

HERENCIA MATERNA DE ALTERACIONES ESTRUCTURALES DE LAS QUETAS EN *Drosophila simulans*

Por

MIGUEL A. COMENDADOR

Departamento Interfacultativo de Genética
Universidad de Oviedo

RESUMEN

En una cepa de *D. simulans* se detectó una alteración de las macroquetas dorsocentrales y escutelares con transmisión por vía materna. Este trabajo aporta nuevos datos sobre dicho carácter. Como propiedades más destacables de este carácter cabe destacar: *I* existe una fuerte respuesta a la selección, *II* las quetas dorsocentrales y escutelares en localizaciones atípicas también son susceptibles de sufrir modificación de la estructura, *III* existe una fuerte tendencia a que las quetas con la estructura alterada se localice en un mismo lado del cuerpo, *IV* individuos procedentes de líneas con fenotipo normal pueden adquirir el fenotipo mencionado mediante infección.

Se formula una hipótesis que podría explicar gran parte de las propiedades conocidas de este carácter.

SUMMARY

An alteration of the structure of the dorsocentral and scutellar bristles with maternal transmission, was detected in a *D. simulans* line. This paper contributes new data about this alteration. As the most outstanding properties of this character we emphasize: *i* there is a strong response to the selection, *ii* the dorsocentral and scutellar bristles in atypic locations are also capable of experiencing modification of the structure, *iii* there is a strong tendency for the bristles with the altered structure to locate themselves on the same side of the body, *iv* individuals proceeding from lines with wildtype phenotype can acquire the aforementioned alteration by infection.

We formulate an hypothesis that could explain a great part of the known properties of this character.

INTRODUCCION

Las especies del género *Drosophila*, por haber sido ampliamente utilizadas en la investigación genética, son generalmente muy bien conocidas en lo que se refiere a la transmisión de caracteres monogénicos así como al comportamiento de diferentes caracteres bajo control poligénico. Sin embargo, son pocos los casos

conocidos de caracteres transmitidos por vía materna y la mayor parte de ellos son debidos a la presencia de virus (BRUN y PLUS, 1980) o bacterias (DANIELS *et al.*, 1977; OTHA *et al.*, 1979). En otros casos la naturaleza del factor responsable permanece aún desconocida (BUCHETON y PICARD, 1978).

En lo que se refiere a las quetas, se han descrito varias decenas de genes sencillos que afectan al número o estructura de las mismas (LINSLEY y GRELL, 1968). También se conoce la respuesta a la selección de sistemas poligénicos que controlan el número de quetas localizadas sobre diferentes zonas del cuerpo, pero sólo se conoce un caso de alteración del número y estructura de las quetas, transmitida por vía materna (COMENDADOR, 1980).

El caso mencionado ha sido descrito en una línea de *D. simulans*, en la cual se presentan individuos con un fenotipo que ha sido denominado S, consistente en alteraciones en la estructura de las macroquetas, de tal manera que se pueden encontrar en las zonas dorsocentral y/o escutelar desde ausencia total de las quetas, incluido el anillo basal, hasta quetas de tamaño normal pero deformes. El número de quetas con la estructura alterada es variable, pudiendo encontrarse desde individuos con todas las quetas (dorsocentrales y escutelares) con la estructura alterada, hasta individuos con las ocho quetas normales.

Aunque fundamentalmente sólo están afectadas las quetas dorsocentrales y escutelares, también es posible que esta alteración se extienda a macroquetas de otras localizaciones torácicas, principalmente las postalaras.

En el presente trabajo se aportan nuevos datos para el conocimiento de este tipo de alteración estructural de las macroquetas y se formula una primera hipótesis explicativa del fenómeno.

MATERIAL Y METODOS

La cepa que manifiesta el fenotipo S ha sido denominada *sim S* y fue establecida a partir de una hembra procedente de una población de *D. simulans* capturada en las islas Azores.

Esta cepa ha sido mantenida a 18°C en un medio de cultivo a base de levadura de pan muerta y azúcar. Todos los experimentos se han realizado en estas mismas condiciones.

Experimentos de selección

Se efectuó selección intrafamiliar para aumento del número total de quetas dorsocentrales y escutelares de fenotipo S. El número de familias utilizadas fue 30 y la intensidad de selección variable. Aun cuando el carácter se transmite sólo a través de las hembras, la selección se llevó a cabo en los dos sexos.

Se realizaron tres generaciones de selección y los cruzamientos fueron controlados para evitar un aumento de la endogamia.

Cruzamientos con la línea *sim E*

A fin de determinar si la alteración de la estructura de las quetas es un fenómeno que afecta únicamente a la queta como tal o por el contrario, es debido a la posición localizada en que normalmente se encuentra cada queta, se cruzaron hembras de la línea *sim S* con machos procedentes de una línea seleccionada para aumento del número total de quetas dorsocentrales y escutelares (*sim E*). Esta línea fue iniciada a partir de individuos de una población asturiana y por tanto sin relación con la población que dio origen a la línea *sim S*.

De la descendencia de estos cruzamientos se seleccionaron hembras que presentaban fenotipo *S*, las cuales fueron retrocruzadas con machos de la línea *sim E*. En la generación siguiente, pudieron ser seleccionadas hembras que presentaban simultáneamente fenotipo *S* y quetas extra, las cuales fueron de nuevo retrocruzadas. De acuerdo con este último criterio se efectuaron seis generaciones de retrocruzamiento.

Infección artificial

Se tomaron 50 individuos (la mitad de cada sexo) de fenotipo *S*, los cuales fueron homogeneizados en 3 ml de solución de Ringer. En tres placas de 10 mm de diámetro y con alimento fresco, se hizo una extensión de 1 ml del homogeneizado. En cada una de estas placas se sembraron 100 huevos de 6-10 horas de edad.

RESULTADOS

Selección

En la figura 1 se muestran las distribuciones del número de quetas con fenotipo *S*, considerando conjuntamente las dorsocentrales y escutelares, en la población base (G_0) y en las tres generaciones de selección (de G_1 a G_3). En la gráfica correspondiente a G_0 , se puede apreciar una característica notable del carácter *S*: su dimorfismo sexual. Hay una mayor frecuencia de machos con este fenotipo (45,12 %) que de hembras (30,20 %) y el número medio de quetas anormales por mosca afectada es significativamente mayor en machos ($2,32 \pm 0,06$) que en hembras ($1,66 \pm 0,07$).

Esta situación es diferente de la encontrada en otras muchas líneas de *Drosophila* que presentan un fenotipo que afecta a las macroquetas, en las que tanto la penetración como la expresividad son mayores en hembras que en machos (FRASER, 1963; GIBSON, 1968 y RUBIO, 1970).

En las tres generaciones de selección llevadas a cabo, se obtiene una fuerte respuesta y la distribución del número de quetas con fenotipo *S* se desplaza

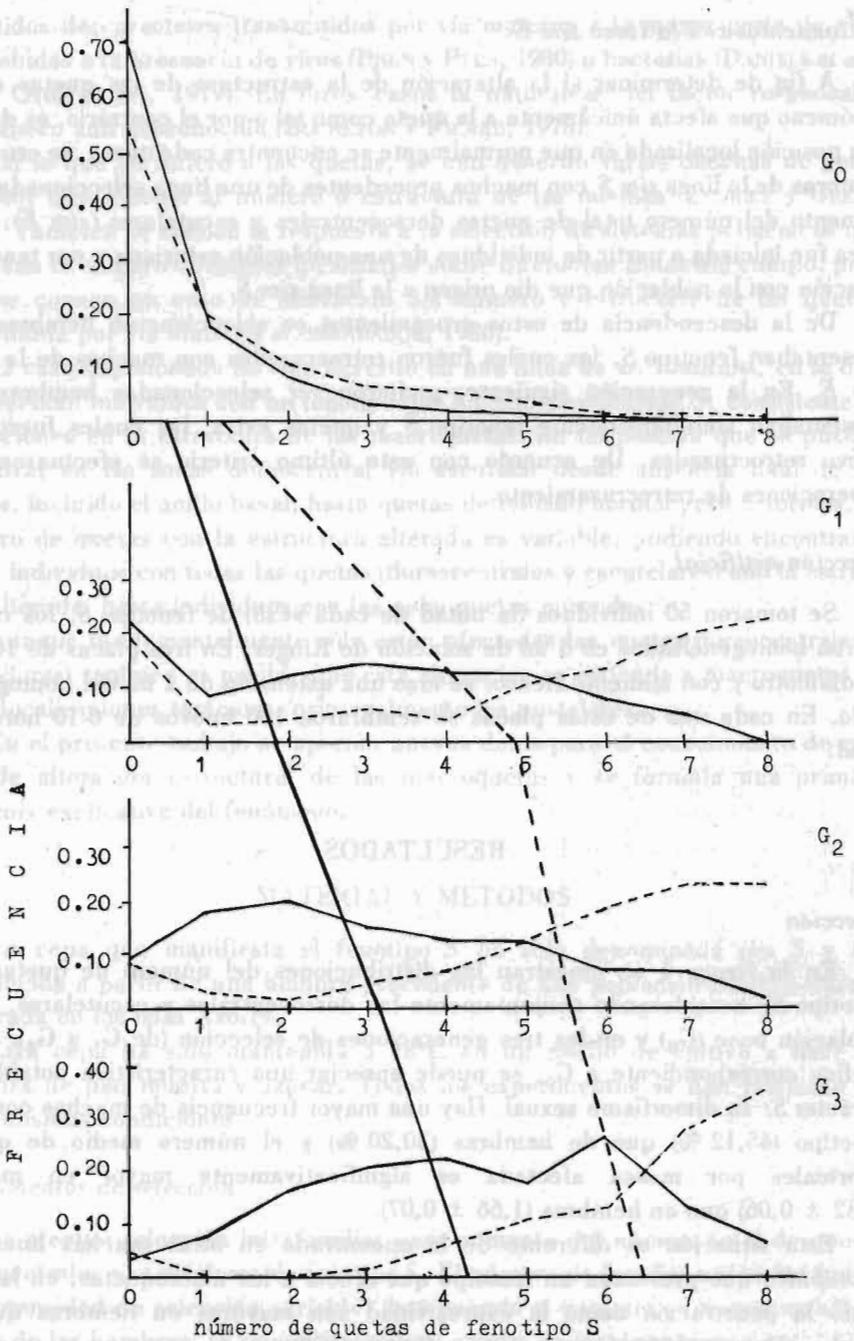


Fig. 1.—Distribución del número de quetas (dorsocentrales + escutelares) con fenotipo S (trazo fino) y variación del número medio de quetas de fenotipo S (trazo grueso) en la población base (G₀) y en las tres generaciones de selección (G₁-G₃). Hembras — machos - - - -.

rápida hacia la derecha. El número medio de quetas *S* por individuo se incrementa significativamente tanto en hembras como en machos, si bien este incremento es mucho más fuerte en machos (de $1,04 \pm 0,08$ en G_0 pasa a $6,50 \pm 0,19$ en G_3) que en hembras (de $0,50 \pm 0,05$ en G_0 a $5,35 \pm 0,20$ en G_3). Así pues, como consecuencia del aumento del número total de quetas con fenotipo *S*, el dimorfismo sexual comentado antes, se hace mucho más patente.

Cruzamientos con la línea *sim E*

En la tabla I se muestran los resultados de los cruzamientos de hembras de fenotipo *S* con machos de la línea *sim E*.

En la primera columna se da el número medio de quetas de fenotipo normal. Como se puede apreciar, hay un descenso significativo en el número de estas quetas o, lo que es lo mismo, un incremento en el número medio de quetas de fenotipo *S*. Este hecho es debido a que, por la metodología seguida, se hizo inevitable llevar a cabo una selección involuntaria para aumentar el número de quetas de fenotipo *S*; en el apartado anterior se mostró la alta eficacia de la selección y por tanto el descenso observado en el número de quetas normales por individuo cabe dentro de lo esperado.

Por otra parte, los retrocruzamientos de las hembras *S* con machos *E*, han mostrado ser eficaces para introducir en la línea *S*, genes responsables del aumento del número de quetas; en efecto, en la segunda columna de la tabla I se da el número medio de quetas extra en cada una de las generaciones y se puede

TABLA I
Variación del número medio de quetas normales, número medio de quetas extra y número medio de quetas extras alteradas y sus errores típicos (E.T.), con las generaciones de retrocruzamiento

	Número medio quetas normales \pm E.T.		Número medio quetas extra \pm E.T.		Número medio quetas extra alteradas \pm E.T.	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
B_0	$7,50 \pm 0,05$	$6,95 \pm 0,08$	-	-	-	-
B_1	$7,44 \pm 0,05$	$7,00 \pm 0,06$	$0,30 \pm 0,02$	$0,11 \pm 0,01$	$0,02 \pm 0,04$	-
B_2	$7,47 \pm 0,13$	$6,26 \pm 0,17$	$1,28 \pm 0,06$	$0,67 \pm 0,05$	$0,11 \pm 0,09$	$0,12 \pm 0,08$
B_3	$6,41 \pm 0,19$	$4,02 \pm 0,21$	$1,53 \pm 0,08$	$1,04 \pm 0,06$	$0,17 \pm 0,09$	$0,38 \pm 0,10$
B_4	$5,54 \pm 0,19$	$2,53 \pm 0,18$	$1,78 \pm 0,10$	$0,93 \pm 0,05$	$0,43 \pm 0,11$	$0,56 \pm 0,11$
B_5	$6,92 \pm 0,15$	$3,48 \pm 0,16$	$2,26 \pm 0,07$	$1,65 \pm 0,05$	$0,44 \pm 0,10$	$1,03 \pm 0,13$
B_6	$6,85 \pm 0,19$	$4,42 \pm 0,22$	$2,39 \pm 0,09$	$2,00 \pm 0,08$	$0,45 \pm 0,10$	$1,02 \pm 0,14$

apreciar un incremento significativo del número de quetas extra. Este incremento es mayor en hembras que en machos, tal y como se espera que ocurra de acuerdo con lo que se conoce en otras líneas de *Drosophila* (GIBSON, 1970 y RUBIO, 1970) y en la propia línea *sim E* (COMENDADOR, datos no publicados).

Se han considerado como quetas extra todas aquéllas cuya localización es diferente de las posiciones normales, pero puesto que en moscas de fenotipo *S* puede no quedar rastro de quetas, incluso en posiciones normales, es factible que algunas «posibles» quetas extra no puedan ser detectadas.

En la última columna de la tabla se refleja el número medio de quetas extra que tienen alterada su estructura, pero es posible que, por la razón señalada en el párrafo anterior, este número sea mayor.

El número medio de quetas extra que presentan fenotipo *S* aumenta con el número de generaciones de retrocruzamiento, y ello por dos razones: por una parte porque el número de quetas extra que pueden tener modificada su estructura aumenta con las generaciones de retrocruzamiento y por otra parte porque, como se señaló más arriba, también aumenta la probabilidad de que una queta presente fenotipo *S* por efecto de la selección ya mencionada.

Las quetas extra, tanto las escutelares como las dorsocentrales, tienden a localizarse sobre la línea que une las quetas anteriores con las posteriores y tanto en las proximidades de las posiciones normales como intersticialmente (WADDINGTON, 1973). En nuestros experimentos de introducción de quetas extra en la línea *sim S* se han podido encontrar quetas extra de fenotipo *S* en todas las localizaciones posibles. Así pues, el fenotipo *S* parece afectar a cualquier queta, normal o extra, con independencia de su localización concreta.

Asimetría

Desde un principio se pudo apreciar que cuando sobre un mismo individuo existían dos o más quetas de fenotipo *S*, había una cierta tendencia a que éstas estuviesen localizadas en un mismo lado del cuerpo (COMENDADOR, 1980).

Para tratar de esclarecer esta idea se han analizado los individuos que presentan dos quetas de fenotipo *S*, tanto si eran dorsocentrales como escutelares, independientemente una zona de la otra. La razón por la cual se eligieron estos individuos es que son los únicos que permiten afrontar el problema: si el número de quetas de fenotipo *S* fuera impar (una o tres) independientemente de cuál sea la tendencia en su localización, necesariamente debe haber un número de quetas normales (o de fenotipo *S*) diferente a cada lado del cuerpo, debido a la simetría natural de cada individuo.

En la figura 2 se dan los seis fenotipos posibles en individuos con dos quetas de fenotipo *S*. En dicha figura, un cuadrado representa el mesonoto o el escutelo, y un círculo cada queta de fenotipo *S*. Los seis fenotipos aludidos son: *a*, dos quetas *S* posteriores; *b*, dos quetas *S* anteriores; *c*, dos quetas *S* en el lado izquierdo; *d*, dos quetas *S* en el lado derecho; *e*, una queta *S* posterior-izquierda y otra anterior-derecha; *f*, una queta *S* posterior-derecha y otra anterior-izquierda.

Si la distribución de las dos quetas fuese aleatoria sobre la superficie de cada zona (escutelo o mesonoto), es decir, si no hubiera una tendencia a la localización

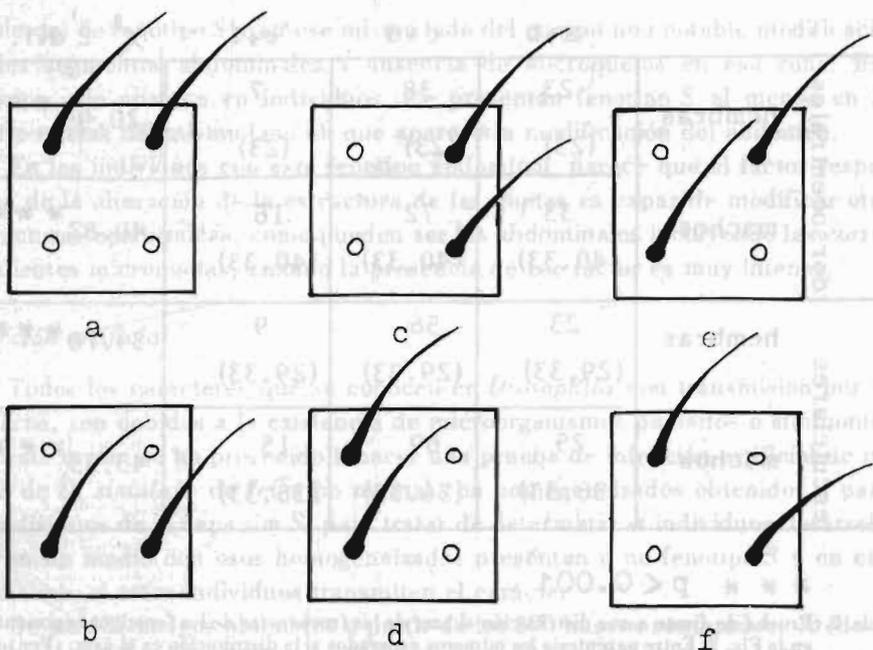


Fig. 2.-Fenotipos diferentes que pueden existir cuando hay dos quetas (dorsocentrales o escutelares) de fenotipos S. (Ver texto).

preferente en una zona determinada, la probabilidad de cada uno de los seis fenotipos es $1:6 = 16,66\%$.

En la tabla II se somete a una prueba de χ^2 si existe o no ajuste entre los datos observados y los esperados en la hipótesis enunciada de distribución al azar. Puesto que bajo el punto de vista de la simetría del individuo, los fenotipos *a* y *b*, *c* y *d*, *e* y *f* son equivalentes entre sí, en la tabla han sido agrupados.

De la tabla II se deduce que cuando sobre un mismo individuo existen dos quetas de fenotipo S, en el mesonoto o en el escutelo, tienen una tendencia altamente significativa a localizarse en un mismo lado del cuerpo. Esta tendencia es mucho más acusada en los machos que en las hembras y probablemente esto es debido al hecho ya mencionado de la mayor probabilidad de presencia de quetas de fenotipo S en los machos.

Habría sido interesante tratar simultáneamente las zonas dorsocentral y escutelar; sin embargo no ha sido posible dada la baja frecuencia con que se encuentran los individuos apropiados y la baja probabilidad con que se espera que aparezcan cada una de las diferentes clases fenotípicas.

Hay que destacar la existencia, en una proporción llamativa, de individuos con el fenotipo representado en la figura 3. Estos individuos se caracterizan por tener todas las quetas (dorsocentrales y escutelares) de un mismo lado (derecho o

	a+b	c+d	e+f	χ^2 2 d.f.
dorsocentrales	hembras 23 (23)	38 (23)	7 (23)	20.95 ***
	machos 33 (40.33)	72 (40.33)	16 (40.33)	40.87 ***
escutulares	hembras 23 (29.33)	56 (29.33)	9 (29.33)	39.70 ***
	machos 25 (36.33)	69 (36.33)	15 (36.33)	45.33 ***

*** $p < 0.001$

Tabla 2.—Prueba de ajuste a una distribución al azar de las frecuencias de los fenotipos representados en la Fig. 2. Entre paréntesis los números esperados si la distribución es al azar. (Ver texto).

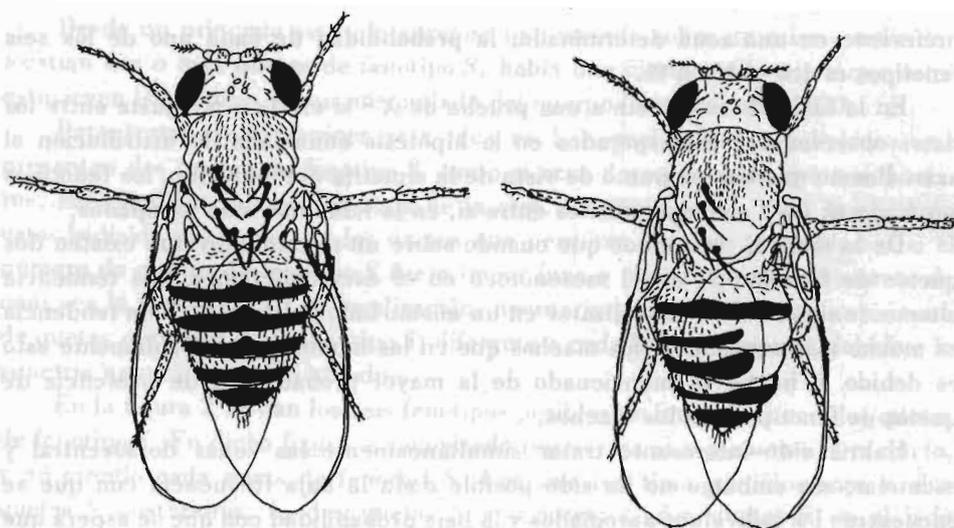


Fig. 3.—Izquierda: hembra de fenotipo normal. Derecha: hembra de fenotipo S con los segmentos abdominales deformados, ausencia y/o alteración de las macroquetas dorsocentrales y escutulares y ausencia de microquetas en la zona deformada del abdomen.

izquierdo) de fenotipo S y en ese mismo lado del cuerpo una notable modificación de los segmentos abdominales y ausencia de microquetas en esa zona. Este fenotipo sólo aparece en individuos que presentan fenotipo S al menos en las cuatro quetas del mismo lado en que aparece la modificación del abdomen.

En los individuos con este fenotipo abdominal, parece que el factor responsable de la alteración de la estructura de las quetas es capaz de modificar otras estructuras epidérmicas, como pueden ser las abdominales incluyendo las correspondientes microquetas, cuando la presencia de ese factor es muy intensa.

Infección artificial

Todos los caracteres que se conocen en *Drosophila* con transmisión por vía materna, son debidos a la existencia de microorganismos parásitos o simbiotes. Por esta razón, se ha procedido a hacer una prueba de infección artificial de una línea de *D. simulans* de fenotipo normal con homogeneizados obtenidos a partir de individuos de la cepa *sim S*, para tratar de determinar si individuos desarrollados en un medio con esos homogeneizados presentan o no fenotipo S y en caso afirmativo, si estos individuos transmiten el carácter.

De los 187 imagos obtenidos a partir de los 300 huevos sembrados, 40 (de los que 25 eran machos y 15 hembras) mostraron un fenotipo S. La baja frecuencia (21,39 %) obtenida de individuos de fenotipo S puede deberse a la aleatoriedad del método experimental utilizado. Al obtener las descendencias de las 15 hembras, no se detectaron individuos de fenotipo S.

Este experimento fue repetido tres veces y en todas los resultados fueron similares.

DISCUSION

Los caracteres conocidos en *Drosophila* que se transmiten por vía materna, son debidos, en su mayor parte, a la presencia de organismos parásitos o simbiotes que son transmitidos por el citoplasma materno y sólo ocasionalmente, y con una frecuencia muy baja, a través de los machos; además, en un cierto número de casos, es posible la transmisión por contagio, tanto a partir de las hembras como de los machos.

El tipo de herencia que presenta el carácter S en *D. simulans* es típico de la herencia materna, puesto que nunca se transmite por vía paterna y prácticamente sólo los hijos de hembras de fenotipo S heredan este fenotipo. No obstante, existe una pequeña proporción (7 %) de hembras de fenotipo normal, hijas de hembras de fenotipo S, que producen descendencia en la que se encuentran individuos que son también de fenotipo S (COMENDADOR, 1980).

Por otra parte, de los resultados obtenidos en los experimentos de infección artificial, parece mostrarse evidencia de que el carácter en cuestión está contro-

lado, al menos en parte, por un factor con propiedades infecciosas, a pesar de que no haya sido posible la transmisión del carácter *S* a la descendencia de los individuos que adquieren este carácter por infección artificial.

De hecho, en la cepa *sim S* se han podido aislar dos microorganismos. Por una parte, un picornavirus que ha sido caracterizado como DCV (virus C de *Drosophila*; JOUSSET *et al.*, 1972) y por otra, el microsporidio *Nosema kingi* (KRAMER, 1964), el cual no estaba citado aún como parásito de *Drosophila* más que en *D. willistoni*.

En el momento presente no se ha podido probar, ni descartar, que ninguno de estos dos microorganismos sea responsable del carácter *S*.

Teniendo en cuenta todas las propiedades conocidas del carácter *S*, se puede aceptar que dicho carácter está controlado por un factor citoplásmico; este factor podría ser, dadas sus propiedades infecciosas, un parásito o simbiote de *D. simulans*, de una forma similar a otros casos descritos por diferentes autores como responsables de diferentes caracteres. Además, muchos de los hechos aquí descritos podrían ser explicados si se acepta la hipótesis de que dicho factor presenta cierta variabilidad en su velocidad de división y su velocidad de división media es menor que la velocidad de división celular media de la cepa de *D. simulans* estudiada, de tal manera que no todas las células procedentes de una portadora del factor, sean portadoras del mismo.

Así por ejemplo, la alta respuesta a la selección obtenida podría explicarse si se admite que los individuos con el mayor número de quetas de fenotipo *S* son aquéllos en que existe un mayor número de células con presencia de este factor. Obviamente, esto podría ocurrir si hubieran sido seleccionadas las moscas con una menor velocidad de división celular, pero si así fuera, la duración del desarrollo total habría aumentado con las generaciones de selección; sin embargo no se ha observado un alargamiento del tiempo total de desarrollo y tampoco que los individuos con mayor número de quetas de fenotipo *S* sean los últimos en emerger. Otra alternativa más verosímil sería que los individuos seleccionados fuesen portadores de los factores que poseen una mayor velocidad de reproducción. Cabe pensar que esta mayor velocidad de reproducción del factor no sea una propiedad intrínseca suya, sino una consecuencia de la interacción del factor y la célula en la que se encuentra; es decir, la velocidad de división del factor está condicionada por la fisiología de la mosca sobre la cual se encuentra, de manera que se seleccionan aquellos individuos en los que la velocidad de reproducción del factor es mayor.

También podría explicarse la tendencia observada a la asimetría. Embriológicamente, cada mitad del notó procede de un disco imaginal alar (ver BRYANT, 1978). Cada disco alar procede de un primordio larval constituido por un número pequeño de células (MADHAVAN y SCHNEIDER-MAN, 1977) y los dos se independizan desde un estadio temprano del desarrollo, de tal manera que las células que se

encuentran en un lado del cuerpo están, bajo el punto de vista de su origen embiológico, más estrechamente relacionadas que las de un lado con las del otro. Puesto que las células que dan origen a las quetas dorsocentrales y escutelares de un mismo lado del cuerpo están separadas entre sí por un número menor de divisiones celulares que las que separan a las de un lado de las del otro, la probabilidad de que en un mismo lado del cuerpo se encuentren células portadoras del factor responsable del fenotipo S es mayor que la de que existan células en ambos lados del cuerpo portadoras de dicho factor.

Es obvio que la hipótesis formulada no está apoyada más que en datos indirectos y que su confirmación precisa fundamentalmente de la caracterización del factor o factores responsables del fenotipo S.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Prof. J. Rubio por sus útiles sugerencias, a la Dra. N. Plus por la determinación de los parásitos de la línea *sim S* y a la Sra. A. Kühl por la ayuda técnica prestada.

BIBLIOGRAFIA

- BRUN, G. y N. PLUS (1980).—The viruses of *Crosophila*. En *The genetics and biology of Drosophila* (Ed. M. Ashburner y T. R. F. Wright) vol. 2d, 625-702. Academic Press. London.
- BRYANT, P. J. (1978).—Pattern formation in imaginal discs. En *The genetics and biology of Drosophila* (Ed. M. Ashburner y T. R. F. Wright) vol. 2c, 229-335. Acad. Press. London.
- BUCHETON, A. y C. PICARD (1978).—Non-mendelian female sterility in *Drosophila melanogaster*: hereditary transmission of reactivity levels. *Heredity.*, **40**: 207-223.
- COMENDADOR, M. A. (1980).—Abnormal bristles that show maternal inheritance in *Drosophila simulans*. *Dros. Infor. Serv.*, **55**: 26-28.
- DANIELS, S. B., L. EHRMAN e I. B. PERELLE (1977).—Hybrid inviability a third reproductive isolating mechanism in the *Drosophila paulistorum* species-complex. *Biol. Zbl.*, **96**: 385-406.
- FRASER, A. (1963).—Variation of scutellar bristles in *Drosophila*. I. Genetic leakage. *Genetics.*, **48**: 497-514.
- GIBSON, J. B. (1968).—Selection for the absence of scutellar bristles. *Nature.*, **217**: 188-189.
- (1970).—Effects of temperature on selection for scutellar bristles. *Heredity.*, **25**: 591-607.
- JOUSSET, F. X., N. PLUS, G. CROIZIER y M. THOMAS (1972).—Existence chez *Drosophila* de deux groupes de picornavirus de propriétés sérologiques et biologiques différentes. *C.R. Acad. Sci. Paris.*, **275**: 3.043-3.046.
- KRAMER, J. P. (1964).—*Nosema kingi* sp. n., a microsporidian from *Drosophila willistoni* Sturtevant, and its infectivity for other muscoids. *J. Insect. Path.*, **6**: 491-499.
- LINSLEY, D. L. y E. H. GRELL (1968).—Genetic variations of *Drosophila melanogaster*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **627**.
- MADHAVAN, M. M. y H. A. SCHNEIDERMAN (1977).—Histological analysis of the dynamics of growth of imaginal discs and histoblast nest during larval development of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.*, **183**: 269-305.
- OTA, T., KAWABE, M., K. OISHI y D. F. POULSON (1979).—Non-male-killing spiroplasmas in *Drosophila hydei*. *J. Hered.*, **70**: 211-213.
- RUBIO, J. (1970).—*Selección estabilizadora y canalización en las quetas de Drosophila*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- WADDINGTON, C. H. (1973).—The morphogenesis of patterns in *Drosophila*. En *Developmental systems: Insects*. (Ed. S. J. Counce y C. H. Waddington). Vol. 2, 499-535. Academic Press. London.

INTRODUCCION

La selección estabilizadora en caracteres cuantitativos, al conferir ventaja reproductiva a una fenotipo óptimo, reduce la varianzas fenotípica disminuyendo sustancialmente desviaciones del óptimo, que suele ser intermedio. En la naturaleza se