelares. La respuesta a la selección ha sido positiva en las tres líneas, aunque se pueden observar algunas interesantes diferencias. Estos resultados se interpretan de acuerdo con la hipótesis de que la selección artificial puede producir canalización de un fenotipo de quetas extra a un nivel distinto del normal, aunque tal posibilidad se ve limitada de algún modo por la localización que tengan las quetas extra en el nuevo fenotipo.

## SUMMARY

Stabilizing selection was applied to three different *Drosophila* populations, so that selection pressure was directed primarily to both number (two) and position of extra dorsocentral and scutellar bristles. Selection has been effective in all three lines, although there are some interesting differences in response between them. These results are taken as supporting the hypothesis that artificial selection can produce canalisation of the extra bristles phenotype at a level other than the wild-type, but this ability is somewhat limited by the position of the extra bristles in the new phenotype.

La selección natural actúa más a menudo manteniendo estados adaptativos que provocando cambios direccionales sistemáticos. En caracteres cuantitativos, si la eficiencia biológica de los fenotipos decrece al alejarse del valor fenotípico modal de la población, la selección natural actúa como estabilizadora (WRIGHT, 1935; MATHER, 1953; ROBERTSON, 1956; SINGH y LEWONTIN, 1966, etc.).

Existen en la naturaleza caracteres cuantitativos que parecen ser resultado de una selección estabilizadora tan eficaz que sólo por excepción aparecen individuos con fenotipo algo desviado del típico de la especie. Sin embargo esa tipificación del fenotipo no significa ausencia total de variación genética en los indivi-

duos; WADDINGTON (1942) propuso la teoría de la canalización del desarrollo para explicar este particular efecto estabilizador (selección canalizadora). La hipótesis ha tenido algunas comprobaciones experimentales (WADDINGTON, 1960; SCHARLOO, 1964; RENDEL, 1967; RUBIO, 1971) pero no se ha podido demostrar en todos los caracteres en que se esperaba. Tampoco se ha podido comprobar en sus detalles qué mecanismo produce esa estabilidad fenotípica con latente variabilidad genética, que puede ser explotada por la selección direccional cuando por una u otra causa se expresa fenotípicamente (ver, por ejemplo, FRASER, 1963).

El presente trabajo se limita a analizar la selección estabilizadora definida operacionalmente por el criterio con que se eligen los genitores (un valor fenotípico intermedio) y por su efecto reductor de la varianza fenotípica alrededor de ese valor fenotípico.

Por otra parte, en los trabajos antes citados se trata de *restaurar* la estabilización natural del fenotipo normal en poblaciones que la hayan perdido por la presencia de un mutante. En cambio, aquí se pretende investigar en qué condiciones se puede *producir* estabilización de un fenotipo cuantitativo diferente del normal en la especie. RENDEL y SHELDON (1960), en una cepa *scute* de *Drosophila melanogaster* canalizaron el carácter «número de macroquetas escutelares». en un fenotipo nuevo (dos quetas) que es intermedio dentro de la gama variable de esa cepa mutante.

Entre todas las macroquetas de *Drosophila*, las de las regiones dorsocentral y escutelar son tan estables, en número y localización, que pueden considerarse modelo de constancia fenotípica y de canalización. Lo normal son cuatro quetas en cada una de esas regiones; y en ambas se hallan localizadas según un patrón muy preciso de distribución, con simetría bilateral y antero-posterior. Se presentan anomalías fenotípicas por supresión de alguna(s) queta(s) normal(es) y por adición de quetas extra, más o menos próximas a las normales. La localización de las anomalías dentro del patrón normal de distribución, no parece ser al azar. Pueden deberse a una mutación que, al alterar de modo drástico el sistema genético, destape variabilidad genética oculta; o pueden ser simples desviaciones que aparecen a veces en las poblaciones normales como expresión de esa variabilidad genética que de ordinario está encubierta por la canalización del fenotipo. En ambos casos, esa variación genética así expresada en fenotipos anómalos responde a la selección.

Nuestro trabajo difiere del de RENDEL y SHELDON en aspectos que parecen importantes para la problemática de la selección estabilizadora y para el conocimiento genético del carácter macroquetas en particular. En primer lugar aquí se selecciona en poblaciones naturales, donde la variación fenotípica es escasa, mucho menor que la de una cepa mutante y de características distintas a las de ésta. Más importante, su método combina dos presiones selectivas, la selección familiar directa para la reducción de varianza y la selección individual para el fenotipo nuevo; aquí sólo se aplica la selección individual para el fenotipo anó-

malo, porque según la teoría de la selección estabilizadora esta presión selectiva debe ser suficiente para reducir la varianza fenotípica. Añadirle la otra presión selectiva puede dificultar la interpretación de los resultados. Además, RENDEL y SHELDON prescinden de la posición de las quetas seleccionadas dentro del patrón de distribución espacial, siendo como es una importante característica del carácter normal canalizado en la naturaleza; aquí realizamos selección para un número anómalo de quetas con localización concreta: la que tienen con más frecuencia las quetas anómalas en las poblaciones donde se realiza la selección. Incluye, pues selección para número y localización definida, que es simétrica, de las quetas.

Desde la observación reiterada, en poblaciones naturales y seleccionadas, que las quetas extra escutelares aparecen más a menudo en la posición anterior, se ha llegado a probar por diversos datos y métodos de análisis experimental, que las localizaciones escutelares anterior y posterior manifiestan cierta independencia de regulación genética y que el fenotipo normal está más firmemente canalizado en la localización anterior que en la posterior (FRASER, 1963; RUBIO, 1966; SCOWCROFT, GREEN y LATTER, 1968; LATTER y SCOWCROFT, 1970). Es decir, que el fenotipo normal, numérico y posicional, debe definirse como «una queta por localización» y no como número global de quetas en el área escutelar (ROBERTSON, 1965). Sólo así se explica haya tenido éxito la selección direccional para quetas extra en localizaciones específicas.

En el presente trabajo se combinan dos aportaciones que se encuentran por separado en los anteriores: la posibilidad de selección estabilizadora a nivel fenotípico distinto del normal y la independencia genética de las posiciones escutelares anterior y posterior. Como contraste se seleccionan también en otra línea paralela, quetas extra dorsocentrales, ya que el problema posicional en el área dorsocentral está poco estudiado, aunque ya se han señalado algunas diferencias con la escutelar en poblaciones que presentan afectadas las macroquetas de ambas áreas (RUBIO, 1966).

## MATERIAL Y METODOS

El fenotipo, distinto del normal, que se intenta estabilizar es dos quetas extra (además de las normales) dorsocentrales o escutelares. Las poblaciones iniciales son dos, de distinta especie y procedencia geográfica. En ambas la selección se inició con las moscas con alguna queta extra que aparecen con baja frecuencia en las poblaciones naturales. Pero en cada una se obtuvieron de modo diferente las primeras moscas con dos quetas extra en posición simétrica.

1. En una población de *Drosophila melanogaster*, de Aravaca, sometida a selección para aumentar el número total de quetas dorsocentrales y escutelares, se observó desde las primeras generaciones que aparecían más quetas extra escutelares que dorsocentrales. Además en la generación seis ya era llamativa la frecuencia de moscas con dos quetas extra escutelares anteriores simétricas.

CUADRO N.º 1

*Amplitud de las clases, en probits, en líneas seleccionadas*  
(Valores medios de las 15 primeras generaciones)

	Clases (N.º de quetas extra)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Línea C-25	0,78	0,85	0,61	0,55	0,61	0,56	0,43		
Línea H-25	0,89	0,55	0,50	0,54	0,42	0,44	0,47	0,59	0,80

En el Cuadro 1 se cuantifica esa mayor amplitud de la clase dos en esta línea (C-25), y se contrasta con los datos de otra línea (H-25), de distinto origen geográfico pero seleccionada de modo idéntico donde no se observó el fenómeno. La mayor amplitud de una clase, en probits, indica acumulación preferente de individuos, y se interpreta como indicio de nuevo umbral o nivel de canalización (RENDEL, 1967). Este dato motivó el derivar de la línea C-25 una línea estabilizadora (C-C) por selección de moscas con dos quetas extra escutelares en posición anterior simétrica. Sólo en las cuatro primeras generaciones fue inevitable (dado el criterio de la selección previa en C-25) emplear genitores que tuvieran además alguna queta extra dorsocentral; de no hacerlo así el tamaño efectivo de la naciente línea C-C hubiera sido demasiado pequeño. La Fig. 1 sirve para contrastar la evolución general de los valores fenotípicos medios de las tres líneas de *D. melanogaster*: Las C-25 y H-25, ambas de selección direccional pero distintas en respuestas, y C-C estabilizadora.

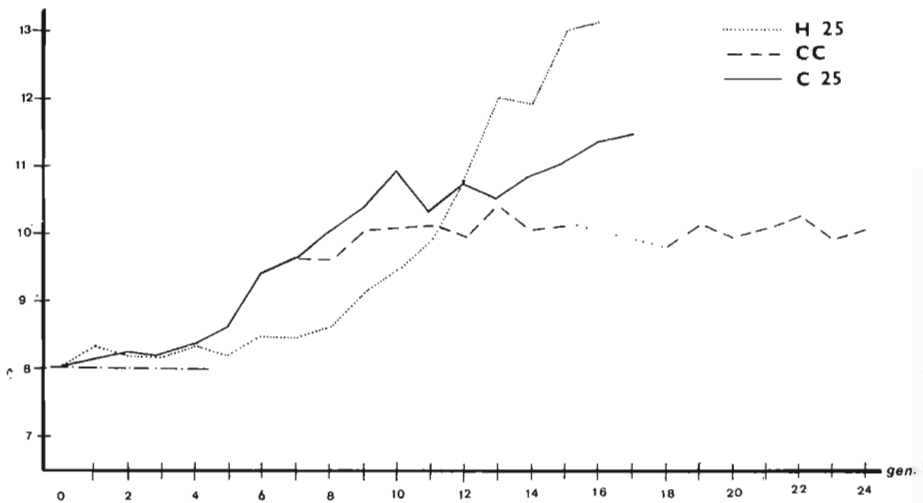


Fig. 1.—Respuesta, en número medio de quetas dorsocentrales y escutelares (ordenadas), en líneas de selección direccional (C-25 y H-25) y de selección estabilizadora (C-C).

2. En la población de *Drosophila pseudoobscura*, de Davis, se examinaron 40 líneas isomaternas derivadas de hembras fecundadas en la naturaleza (entre dos y cuatro generaciones de endogamia). En ocho de ellas había bastantes moscas con quetas extra; dado que predominaban las dorsocentrales en unas líneas y las escutelares en otras, se agruparon según ese criterio para formar las poblaciones base de las dos líneas de selección EDC (extras dorsocentrales) y ESC (extras escutelares). Los genitores seleccionados tenían sólo dos quetas extra simétricas. La localización a seleccionar no ofrecía duda en la línea escutelar ESC por lo ya dicho (Introducción) sobre las posiciones anterior y posterior escutelares; se seleccionó la anterior. En la línea dorsocentral EDC, ante la ausencia de referencias y la imprecisión de las localizaciones, se optó por seleccionar la posición más frecuente en la población, la intermedia entre las normales anterior y posterior.

En las tres líneas, C-C, EDC y ESC no se pretendió mantener un determinado diferencial de selección en todas las líneas y generaciones, pues interesaba ante todo desarrollar al máximo las líneas. Por la misma razón el tamaño de las descendencias contadas fue muy alto en las primeras generaciones (500 de cada sexo como mínimo). Luego se redujo a 200 de cada sexo, cuando se comenzó a mantener cada línea mediante ocho cultivos, cada uno con seis genitores vírgenes de cada sexo, en sistema rotatorio de cruzamientos. La selección es individual, pero de hecho contribuyen (aunque no por igual) todos los cultivos a la generación siguiente. Las condiciones de alimento y temperatura ( $22^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$ ) fueron las mismas, excepto con ocasión de un traslado de laboratorio, período en que tampoco se practicó selección.

## RESULTADOS

### Línea escutelar C-C de *D. melanogaster*

En las hembras el número medio de quetas extra (Cuadro 2) llega pronto al valor seleccionado (dos quetas) sin duda por efecto de la selección previa, y se mantiene muy próximo a él, sin aumentar por la continuada selección, que ya sólo acumula individuos en la clase 2. Disminuye significativamente (al 5 %) la primera vez que se relaja la selección (gener. 8-11), pero no la segunda (gener. 17-27).

Es normal el dimorfismo sexual encontrado para el valor fenotípico medio; pero es significativo que disminuya con la selección, porque las hembras no pueden rebasar el valor medio de dos quetas extras. Aunque no desaparece (porque los machos tampoco rebasan el valor 1,65) su disminución sugiere la efectividad estabilizadora de la selección para el nuevo nivel fenotípico; ya que es típico de la canalización natural (a nivel de cuatro quetas escutelares) la ausencia de dimorfismo sexual, y también lo es que el dimorfismo aparezca cuando se

CUADRO N.º 2  
*Número medio de quetas extra y coeficientes de variación.  
 Línea C-C de selección escutelar.*

Generac.	Machos		Hembras	
	$\bar{X}$	C.V.	$\bar{X}$	C.V.
1	0,875 ± 0,096	0,986 ± 0,078	1,580 ± 0,102	0,620 ± 0,046
2	1,191 ± 0,061	0,726 ± 0,036	2,021 ± 0,073	0,497 ± 0,026
3	1,244 ± 0,048	0,732 ± 0,028	2,062 ± 0,042	0,402 ± 0,015
4	1,180 ± 0,039	0,687 ± 0,019	2,103 ± 0,043	0,416 ± 0,014
5	1,259 ± 0,042	0,665 ± 0,018	1,936 ± 0,038	0,398 ± 0,016
6	1,656 ± 0,031	0,429 ± 0,013	2,390 ± 0,035	0,332 ± 0,010
7	1,444 ± 0,045	0,517 ± 0,022	2,063 ± 0,043	0,331 ± 0,014
8	1,646 ± 0,039	0,366 ± 0,017	2,091 ± 0,039	0,286 ± 0,013
11	-	-	1,787 ± 0,038	0,331 ± 0,015
12	-	-	2,200 ± 0,037	0,263 ± 0,012
13	-	-	1,964 ± 0,028	0,301 ± 0,008
14	-	-	2,040 ± 0,033	0,283 ± 0,010
15	-	-	2,025 ± 0,031	0,291 ± 0,011
16	1,587 ± 0,052	0,413 ± 0,023	1,925 ± 0,034	0,221 ± 0,012
17	1,675 ± 0,049	0,370 ± 0,021	2,019 ± 0,044	0,275 ± 0,015
27	-	-	1,988 ± 0,032	0,307 ± 0,010

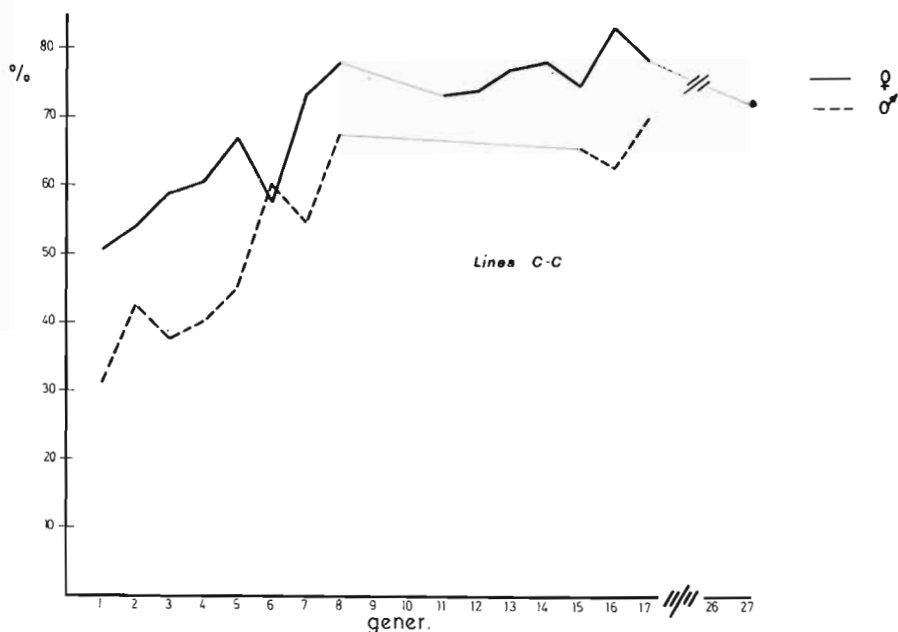
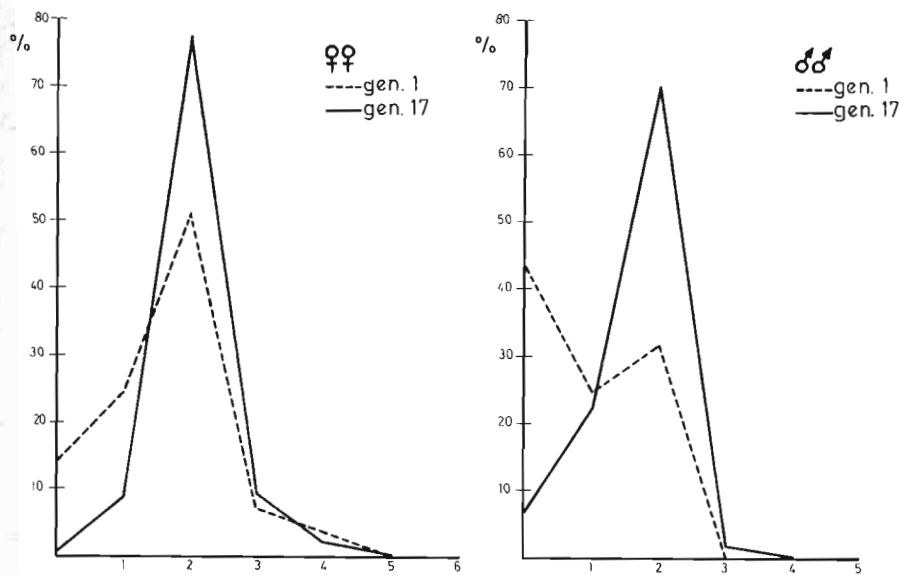
No figuran datos de los machos en las generaciones en que sólo se contaron las hembras, aunque se siguió seleccionando en ambos sexos.

rompe esa canalización. Otro dato también lo sugiere: aunque en esta línea C-C aparecen individuos con más de dos quetas extras, como efecto remanente del tipo de selección practicado en la línea de origen (C-25), su número desciende lentamente con la selección estabilizadora.

Se ha reducido la varianza fenotípica, como muestran (Fig. 2) las distribuciones de frecuencias fenotípicas al principio y al final de la selección estabilizadora. La diferencia notable entre los sexos es coherente con el dimorfismo señalado para los valores medios.

En el Cuadro 2 se ve que la selección va reduciendo el coeficiente de variación hasta un grado significativo (el 62 % en los machos y el 56 % en las hembras) y que este efecto se ha alcanzado prácticamente ya en la generación ocho.

Interesa reflejar la respuesta a la selección en función de la frecuencia de la clase seleccionada, dos quetas extra (Fig. 3). Su frecuencia inicial es ya sustancial y demuestra la intensidad de la aparición espontánea de este fenotipo incluso cuando la selección previa no lo favorecía ni directa ni exclusivamente (ver Material y Métodos). Este hecho es coherente con la rápida respuesta obtenida en las primeras ocho generaciones de selección estabilizadora, y con la ausencia de disminución significativa cuando se relaja dicha selección. También existe y se mantiene cierto dimorfismo sexual en la respuesta.



En todos los resultados anteriores, tras una rápida respuesta significativa, aparece un tope o límite a la misma.

La respuesta a la selección desde el punto de vista de la localización anterior y simétrica bilateral, sólo se estudia en las moscas con dos quetas extra por razones obvias. Distinguimos la simetría numérica (una queta extra a cada lado en cualquier posición) y la simetría posicional dentro de la numérica (las dos anteriores o las dos posteriores, aunque esto último es muy raro). La presencia de quetas intermedias, entre las normales anterior y posterior, hace difícil clasificar

CUADRO 3  
*Respuesta a la selección en simetría bilateral (%)*

Generac.	Simetría numérica				Posicional			
	Asimétricas		Asimétricas		Simétricas		Dudosas	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
3	4,87	2,26	2,65	0,75	58,41	63,91	34,07	33,08
4	3,05	1,20	1,69	2,45	62,37	71,08	32,86	25,30
5	0,70	1,14	2,47	4,54	60,78	59,66	36,05	34,66
6	1,95	1,90	1,32	0,63	63,24	63,49	33,44	33,96
7	1,50	0,00	1,05	0,68	72,10	71,34	25,26	27,89
8	0,50	0,00	0,53	1,23	70,74	70,73	28,19	28,39
11	0,57	0,00	1,14	0,87	80,57	72,34	17,71	26,78
17	1,58	0,00	0,79	0,00	69,05	79,46	28,57	20,54

con exactitud un cierto número de casos; para evitar apreciaciones subjetivas, incluso con mediciones tediosas, se les considera dudosas (Cuadro 3). Aún así, es evidente que puede obtenerse incremento de simetría numérica y posicional cuando la selección se suma a la espontánea frecuencia de aparición de este fenotipo.

En las primeras generaciones seguían apareciendo quetas extra dorsocentrales debidas al origen de la línea (ver Material y Métodos). No se consideró necesario contarlas; pero era evidente su progresiva disminución hasta desaparecer.

#### Líneas escutelar ESC y dorsocentral EDC de *D. pseudobscura*

En estas líneas, pese a la diferencia de especie y del modo de obtener los primeros genitores, la respuesta a la selección es comparable a la de la línea C-C.

El Cuadro 4 presenta los cambios en número medio de quetas extra; en ningún caso llega al valor fenotípico seleccionado, sin duda por ser muy bajos los valores iniciales. Esta debe ser la causa de que el dimorfismo sexual presente en la línea escutelar ESC no ha disminuido con la selección, que ni siquiera el valor



CUADRO N.º 4

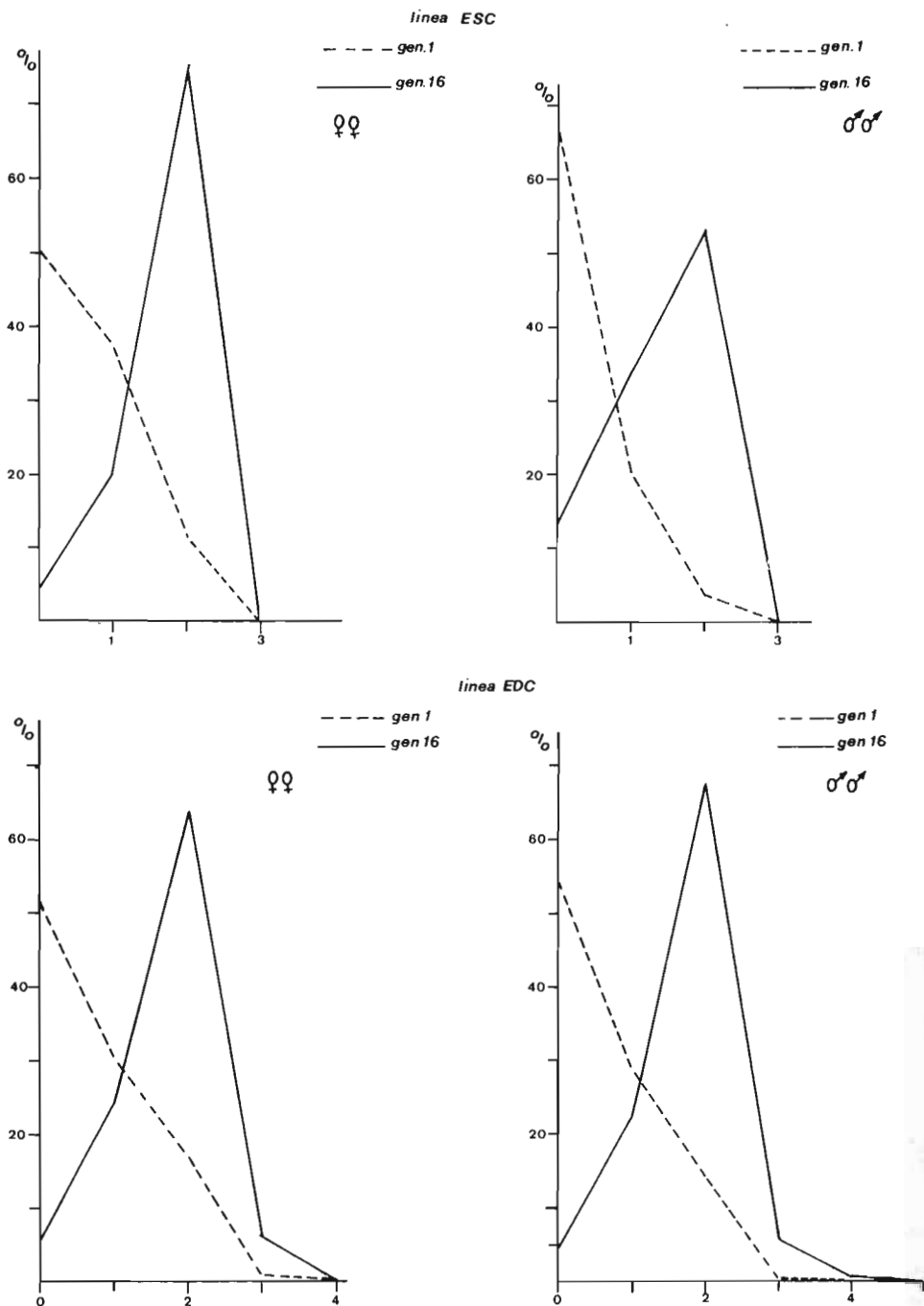
*Número medio de quetas extra y coeficientes de variación*

<i>Línea ESC de selección escutelar</i>				
Generac.	Machos		Hembras	
	$\bar{X}$	C.V.	$\bar{X}$	C.V.
1	0,277 ± 0,017	1,899 ± 0,044	0,623 ± 0,023	1,116 ± 0,026
2	0,316 ± 0,025	1,803 ± 0,052	0,645 ± 0,034	1,122 ± 0,035
3	0,280 ± 0,024	1,950 ± 0,061	0,722 ± 0,031	1,081 ± 0,031
4	0,512 ± 0,031	0,377 ± 0,021	1,190 ± 0,033	0,669 ± 0,021
5	0,750 ± 0,045	1,068 ± 0,042	1,562 ± 0,034	0,414 ± 0,016
6	1,088 ± 0,031	0,751 ± 0,021	1,610 ± 0,022	0,376 ± 0,010
10	1,038 ± 0,035	0,768 ± 0,024	1,390 ± 0,030	0,505 ± 0,017
11	1,058 ± 0,033	0,718 ± 0,022	1,728 ± 0,024	0,305 ± 0,009
12	1,246 ± 0,034	0,625 ± 0,020	1,709 ± 0,023	0,303 ± 0,010
15	1,436 ± 0,042	0,470 ± 0,021	1,769 ± 0,029	0,254 ± 0,012
16	1,401 ± 0,038	0,506 ± 0,019	1,708 ± 0,028	0,320 ± 0,011

<i>Línea EDC de selección dorsocentral</i>				
1	0,591 ± 0,022	1,243 ± 0,027	0,677 ± 0,023	1,167 ± 0,024
2	0,682 ± 0,033	1,095 ± 0,035	0,758 ± 0,035	1,022 ± 0,032
3	0,838 ± 0,035	0,974 ± 0,027	0,876 ± 0,036	0,968 ± 0,029
4	1,019 ± 0,031	0,831 ± 0,022	1,087 ± 0,029	0,762 ± 0,019
5	1,380 ± 0,048	0,552 ± 0,018	1,444 ± 0,046	0,504 ± 0,023
6	1,077 ± 0,053	0,817 ± 0,035	1,398 ± 0,054	0,647 ± 0,027
10	1,376 ± 0,034	0,547 ± 0,018	1,324 ± 0,036	0,619 ± 0,019
11	1,526 ± 0,032	0,477 ± 0,015	1,359 ± 0,035	0,572 ± 0,018
12	1,704 ± 0,031	0,387 ± 0,013	1,535 ± 0,034	0,497 ± 0,015
15	1,826 ± 0,047	0,397 ± 0,018	1,676 ± 0,046	0,442 ± 0,020
16	1,752 ± 0,034	0,363 ± 0,014	1,730 ± 0,037	0,401 ± 0,015

medio de las hembras ha llegado al tope de la selección. En cambio, en la línea dorsocentral EDC el ligero dimorfismo sexual existente en la primera generación desaparece en las siguientes y llega a cambiar de signo desde la generación 10, con diferencias significativas. Parece que esta falta de claro dimorfismo sexual para el número de quetas extra es típico de la región dorsocentral (RUBIO, 1971 y datos sin publicar). En cambio en la región escutelar ese dimorfismo ha sido señalado por numerosos autores, y aquí lo encontramos en las líneas ESC y C-C.

Se constatan otras diferencias entre las líneas ESC y EDC, más relevantes para entender la selección estabilizadora. Las Figs. 4 y 5 muestran la reducción de variación producida en ambas líneas. Pero mientras en la línea escutelar ESC no se rebasa nunca la clase 2 (excepto en las hembras de la generación 11 y los machos de la 12 y sólo el 0,4 % en cada descendencia) en la línea dorsocentral EDC aparece la clase 3 en todas las generaciones y en ambos sexos con tendencia



Figs. 4 y 5.—Distribución de frecuencias por número de quetas extra (abscisas) en las generaciones inicial y final de las líneas escutelar ESC (arriba) y dorsocentral EDC (abajo).

a aumentar, y a partir de la generación 10 aparece también la clase 4. En las generaciones 15 y 16 los individuos con más de dos quetas extras llegan al 9,59 % y el 6,38 %. Es decir, la capacidad de estabilización, o, si se prefiere, el umbral entre las clases 2 y 3 quetas, es notablemente inferior en la región dorsocentral que en la escutelar.

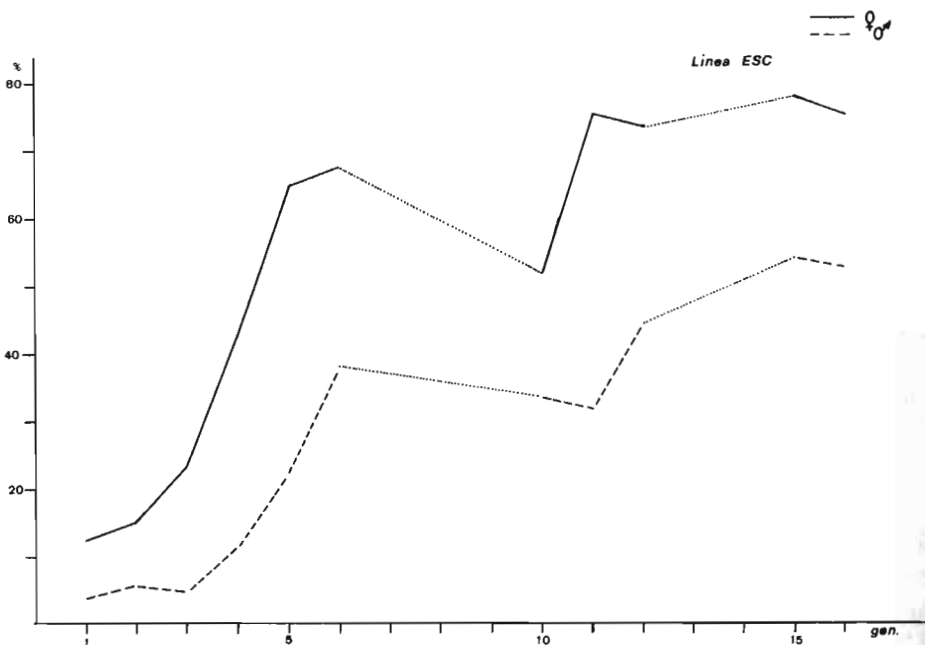
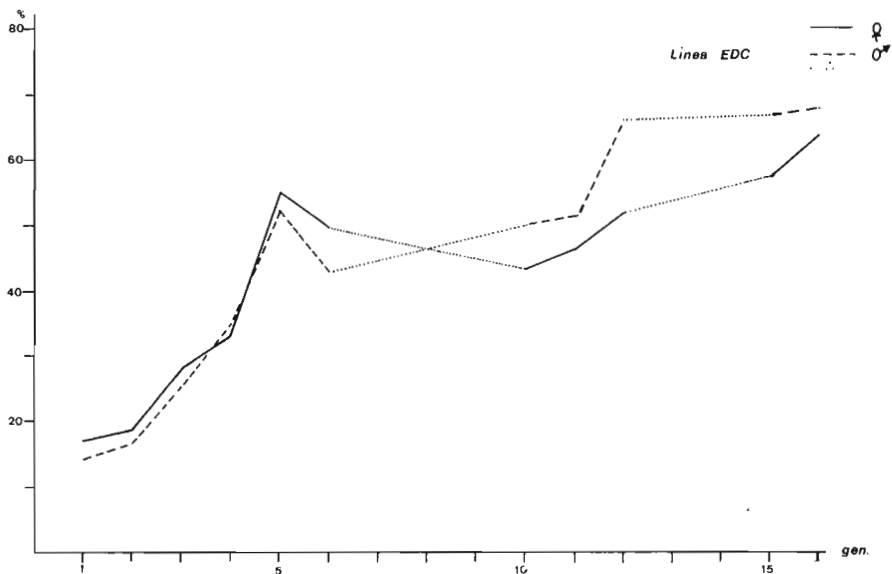
Sin embargo en las dos líneas ha disminuido en grado notable el coeficiente de variación, entre el 65 % y el 73 % según línea y sexo (Cuadro 4). No sólo por reducción de las clases con menos de dos quetas extras, sino también por aumento de la clase seleccionada (Figs. 6 y 7). En la línea dorsocentral EDC este aumento es más continuado, sin verse afectado por la relajación de selección (generaciones 7-9) como ocurre en la línea ESC, y más similar en ambos sexos; pero en conjunto el nivel final es igual al nivel final medio de los dos sexos en la línea escutelar ESC donde la selección incluso exagera la diferencia inicial entre los sexos.

En ninguna de estas dos líneas parece haberse llegado a un plateau en la respuesta; esta diferencia respecto a la línea C-C puede ser debida a que las líneas de *D. pseudoobscura*, por no haber estado sometidas a selección direccional previa, parten de un nivel más lejano en todos estos parámetros.

La diferencia más notable entre las dos líneas de estabilización escutelar, la C-C de *D. melanogaster* y la ESC de *D. pseudoobscura*, se refiere a la simetría numérica y posicional en los individuos con dos quetas extra. La proporción de individuos asimétricos de uno y otro tipo en la línea ESC no supera el 5 % ni siquiera en las primeras generaciones.

No parece razonable apelar a peculiaridades de especies diferentes, a menos que no hubiera otra explicación. Esta podría ser el origen de la línea ESC, a partir de unas pocas líneas isomaternas escogidas precisamente porque mediante endogamia entre hermanos, sus descendencias presentaban solo quetas extra escutelares y éstas preferentemente en posición anterior. Además, desde el principio se seleccionó para esa localización. En cambio la línea C-C derivó de una población seleccionada para aumento de quetas extra prescindiendo de su localización, por lo cual es verosímil que sus iniciadores tuvieran mayor variación genética para el patrón de distribución espacial que los de la línea ESC.

En ambas líneas, EDC y ESC, se cuantificó la aparición de quetas extra en la región torácica no seleccionada. En ninguna de las líneas hay respuesta correlacionada, aunque en la mayoría de las generaciones aparecen algunas moscas con esas quetas: el porcentaje medio por generación es el 1,08 en la línea EDC (con valores extremos 0 y 3,95 %) y el 0,44 en la línea ESC (con valores extremos 0 y 2,00 %); su incidencia fluctúa sin ninguna tendencia que pueda relacionarse con la selección.



Figs. 6 y 7.—Cambios en la proporción de individuos con el fenotipo anómalo seleccionado, producidos por la selección estabilizadora en las líneas escutelar ESC (arriba) y dorsocentral EDC (abajo). En las generaciones 7 a 9 no se practicó selección; desde la 12 a la 15 hubo selección, aunque no se contaron descendencias.

## DISCUSION

Diseñamos la selección estabilizadora dorsocentral como contraste con la escutelar, y sus diferencias en respuesta lo justifican. Pero hay que destacar también que éste es el primer caso en que, a partir de la escasa variabilidad espontánea de un fenotipo canalizado en una misma y limitada muestra populacional, se identifican individuos con variación genética bien diferenciada por regiones, y se logra por selección separar factores genéticos con especificidad de área sin que se presenten respuestas correlacionadas en la otra área. Este hecho, y las demás diferencias observadas entre las líneas dorsocentral y escutelares, muestran que hay suficiente independencia en el control genético de los procesos de desarrollo de ambas regiones del tórax, tal como sugerían anteriores resultados (RUBIO, 1971). Parece, pues, que ya no es posible considerar del todo común el proceso de desarrollo en que aparecen las quetas dorsocentrales y escutelares. Otros datos sólo prueban que lo sea en parte (GIBSON, 1968).

RUBIO (1966) demuestra que la selección estabilizadora para restaurar el fenotipo normal es más eficaz si tiene en cuenta también la posición y no sólo el número de las quetas, apoyando así experimentalmente la hipótesis de ROBERTSON (1965) sobre el enfoque correcto para definir y analizar el fenotipo macroquetas de *Drosophila*. Los resultados de este trabajo, sobre todo en las líneas escutelares, no sólo corroboran la validez de ese enfoque para la estabilización de un fenotipo distinto del normal; sugieren además que también el fenómeno de umbral (y por tanto de posible canalización) hay que definirlo a nivel de localización, y que hay un nuevo umbral para cada nueva queta que se añade por localización. La exacta simetría bilateral de las quetas cuando existe canalización hace pensar que ésta sólo puede lograrse (restaurada o producida de nuevo) si se alcanza el mismo umbral en las dos localizaciones simétricas. Por otra parte entra en juego también la independencia entre zona anterior y posterior del escutelo. En conclusión parece posible distinguir y predecir sucesivos niveles de canalización a medida que se llegue a cada nuevo umbral o en una sola de esas zonas (anterior o posterior) o en ambas. Serían los niveles de seis, ocho, diez, etc., quetas, si los designásemos por su número total de quetas escutelares.

Se ha confirmado la predicción de que la selección reduciría la variación fenotípica. Tratándose de un carácter muy canalizado, al forzar por selección un aumento del valor fenotípico medio se está desplazando el sistema genético fuera de la zona donde la canalización natural es efectiva; lo cual hace esperar un aumento de la varianza, porque se está provocando la manifestación de variación antes inexpresada. Así ocurre en toda selección direccional. La selección aquí practicada es desde luego direccional (para llevar el número medio de quetas extra desde 0 en la población inicial hasta cerca de 2) pero al mismo tiempo es muy limitada porque se intenta estabilizar un fenotipo muy próximo al normal (sólo debe aumentar una queta extra y sólo en dos de las varias localizaciones

posibles). Por un lado destaca variabilidad y por otro la reprime casi inmediatamente. En el otro experimento publicado de producción de canalización para fenotipo diferente del normal (RENDEL y SHELDON, 1960) la selección practicada no tiene nada de direccional ya que sólo precisa reducir la varianza de una población que ya tiene abundante variación fenotípica expresada por ser mutante. Y además la presión selectiva se ejercía directamente sobre esa varianza. Nuestros resultados en valores fenotípicos medios y en reducción del coeficiente de variación demuestran la preponderancia del efecto tope (estabilizador) por encima del efecto direccional de una selección dirigida sólo al valor fenotipo que se quiere estabilizar. La explicación más razonable es que el fenotipo numérico seleccionado (dos quetas, en lugar de una, por localización) representa un umbral donde puede ser retenida variabilidad genética inexpresada. Es clara la similitud de esta situación con lo que ocurre para este mismo carácter cuando se restaura la canalización del fenotipo normal (RENDEL, 1969; RUBIO, 1971). Que todo eso ocurra en las localizaciones escutelares anteriores sin afectar a las posteriores, es consecuencia de lo dicho ya sobre la independiente regulación genética de esas localizaciones que hace definir como unidad del fenotipo la localización y no el conjunto del escutelo.

No puede excluirse que esa reducción de la varianza fenotípica se deba en parte a disminución de la varianza aditiva por homocigosis. Pero resulta difícil concebir cómo la homocigosis sola pueda fundamentar dos niveles tan próximos de estabilización de un carácter poligénico cuantitativo (0 y 1 queta extra por localización). FRASER (1962) demuestra, mediante experimentos de simulación, que la mera selección de un fenotipo modal no puede causar ninguna reducción significativa de la frecuencia de las clases extremas si no se le añade algún mecanismo o factores de canalización; porque la selección estabilizadora que actúe sólo sobre la variación genética aditiva es muy poco eficiente y por tanto hay que esperar que el sistema mantenga bastante heterocigosis (a menos que esa selección vaya acompañada de endogamia, FRASER et al., 1965). Este sería el caso de nuestra línea dorsocentral EDC. Pero si el claro resultado de la línea escutelar ESC fuera debido a homocigosis (dado el origen y tamaño populacional de la línea seleccionada) no habría explicación para su diferencia con la línea dorsocentral EDC, de igual origen y tamaño. El evidente contraste entre ambas apunta a que sea más fácil lograr canalización en el área escutelar que en la dorsocentral, debido a diferentes características intrínsecas de la regulación del desarrollo en cada una de ellas. Por otra parte, si lo que está determinado genéticamente es cada localización, anterior o posterior, con cierta independencia («una localización-una queta»), en la línea ESC al seleccionar las localizaciones anteriores queda bien fijado el criterio de selección: «tal localización-dos quetas». Si en la región dorsocentral existe también esa suficiente independencia entre localizaciones anterior y posterior, al seleccionar quetas extras intermedias que quizás tienen una relación ambigua con dichas localizaciones, quizás ha ido variando de

unas moscas a otras la localización seleccionada para producir dos quetas. Aunque con nuestros datos actuales no puede decidirse esta cuestión, sin embargo las diferencias regionales en simetría inicial y en sus cambios por la selección apoyan esa interpretación de diferencias regionales en capacidad de canalización, porque la simetría es una expresión de la regulación del desarrollo con la que debe estar relacionada la canalización (RUBIO, 1971).

En definitiva el proceso canalizador es parte integrante del desarrollo de un área u órgano determinado; en la medida en que dos áreas tengan independencia en el desarrollo, pueden tener también diferencias en su canalización. Y nuestros datos aportan pruebas de suficiente independencia en el desarrollo de las regiones dorsocentral y escutelar.

#### BIBLIOGRAFIA

- FRASER, A. S. (1962).-*J. Theoret. Biol.*, **2**: 329-346.  
FRASER, A. S. (1963).-*Genetics*, **48**: 497-514.  
FRASER, A. S., W. SCOWCROFT, R. NASSAR, H. ANGELES y G. BRAVO (1965).-*Aust. J. Biol. Sci.*, **18**: 619-641.  
GIBSON, J. B. (1968).-*Nature*, **217**: 188-190.  
LATTER, B. D. H. y W. SCOWCROFT (1970).-*Genetics*, **66**: 685-694.  
MATHER, K. (1953).-*Symp. Soc. Exper. Biol.*, **7**: 66-95.  
RENDEL, J. M. (1959).-*Evolution*, **13**: 425-439.  
RENDEL, J. M. (1967).-Canalisation and gene control. Logos Press. London.  
RENDEL, J. M. y B. L. SHELDON (1960).-*Aust. J. Biol. Sci.*, **13**: 36-47.  
ROBERTSON, A. (1956).-*J. Genetics*, **54**: 236-249.  
ROBERTSON, A. (1965).-*Am. Natur.*, **99**: 19-24.  
RUBIO, J. (1966).-Ph. D. thesis. London University.  
RUBIO, J. (1971).-Selección estabilizadora y canalización en las quetas de *Drosophila*. Public. Universidad de Barcelona, 46 pp.  
SCHARLOO, W. (1964).-*Genetics*, **50**: 553-562.  
SCOWCROFT, W., M. M. GREEN y B. D. H. LATTER (1968).-*Genetics*, **60**: 373-388.  
SINGH, M. y R. C. LEWONTIN (1966).-*Proc. Nat. Acad. Sci.*, **56**: 1.345-1.348.  
WADDINGTON, C. H. (1942).-*Nature*, **150**: 563-565.  
WADDINGTON, C. H. (1960).-*Gen. Res.*, **1**: 140-150.  
WRIGHT, S. (1935).-*J. Genetics*, **30**: 243-256.